



ÉTUDE DE LA MACROFAUNE DU SOL DANS UNE ZONE DE DÉFORESTATION EN AMAZONIE DU SUD-EST, AU BRÉSIL, DANS LE CONTEXTE DE L'AGRICULTURE FAMILIALE

Jérôme Mathieu

► To cite this version:

Jérôme Mathieu. ÉTUDE DE LA MACROFAUNE DU SOL DANS UNE ZONE DE DÉFORESTATION EN AMAZONIE DU SUD-EST, AU BRÉSIL, DANS LE CONTEXTE DE L'AGRICULTURE FAMILIALE . Biodiversité. Université Pierre et Marie Curie, 2004. Français. NNT : . tel-01342197

HAL Id: tel-01342197

<https://hal.science/tel-01342197>

Submitted on 5 Jul 2016

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.

Université Pierre et Marie Curie – Paris 6
France

Thèse de doctorat

Spécialité
Ecologie

ETUDE DE LA MACROFAUNE DU SOL DANS UNE ZONE DE
DEFORESTATION EN AMAZONIE DU SUD-EST, AU BRESIL,
DANS LE CONTEXTE DE L'AGRICULTURE FAMILIALE

Présenté pour l'obtention du titre de
Docteur es sciences
par :

JEROME MATHIEU

Soutenue le 20-12 -2004 devant le jury composé de:

Corinne Rouland	Directrice de thèse
Jean-Pierre Rossi	co - directeur de thèse
Jean Luc Chotte	Rapporteur
Jean - François Ponge	Rapporteur
Patrick Lavelle	Examineur
Françoise Burel	Rapporteur
Patrick Gallinari	Invité

Remerciements

Il me faut tout d'abord exprimer ma grande reconnaissance au professeur **Corinne Rouland**, pour avoir dirigé ma thèse dans la bonne humeur, et m'avoir donné les moyens de réaliser ce travail.

Il me faut ensuite vivement remercier **Jean Pierre Rossi**, qui m'a fait confiance et m'a soutenu depuis la maîtrise, et sans qui je n'aurai peut-être pas pris cette voie.

Un grand merci à **Jean Luc Chotte** et **Jean François Ponge**, qui ont accepté la tâche de rapporteur, ainsi qu'à **Patrick Lavelle**, et **Françoise Burel**, qui ont bien voulu participer au jury de cette thèse.

Merci également également à **Michel Grimaldi**, pour son accueil, sa large vision des sciences, et son intérêt constant dans mon travail.

Je dois également remercier chaleureusement **Philippe Mora** qui m'a infatigablement aidé dans mon cheminement scientifique, et qui a accepté de relire mes innombrables "premières" versions d'articles!

Je voudrai aussi remercier **Sébastien Barot**, qui a toujours accepté de discuter de mon travail avec entrain.

Merci aux IRDiens du Brésil, **Thierry Desjardins** et **Max Sarazin**, qui m'ont toujours accueilli chaleureusement.

Je dois ensuite remercier les nombreuses personnes qui m'ont enseigné les outils nécessaires à l'analyse de données :

Jacques Vélú, qui m'a enseigné avec grand talent le maniement des matrices et l'algèbre linéaire.

Markus Brauer, pour ses cours de statistiques sur les régressions multiples et les équations structurales.

Alain Monford, pour ses cours de théorie des statistiques,

Gérard Dreyfus, **Yassine Oussar**, **Sylvie Thyria** et **Fouad Badran**, qui m'ont enseigné les réseaux de neurones, depuis leurs principes jusqu'à leurs applications.

C. Bonheim, pour m'avoir enseigné les géostatistiques.

Un grand grand merci également à **Sébastien Paulin**, **Gérald Reynald**, **Anthony Semama** et surtout **Alex Estactio**, qui m'ont toujours aidé à résoudre mes différents problèmes en programmation.

Il me faut également vivement remercier **Aude Ernoult**, et **Florence Dubs**, pour leur aide dans mon apprentissage des SIG et de la cartographie.

Je me dois de remercier tous les brésiliens avec qui j'ai travaillé, et sans qui rien n'aurait été possible: **Marlucia Martins**, **Jacques Delabie**, **Carlos Chagas Junior**, **Déorival**, **Fabio**, **Pensinia**, **Wagner**... ; et aussi tous les agriculteurs qui ont accepté que je martyrise leur sol ! : Sr **Osano**, **Josué** et **Melete**.

Et bien sûr, merci à **ma famille** et à **Karine**, qui m'auront toujours "supporté" (!) tout le long de ce travail!

Résumé étendu

Les communautés de macrofaune du sol en Amazonie du sud-est demeurent très peu décrites, malgré leur importance primordiale pour la compréhension du fonctionnement des sols, particulièrement en milieux tropicaux. En effet, dans ces derniers, les conditions édaphiques sont souvent défavorables au cycle des nutriments, ce qui pose des problèmes de gestion dans les zones de déforestation.

Parmi les facteurs potentiels structurant les communautés de la macrofaune du sol, la diversité de la végétation et la structure du paysage sont de plus en plus souvent proposées, mais peu d'études appuient ces hypothèses. Nous avons abordé ces questions par une étude multi échelle, avec un plan d'échantillonnage emboîté de 270 blocs TSFB, ce qui a permis d'étudier l'effet des différents facteurs selon l'échelle considérée. La zone géographique choisie est la localité de Benfica, une zone de déforestation par l'agriculture familiale, représentative de l'Amazonie du sud-est.

Nos résultats montrent qu'au niveau du paysage, la richesse spécifique de macrofaune du sol peut être en bonne partie prédite par 3 variables, dont 2 paysagères : le type d'occupation du sol, la densité en litière, et le nombre de type d'occupation du sol. La communauté de la macrofaune du sol est très appauvrie en rizière et en pâturage, alors qu'elle est plus élevée en forêt et jachère.

Au niveau de la parcelle, le type de sol et la couverture végétale en pâturage influencent significativement la macrofaune du sol. En milieu arboré, la diversité de la macrofaune du sol est corrélée avec celle de la diversité de la litière, mais pas avec sa biomasse. D'autre part, la densité de la macrofaune de litière ne présente pas de structure spatiale significative sur des échelles de 2 à 10 m en forêt.

Par ailleurs, les diplopodes, organismes de litière par excellence, se démarquent des espèces spécifiques d'un milieu, (forêt, pâturage, jachère ou rizière) par un profil enzymatique particulier, avec de fortes activités sur amidon et laminarine.

En testant plusieurs modèles statistiques, nous montrons que l'évaluation de la relation entre la structure du paysage et la richesse spécifique locale de la macrofaune peut être améliorée par l'utilisation d'un réseau de neurones (perceptron multicouche) au lieu de l'approche habituelle d'un modèle basé sur les GLM. Les 2 modèles s'avèrent performants, mais le perceptron apporte des résultats meilleurs en prenant en compte 10% de variance supplémentaire.

D'un point de vue méthodologique, les analyses a posteriori que nous avons menées, montrent qu'une dizaine de points par type d'occupation du sol auraient été suffisant pour les analyses. Nous montrons également que les quadrats TSFB ont tendance à surestimer la densité réelle de la macrofaune de litière.

Notre étude apporte donc des résultats inédits en montrant l'existence de relations entre la structure du paysage, la diversité de la litière, le type de sol, la structure du couvert végétal à fine échelle, et la communauté de la macrofaune du sol. Selon l'échelle considérée, nous avons identifié des facteurs différents qui influencent la macrofaune du sol, ce qui démontre l'intérêt de notre approche multi-scalaire. Il serait intéressant d'étudier ces relations dans d'autres systèmes pédologiques présents en Amazonie, d'approfondir les modalités de dispersion spatiale des organismes à l'échelle du paysage, et d'identifier les mécanismes conditionnant la relation entre la diversité de la macrofaune et celle de la litière.

Sommaire

1	I ntroduction.....	9
1.1	Synthèse bibliographique : biodiversité et échelle.....	12
1.2	Objectifs de l'étude.....	21
1.3	Facteurs étudiés.....	23
2	M atériel et méthode.....	25
2.1	Le site d'étude : Benfica, un exemple type de localité des fronts pionniers...	26
2.2	Méthodologie	31
3	E tude au niveau du paysage.....	39
3.1	Dynamique du paysage	40
3.2	Déterminants paysagés de la macrofaune	49
3.3	La structure de la communauté de la macrofaune du sol selon le type d'occupation du sol.....	60
3.4	Profil écologique des espèces	78
3.5	Simulation de l'évolution du paysage et de la richesse spécifique de la macrofaune dans les prochaines années à venir, sous différentes hypothèses	87
4	E tude au niveau de la parcelle	97
4.1	Variabilité de la macrofaune du sol au sein des pâturages	99
4.2	Variabilité de la macrofaune du sol en milieu arboré	125
5	E ffet de la diversité de la végétation sur la macrofaune : expérimentations .	155
5.1	Effet de la diversité de la litière sur les diplopodes	157
5.2	Effet de la diversité végétale sur les vers de terre.....	165
6	D iscussion méthodologique des résultats.....	173
6.1	Comparaison entre une modélisation par régressions multiples et par réseaux de neurones (perceptron).....	174

6.2	Optimisation de l'effort d'échantillonnage pour avoir une bonne perception de la faune du sol en un endroit donné	180
6.3	Influence de la taille du quadrat d'échantillonnage sur notre perception de la communauté de la macrofaune du sol.....	191
7	C onclusion générale	201
7.1	Influence de la coupe de la forêt sur la macrofaune du sol, à Benfica.....	203
7.2	Les facteurs qui influencent la macrofaune du sol à Benfica	204
7.3	Relations entre la diversité végétale et la diversité de la macrofaune du sol	206
7.4	Perspectives.....	209
8	R éférences bibliographiques	211
9	A nnexes.....	225
9.1	Annexe 1 : principe général de la modélisation par réseaux de neurones	226
9.2	Annexe 2 : script pour découper la carte du paysage autour de chaque transects, sur des surface croissantes	228
9.3	Annexe 3 : Script pour automatiser les test de mantels entre les matrices de distance paysagères et faunistiques.....	230
9.4	Annexe 4 : réalisation d'un test de mantel partiel	231
9.5	Annexe 5 : script pour tester effet de la taille du quadrat d'échantillonnage sur la densité moyenne observée et la variance intra groupe.....	234

1 Introduction

La déforestation de la forêt amazonienne, symbole de la puissance et de la richesse de la nature, est souvent utilisée comme emblème de la dégradation de l'environnement par l'homme. Des études estiment à 2 millions d'hectares la superficie de forêt coupée chaque année, soit 1% du massif forestier tous les 3 ans. La majorité de cette déforestation est réalisée sans plan de développement, souvent à l'encontre des lois, au profit d'une agriculture de survie ou, au contraire, de spéculation. Quelles qu'en soient ses modalités, l'agriculture succédant à la forêt vise invariablement à transformer le milieu en espace voué à l'élevage bovin, généralement considérée comme néfaste pour le sol, et non durable. Cependant, mis à part le flou sémantique autour du terme "dégradation " des pâturages, les études démontrant celle-ci demeurent rares, sinon inexistantes.

Les modalités et les moteurs de la déforestation constituent un sujet privilégié des sciences économiques et sociales, si bien que la question est relativement bien documentée. D'autre part l'impact de la transformation de la forêt en pâturage sur les propriétés physico-chimiques du sol a également suscité de nombreuses études, eu égard à l'importance de ces paramètres vis à vis de la productivité et du stockage du carbone. A la lumière de ces résultats, l'action de la macrofaune du sol sur ce dernier, bien que sous étudiée en Amazonie, a été proposée comme un des agents majeurs des modalités de récupération ou de dégradation du sol. Cependant les études abordant ce problème de manière interdisciplinaire, et rassemblant sur un même site les compétences des sciences de la terre et de la vie, demeurent rares.

Le travail présenté ici s'intègre dans le programme de l'UMR 137 « Biodiversité et Fonctionnement du sol » (IRD/ Univ. Paris 6 & 12), au sein du quel collaborent des pédologues, botanistes et écologistes du sol, ainsi que plusieurs organismes brésiliens dont l'Université Fédérale Rurale d'Amazonie (UFRA) et le Noyau d'Etudes intégrées sur l'Agriculture Familiale de l'Université Fédérale du Pará (NEAF/UFPA). Ce programme a pour objectif de caractériser, d'une part, l'évolution les relations entre peuplements végétaux, animaux et microbiens, en fonction des modes de gestion et des propriétés initiales du sol, et d'autre part, à évaluer les effets des changements de biodiversité sur le fonctionnement et l'évolution du sol. Ces recherches sont entreprises en Amazonie orientale dans le contexte de l'agriculture familiale, afin d'y promouvoir des modes de gestion durables. L'Amazonie orientale demeure l'une des régions les plus

actives en terme de déforestation, et constitue à ce titre un observatoire privilégié des modalités de celle-ci, et de son impact sur le milieu. Ce dernier reste très peu étudié dans le contexte de l'agriculture familiale, qui est en fait un des acteurs principaux de la déforestation, et ne peut être ignorée tant dans l'évaluation de ses conséquences à l'échelle de l'Amazonie, que dans la recherche d'alternatives.

Cette thèse porte plus précisément sur l'étude de macrofaune du sol dans la localité de Benfica, dans le Para, au Brésil. Le contexte socio – économique de cette région ne laisse pas envisager la mise en place spontanée et massive d'exploitations basée sur la mise en valeur de la forêt. L'élevage bovin y restera l'activité principale pour les prochaines années à venir, aussi est-il important de comprendre quels facteurs environnementaux gouvernent la macrofaune du sol dans ce contexte. En effet, l'importance de la faune du sol dans le fonctionnement des écosystèmes est connue depuis fort longtemps. Aristote et Darwin, pour ne citer que les plus connus, en avaient déjà la conviction, comme en témoignent leurs écrits. La macrofaune du sol contribue grandement aux processus de recyclage de la matière organique ainsi qu'au maintien des propriétés physico-chimiques des sols, c'est à dire, en d'autres termes, à leur fertilité.

1.1 Synthèse bibliographique : biodiversité et échelle

La montée en puissance des problématiques écologiques à grande échelle (global change) et à micro-échelle (écologie microbienne), illustre bien l'amplitude des échelles d'investigation de l'écologie moderne. Face à ces perceptions si différentes du monde, les scientifiques sont de plus en plus confrontés aux notions d'échelle et de niveau d'organisation du vivant. Le domaine de l'écologie du paysage, du fait de sa nature pluriscale, a dû faire un effort particulier d'intégration de ces notions, et par là même a redémontré leur importance dans la compréhension des phénomènes biologiques, tels que l'organisation des communautés de macrofaune du sol.

1.1.1 Notions d'organisation hiérarchique et d'échelle

Les notions d'échelles, et de niveau d'organisation sont souvent confondues parcequ'elles sont en partie corrélées. Une échelle désigne une dimension mesurable généralement finie, qui peut être spatiale ou temporelle. Un niveau d'organisation représente un degré d'intégration du monde vivant pour former un ensemble cohérent et fonctionnel, dont les propriétés sont supérieures à celles de la somme des propriétés des éléments le constituant (propriété d'émergence). De ce fait la taille de l'unité considérée est corrélée avec son degré d'organisation.

La théorie de la hiérarchie (Allen & Starr 1982) propose un cadre conceptuel expliquant l'interdépendance entre ces différentes notions, et étend à "l'espace" le principe d'organisation du vivant (Allen et al. 1987). L'espace correspond à l'ensemble des processus écologiques et biologiques faisant intervenir un ou plusieurs organismes vivants. Ainsi les processus écologiques seraient organisés hiérarchiquement. Ceci implique que les processus de niveaux différents agissent à des échelles spatiales et temporelles propres. Les processus de haut niveau ont lieu à de grandes échelles, et contraignent les processus des niveaux plus bas. La variabilité et les mécanismes d'un phénomène résident dans l'ensemble des processus de plus bas niveau (Ettema & Wardle 2002). Dès lors le choix de l'échelle d'observation devient crucial (Dungan et al. 2002). Une échelle d'observation mal choisie n'aboutira à aucun résultat. Une démarche trop réductionniste, c'est à dire basée sur un niveau d'organisation unique, à une échelle

très précise, ne permettra pas d'extrapolation ou d'explication mécanistique. De ce point de vue, les études holistiques, portant sur plusieurs niveaux d'organisation paraissent préférables. Cependant elles sont souvent limitées par leur imprécision (Bunneil & Huggard 1999).

Il n'y a donc pas d'échelle d'observation standard des processus écologiques. Par conséquent, la première étape de toute étude est de définir les échelles pertinentes d'investigation (Wiens 1989). Etant donné qu'il n'y a pas de règle pour trouver la bonne échelle, "les études portant sur la biodiversité doivent être dans un premier temps résolument multi-scalaires" (Levin 1992).

Le débat sur les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes illustre très bien l'importance de cette heuristique.

1.1.2 Relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes

La perte de biodiversité occasionnée par l'activité humaine est devenue une préoccupation majeure de nombreux acteurs politiques et commerciaux. La biodiversité ne représente maintenant plus seulement un patrimoine, mais aussi une inestimable source de principes actifs pour la médecine (Dobson 1995), une source de variété génétique pour l'agriculture, une source de revenus pour les entreprises d'écotourisme (Chapin et al. 2000). Au delà des profits potentiels, la diversité est dorénavant aussi considérée comme un facteur déterminant des processus écosystémiques, et des services qu'ils rendent à l'humanité.

Les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes ont suscité de nombreuses controverses. Il a été suggéré récemment que l'origine des divergences résiderait dans les différences d'échelles de perception et de représentation du problème (Loreau et al. 2001).

Initialement on a postulé que la productivité, prise comme indicateur du fonctionnement des écosystèmes, augmentait avec la diversité de l'écosystème (**hypothèse de la diversité – stabilité**, MacArthur 1955). Cette idée a été reprise récemment avec

l'expression "**Insurance hypothesis**" (Yachi & Loreau 1999 ; Naeem 1998): une haute diversité permettrait à un écosystème d'être plus stable, c'est à dire plus résistant aux perturbations, et plus résilient (reviendrait plus rapidement à l'état initial).

Les nombreux résultats expérimentaux étant souvent contradictoires (Johnson et al. 1996 ; Pimm 1984), voire contestés (Huston 1997 ; Givnish 1994 ; Bengtsson 1998; Grime 1997), si bien que des théories alternatives ont été proposées. Leur point commun repose sur l'idée que toutes les espèces n'ont pas le même rôle dans le fonctionnement de l'écosystème (Chapin et al. 2000).

L'hypothèse des rivets (Ehrlich et Ehrlich 1981) stipule que lors d'un appauvrissement de la biodiversité, il y aurait une alternance de phases de diminution de la stabilité de l'écosystème sans changement apparent des performances de l'écosystème, et des phases de diminution brutale des performances. Ce comportement serait dû au fait que certaines espèces sont redondantes, c'est à dire qu'elles assurent les mêmes processus écosystémiques. De ce fait la perte de quelques espèces passerait inaperçue tant que l'ensemble des processus serait assuré. A certains seuils d'appauvrissement, un ou plusieurs processus seraient bloqués, et les performances écosystémiques chuteraient brutalement.

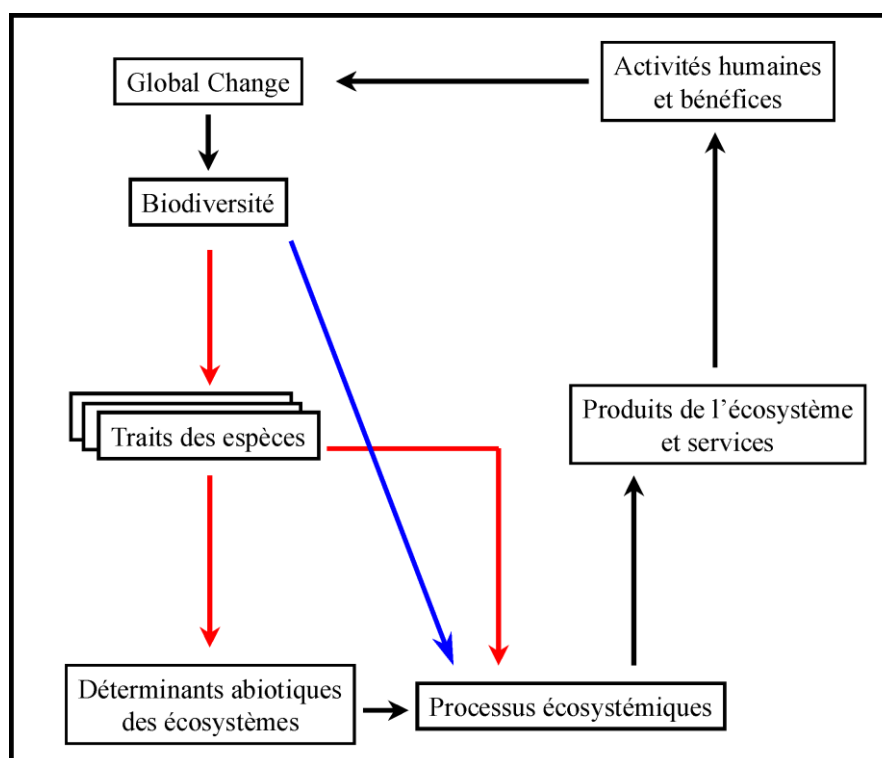


Figure 1 : Relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes

D'après Chapin et al. 2000). En bleu : hypothèses diversité – stabilité, en rouge : hypothèse basées sur le rôle fonctionnel des espèces.

Plus récemment les spécificités morphologiques et fonctionnelles des organismes ont été mises en avant dans le débat. L'idée centrale repose sur le fait que certains organismes présentent des traits biologiques (morphologiques, comportementaux) originaux, qui leur confèrent une influence décisive sur le fonctionnement de l'écosystème (Figure 1, Chapin et al. 2000). Cependant les organismes ayant des traits différents peuvent jouer partiellement le même rôle dans certains processus écologiques, et appartiennent à ce titre au même "groupe fonctionnel". De ce constat sont issues deux hypothèses majeures. La première, **l'hypothèse de la redondance** ("redundance hypothesis", Walker 1992), considère que les différents processus écosystémiques sont concrètement assurés par un nombre restreint d'espèces (Schwartz et al. 2000 ; Walker 1992). En cas de perte de l'une d'elle, une autre espèce du même groupe fonctionnel pourrait la remplacer. Autrement dit le fonctionnement de l'écosystème serait d'abord lié à la richesse en groupes fonctionnels, avant d'être lié à la richesse spécifique.

La seconde hypothèse, **l'hypothèse idiosyncrasique** (" idiosyncratic hypothesis ") (Lawton, 1994), accentue encore plus l'importance du trait des espèces, et considère que les espèces ne sont pas redondantes, et que certaines ont un rôle hors de proportion. La présence de ces espèces serait la condition du fonctionnement de l'écosystème, et non pas la diversité spécifique. D'après cette hypothèse il n'y aurait pas de relation entre le fonctionnement de l'écosystème et la diversité.

Ces différentes hypothèses ont été réévaluées récemment et intégrées dans une hypothèse conciliatrice (Bond & Chase 2002 ; Loreau et al. 2001), grâce à la **théorie de la hiérarchie**. Les dissensions ne seraient en fait dues qu'à des problèmes d'échelles d'observation (Purvis & Hector 2000, Tilman 1997). A grande échelle le fonctionnement de l'écosystème serait corrélé avec la diversité spécifique, alors que localement le fonctionnement de l'écosystème serait plutôt lié aux traits des espèces.

1.1.3 Relations entre la biodiversité et le fonctionnement des sols

Dans la plupart des travaux cités précédemment, les relations entre la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème étaient abordées d'un point de vue "épigé", en étudiant la relation entre la diversité en plantes et la productivité primaire. Le compartiment sol n'était pas pris en compte, ou de manière très simplifiée (Naeem et al. 1994a). Or c'est en son sein que se situent les principaux mécanismes de recyclage de la matière organique et d'entretien de la fertilité des écosystèmes.

Les processus de recyclage de la matière organique font intervenir successivement de très nombreux organismes (Brussaard et al. 1997 ; Lavelle & Spain 2001). La matière organique est dégradée par certains groupes d'organismes, puis réutilisée par d'autres comme ressource trophique, et ainsi de suite. De ce point de vue les organismes sont dépendants trophiquement de l'action des organismes en amont de la chaîne, qui leur "préparent" la nourriture. Ces différents acteurs sont de taille très variable, depuis la microflore jusqu'à la macrofaune, et chacun présente un domaine fonctionnel, c'est-à-dire un champ d'action, dans l'espace et le temps (Lavelle 2002). Le sol est donc un milieu très complexe où les différents organismes sont relativement interdépendants.

La biodiversité, en tant qu'agent de maintenance des interactions, a été proposée comme facteur majeur de la régulation du fonctionnement du sol (Lavelle & Spain 2001). Plusieurs modèles causalistes ont été proposés. Une première approche, celle de la "**diversité emboîtée**", se base essentiellement sur les interactions entre animaux du sol. La biodiversité des organismes du sol d'une certaine taille serait sous la dépendance de la diversité des organismes de taille supérieure, dont le domaine fonctionnel spatial et temporel serait plus étendu. L'augmentation de la diversité des organismes augmenterait les processus écosystémiques par complémentarité des actions. Plus récemment les facteurs biotiques ont été intégrés dans le modèle conceptuel, en particulier la qualité de la matière organique, en rapport avec la diversité épigée ("aboveground - belowground relationship" ou ag-bg, Hooper et al. 2000). Une forte diversité végétale créerait une grande diversité de composition chimique des végétaux. Cette hétérogénéité permettrait la co-existence d'une grande diversité d'herbivores, et de leur prédateurs. Une grande diversité végétale augmenterait également l'hétérogénéité de l'organisation spatiale de la végétation, créant ainsi plus de microhabitats pour la faune, en particulier pour les prédateurs. Cependant le premier mécanisme proposé par cette théorie fait implicitement l'hypothèse que les organismes du sol sont très spécifiques vis à vis de leurs ressources alimentaire, ce qui reste à démontrer. A l'heure actuelle certaines expérimentations montrent une relation entre la diversité fonctionnelle ou trophique des animaux et le fonctionnement du sol (De Deyn et al. 2003 ; Naeem et al. 1994b ; Naeem et al. 1995 ; Vedder et al. 1996), mais ces expériences, de par la difficulté de leur mise en œuvre, restent isolées et nécessitent confirmation. D'autre part, peu d'études de terrain montrent des relations entre la diversité de la végétation et celle de la macrofaune, ou entre la diversité de la macrofaune et le fonctionnement du sol.

1.1.4 Les facteurs affectant la biodiversité de la macrofaune du sol

La biodiversité de la macrofaune du sol dépend de nombreux facteurs biotiques et abiotiques, agissant à des échelles temporelles et spatiales très variables (Ettema & Wardle 2002). D'après Lavelle (Lavelle 1987), ces facteurs interagissent de manière hiérarchique, de telle sorte que les facteurs agissant à grande échelle sont modulés

localement par les facteurs agissant à petite échelle (Figure 2). Dans ce modèle, interviennent par ordre d'importance, le climat, les propriétés physico-chimiques du sol, les propriétés physico-chimiques des ressources (végétales ou animales), et enfin les interactions entre la macrofaune du sol et la microflore (Figure 2).

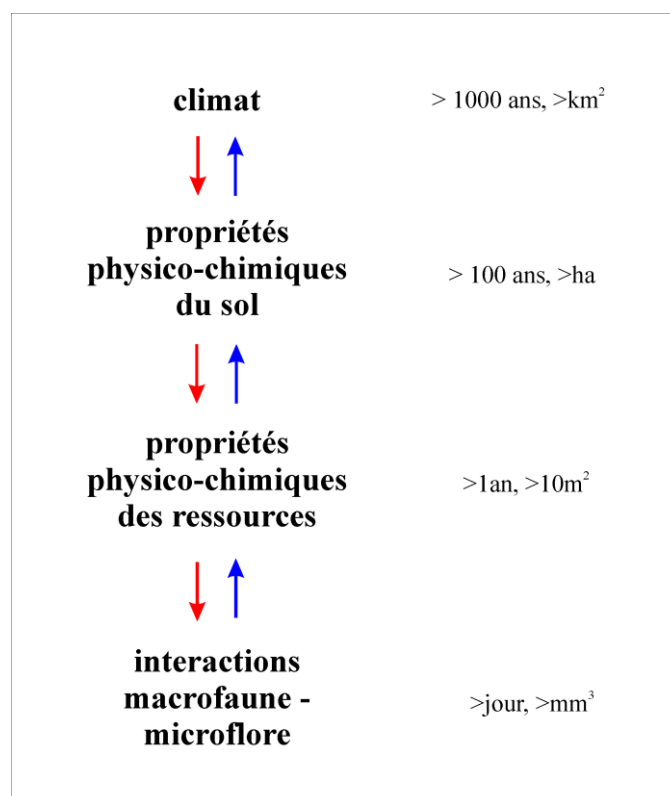


Figure 2: Modèle hiérarchique des facteurs déterminant le fonctionnement du sol (Lavelle 93)

L'effet de ces différents facteurs sur la macrofaune du sol a été démontré par de nombreuses études.

A très grande échelle la variation de la diversité de la macrofaune du sol en fonction de la latitude, et donc du climat, est très marquée, avec une diversité bien plus élevée vers l'équateur (Giller 1984). Lavelle (Lavelle 1986) en propose une explication avec la théorie du "premier maillon", qui avance la température comme facteur primordial. D'autres ont suggéré que dans les tropiques, les insectes auraient des niches écologiques ou des régimes alimentaires plus étroits que dans les régions tempérées (Barone 1998), ce qui permettrait la co-existence d'un plus grand nombre d'espèces. En Angleterre la ségrégation géographique d'une espèce de coléoptère, en fonction du climat a été

démonstré (Humphrey et al. 1999). De même, aux Etats Unis, la densité des fourmis en forêt est corrélée avec la latitude du Massachusetts au Vermont (Gotelli & Ellison 2002). L'augmentation de la fréquence des attaques des stocks de bois des forêts boréales a même été expliquée par une augmentation de la température régionale, favorisant les insectes ravageurs (Volney & Fleming 2000). A plus petite échelle, la macrofaune du sol peut également être influencée par les propriétés physico-chimiques du sol (Curry 1987 ; Lavelle et al. 1997 ; Radford et al. 2001), ainsi que par la productivité (Similä et al. 2002). Le gradient en qualité de la matière organique du sol, depuis la surface vers la profondeur, serait à l'origine des stratégies différentes de développement des vers de terre (vers de terre anécique, épigés et endogés) (Bouché 1977). Cependant cette hypothèse a été récemment contestée (Mariani et al. 2001). A une échelle toujours plus fine, la qualité de la matière organique, c'est-à-dire sa composition, peut influencer la faune du sol. Dans une expérience en mésocosmes, l'espèce de plante fournissant la litière a influencé la production de turricules de plusieurs espèces de vers (Flegel et al. 1998).

Cependant de nombreux autres facteurs influencent la macrofaune du sol, sur des échelles spatiales et temporelles variées. A l'échelle du paysage, la structure du paysage, la fragmentation sont des facteurs potentiels de modification de la biodiversité (Burel & Baudry 1999 ; Burel et al. 1992 ; Didham 2001 ; Pena et al. 2003 ;), mais leurs effets sur la macrofaune du sol *sensu stricto* restent très peu étudiés. A moyenne échelle, le type d'occupation du sol affecte énormément la biodiversité de la macrofaune du sol (Lavelle & Spain 2001 ; Fragoso et al. 1999). En milieu cultivé, les pratiques agricoles comme le labour, ou l'ajout d'intrants, ont également une influence très forte sur la macrofaune du sol (Brown et al. 2003 ; Marasas et al. 2001). A une échelle encore plus fine, la présence de microhabitats comme les souches d'arbre ou les cailloux (Goldsbrough et al. 2003), la structure de la végétation (Mrzljak & Wiegand 2000), la profondeur de sol (Phillipson et al. 1976), ou l'humidité (Edwards 1998), influencent la macrofaune du sol.

L'influence de la diversité de la végétation sur la faune du sol a reçu une attention plus particulière, surtout dans le cadre conceptuel du lien entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, comme mentionné précédemment. Cependant les études sont généralement peu concluantes, et concernent plus souvent les collemboles,

les arthropodes de litière ([Knops, 1999 #83 ; Siemann 1998 ; Siemann et al. 1998), que la macrofaune elle-même (comme par exemple : Spehn et al. 2000). D'autre part, la diversité végétale est abordée tantôt d'un point de vue spécifique, tantôt d'un point de vue fonctionnel.

1.1.5 Les facteurs influençant la macrofaune du sol en Amazonie

En Amazonie, le facteur déterminant principal de la biodiversité de la macrofaune locale est sans doute possible le type d'occupation du sol. La biodiversité et la densité de la macrofaune sont généralement plus élevées en milieu non perturbé qu'en milieu perturbé, à l'exception des vers, qui se développent fréquemment massivement en pâturages (Höfer et al. 2001 ; Lavelle & Pashanasi 1989). Les cultures annuelles, telles que les cultures de riz pluviales (non inondées), présentent systématiquement des communautés de macrofaune du sol appauvries (Lavelle & Spain 2001). La fragmentation de la forêt et l'exploitation du bois semblent également modifier la diversité et la densité de la macrofaune du sol (Andresen 2003 ; Carvalho & Vasconcelos 1999 ; Didham 2001 ; Dunn 2004). En revanche, le feu, pratiqué dans la plupart des exploitations afin d'assainir les pâturages, ne semble avoir d'effet qu'à court terme (Decaëns et al. 1994). A plus petite échelle, on a montré une corrélation entre la densité en vers et la biomasse de litière en forêt (Németh & Herrera 1982). Les turricules rejetés par les vers ont aussi été considérés comme un facteur d'entretien de la biodiversité de la macrofaune du sol, du fait du grand nombre d'invertébrés du sol les colonisant (Decaëns et al. 1999). Cependant peu d'informations sont disponibles sur les causes de la variabilité des densités de macrofaune observées dans la plupart des cas.

1.2 Objectifs de l'étude

Dans la plupart des études antérieures, les densités de macrofaune présentent des variances très élevées, ce qui suggère qu'un certain nombre de facteurs affectant la macrofaune du sol reste non étudiés. Dans ce travail, nous avons basé nos recherches sur les hypothèses les plus souvent émises pour expliquer ces variabilités, et qui font partie intégrante des thématiques de l'UMR 137 Biosol (Figure 3) :

- ❖ En premier lieu, l'influence de la structure du paysage, bien que démontrée pour de nombreux organismes, reste très peu documentée sur la macrofaune du sol, et pourrait jouer un rôle déterminant.
- ❖ D'autre part, il est possible que l'hétérogénéité du milieu à fine échelle ne soit pas assez prise en compte, en particulier le type de sol et la présence de microhabitats.
- ❖ L'influence de la diversité de la végétation sur la macrofaune du sol est souvent discutée, mais peu d'études ont été faites sur ce sujet.
- ❖ Enfin, le protocole d'échantillonnage de la macrofaune du sol, ainsi que les outils statistiques utilisés, sont souvent débattus, mais là aussi, peu d'études existent.

Cette étude a été menée dans une zone de déforestation en Amazonie du sud-est (Brésil). Dans ce type de région, dite "front pionnier", la déforestation entraîne une modification profonde du milieu, en particulier des propriétés des sols. Certains aspects de ces changements, ont déjà été bien étudiés, mais les modifications de la communauté de la macrofaune du sol restent peu documentées, malgré son rôle primordial dans le fonctionnement des sols, en particulier en milieux tropicaux.

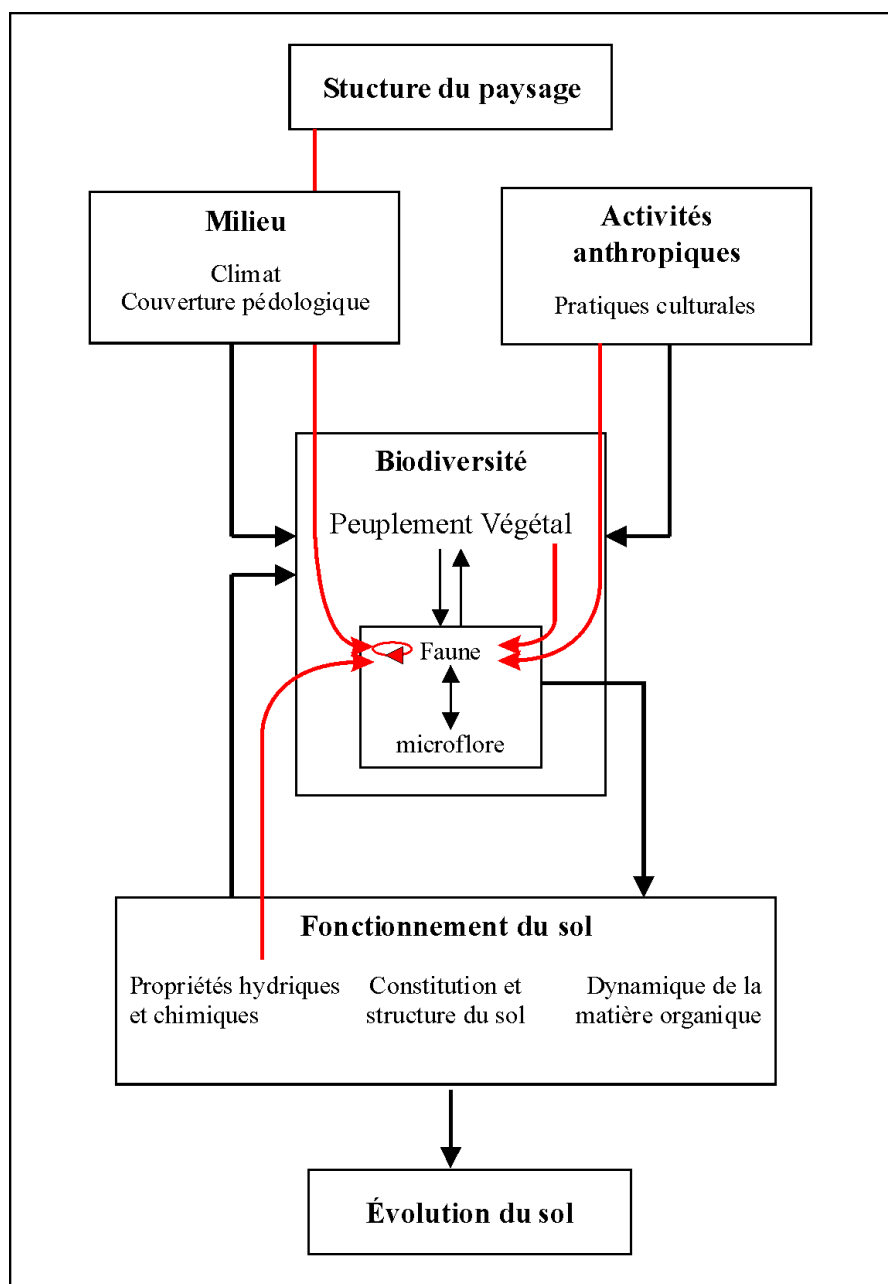


Figure 3 : Situation du travail par rapport au fonctionnement du sol et à la thématique de l'UMR 137

Flèches rouges : relations abordées dans cette thèse

1.3 Facteurs étudiés

Afin de comprendre l'impact de la déforestation sur la macrofaune du sol, nous nous sommes basés sur les 4 hypothèses précédemment citées, et avons adopté en conséquence un plan d'échantillonnage multi –échelle (Figure 4).), vu l'importance de prendre en compte plusieurs échelles, comme nous l'avons déjà dit

Nous avons étudié l'influence de la structure du paysage avoisinant les transects d'étude sur la richesse spécifique de la macrofaune (chapitre 3.2.1 p.54), ce qui a nécessité de cartographier la zone d'étude (chapitre 3.1 p.40). Nous avons utilisé les données acquises pour initier un modèle simple de l'évolution de la richesse spécifique de la macrofaune en fonction de l'évolution du paysage.

Dans un deuxième temps, les sources de variabilité de la macrofaune du sol au sein des parcelles ont été recherchées. Outre l'effet du type d'occupation du sol (chapitre 3.3 p.60), l'influence du type de sol et de la disponibilité en microhabitats (chapitre 3.3.4.3 p.73), ainsi que celle de la quantité/richeesse spécifique de la litière (chapitre 4.2.1.2.2 p.135 et chapitre 4.2.2 p.141), et ont été étudiés. La variabilité spatiale de la macrofaune de litière a été également évaluée en forêt sur des surfaces de 20 x 20 m (chapitre 4.2.1.2.1 p.130).

Nous avons ensuite regardé si les espèces spécialistes de certains types d'occupation du sol, présentaient des activités enzymatiques spécifiques (chapitre 3.4.2 p.80).

Les relations entre la biodiversité et la macrofaune du sol ont été également étudiées à l'aide de deux expérimentations, l'une utilisant des vers de terre, l'autre des diplopodes (chapitre 5 p.155).

Pour finir, nous avons discuté des points méthodologiques suivants: est-ce que l'utilisation d'un réseau de neurones aurait amélioré les résultats de l'étude de l'influence de la structure du paysage sur la macrofaune, combien de points d'échantillonnage peuvent suffire pour avoir une vision correcte des densités de la macrofaune du sol, et y

a-t-il une influence de la taille du quadrat d'échantillonnage sur nos estimations de la densité de la macrofaune du sol, en ind. m⁻²?

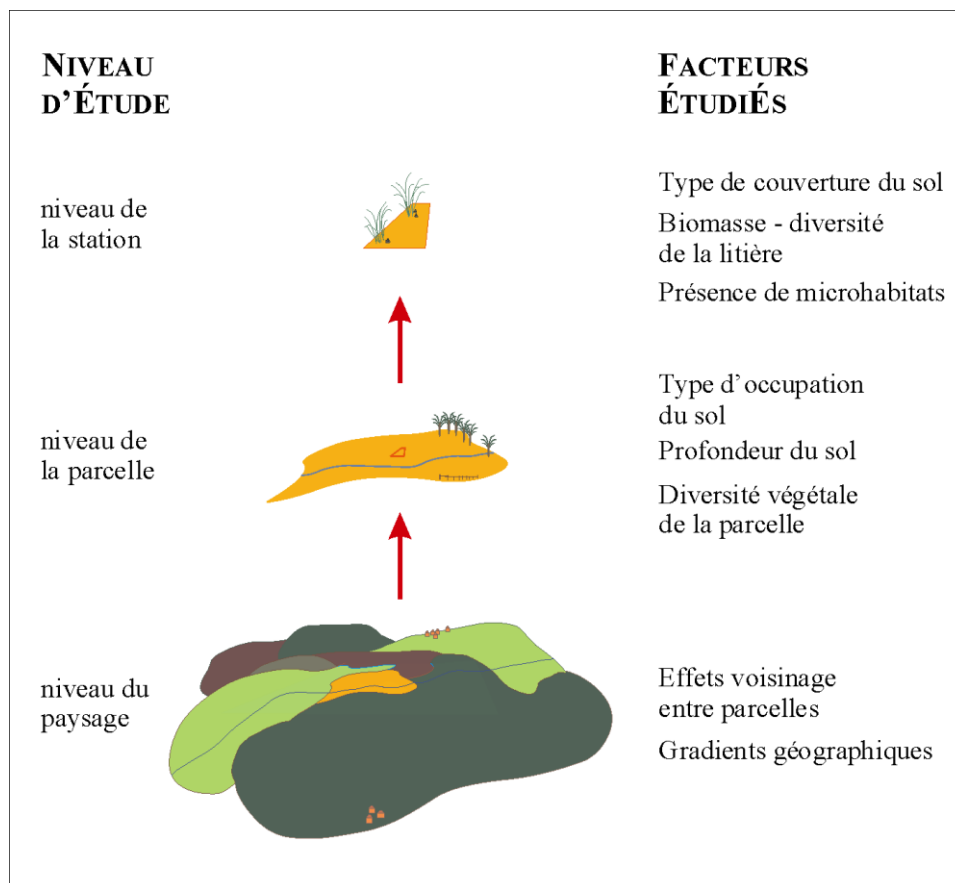


Figure 4 : Principaux facteurs étudiés et leur échelle d'observation

2 Matériel et méthode

2.1 Le site d'étude : Benfica, un exemple type de localité des fronts pionniers

Benfica (5°16' S ; 49°50' W) est située à 110 km à l'ouest de Marabá dans l'état du Pará, au nord du Brésil. Cette région présente un des plus fort taux de déforestation du Brésil, et fait partie à ce titre des zones du "front pionnier" amazonien.

BenFica est une « assamento », c'est à dire une communauté d'agriculteurs exploitant des terres qui leur ont été attribuées par le gouvernement. L'élevage de bovins pour la viande tend à devenir la principale activité de ces petits agriculteurs.



Figure 5 : Localisation du site d'étude (Benfica)

Le climat est tropical humide avec une saison sèche contrastée de juin à octobre. D'après la carte des isohyètes de la région de Marabá (Reynal, 1999), s'appuyant sur un nombre restreint de stations, les précipitations annuelles moyennes sont estimées à Benfica entre 1700 et 1800 mm. La température moyenne, peu variable au cours de l'année, est de l'ordre de 26°C.

2.1.1 Le paysage

Le paysage est constitué d'un réseau de collines allongées assez homogènes, d'extension kilométrique et d'une cinquantaine de mètres de dénivelé. Ces collines sont séparées par un réseau hydrographique enchevêtré quasi-permanent.



Figure 6 : vue du versant des transects 25 à 27

La forêt primaire, sempervirente, et les pâturages, dominant le paysage. Les jachères constituent la troisième unité par ordre d'importance. Celles-ci sont arborées du fait de la présence d'arbres à croissance extrêmement rapide. Enfin, les cultures de riz pluvial occupent les zones de forêt coupées récemment. Ces cultures ne durent jamais plus d'une année en place ; un pâturage ou une jachère les succédant alors. Les cultures annuelles ou pérennes occupent donc dans le paysage un espace minoritaire et elles ne sont établies que dans un but de consommation domestique.

2.1.2 Les pâturages

Les pâturages de Benfica sont majoritairement plantés en *Brachiaria brizantha* cv *marandu*, une graminée originaire d'Afrique. Cette plante mesure de 1,5 à 2 mètres de hauteur à l'état naturel. Elle a été choisie en raison de sa forte productivité, de sa résistance au feu, ainsi qu'aux parasites ou aux insectes ravageurs. Les plants forment des touffes bien individualisées, très denses, aux racines très développées. Ils ne sont généralement pas très serrés, à cause d'une densité de semis relativement faible, si bien qu'ils peuvent être séparés par du sol nu sur des distances parfois supérieures à 30 cm.



Figure 7 : Jeune touffe de *Brachiaria brizantha* non broutée, entourée partiellement de sol nu

Les parcelles de pâturage sont également jonchées de troncs et de débris d'arbres en partie calcinés, résidus de la défriche-brûlis de la forêt. Les troncs peuvent atteindre un diamètre de 2 m, mais en général ils n'excèdent pas 70 cm. Leur cœur est souvent en état de décomposition avancé.

2.1.3 Les sols

Trois grands types de sols dominant dans le périmètre étudié. Les ferralsols (selon la classification WRBSR, 1994) argileux ou "latosols" (*latossolo vermelho amarelo* selon la classification brésilienne des sols, Prado, 1996) occupent la plus grande surface, viennent ensuite les cambisols (WRBSR) et enfin les sols à tendance hydromorphe, occupent les bas fonds et lits des cours d'eau au pied des collines. Ces sols sont développés à partir de granitoïdes du bouclier brésilien (antécambrien).

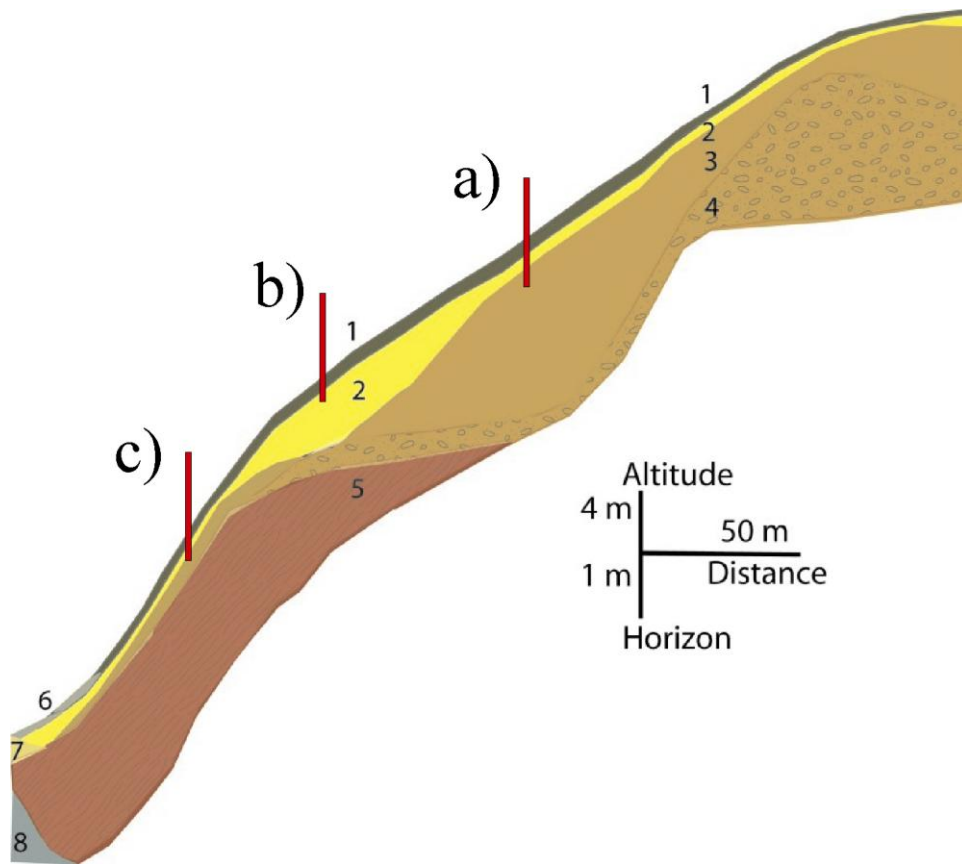


Figure 8 : Localisation des transects d'étude en rapport avec l'organisation de la couverture pédologique dans le pâturage n°4 (transects 25 à 27)

Horizons : 1 : humifère, sablo-argileux, brun jaunâtre 10YR5/6 ; 2 : argileux, brun jaunâtre 10YR5/6 à 5/8, plastique ; 3 : argileux, brun vif 7,5YR5/8 ; 4 : argileux, riche en nodules ferrugineux, brun vif 7,5YR5/8 ; 5 : altérites à consistance ferme et couleur hétérogène rouge jaunâtre 5YR5/8 dominante, plus limoneuses que les horizons supérieurs ; 6 : brun grisâtre très sombre 10YR3/2 ; 7 : brun olive clair 2,5Y5/3 ; 8 : gley gris clair argileux 2,5Y7/2. , modifié de Grimaldi M.

- a)** transect sur lattosols profonds,
- b)** transect sur lattosol peu profond
- c)** transect sur cambisol

Les latosols profonds argileux (plus de 60% d'argile) (Figure 8 a) se situent toujours à l'amont des collines, jusqu' à mi versant. Une structure microagrégée bien développée, associée à une profondeur élevée (jusqu'à 3 m) leur confèrent une capacité à absorber et à retenir l'eau de pluie sans atteindre la saturation en eau (sans formation d'une nappe).

Ces sols retiennent l'eau biodisponible plusieurs jours, voire plusieurs semaines, après les averses, la taille du « réservoir » d'eau dépendant de l'épaisseur du sol.

Les latosols peu profonds (Figure 8 b) sont situés à mi-versant, dans une zone de replat plus ou moins marquée avant la rupture de pente. La couche relativement imperméable correspondant à l'horizon d'altération de la roche, apparaît alors à une profondeur de 1 m environ, le volume du « réservoir » constitué par la sol y est donc réduit. La capacité d'absorption d'eau du sol peut ainsi être dépassée lors des plus fortes averses, qui peuvent provoquer un excès d'eau plus ou moins durable selon la topographie déterminant les conditions de drainage. Le drainage de l'eau est ainsi déficient sur les replats les plus marqués, ce qui se traduit par une hydromorphie du sol ; de l'amont jusqu'à la rupture de pente, la couleur du sol passe de brun vif à jaune ou gris exprimant le changement de régime hydrique.

Les cambisols (Figure 8 c), peu profonds, occupent les pentes les plus fortes depuis la rupture de pente, jusqu'au thalweg. L'horizon d'altération de la roche apparaît à moins d'1 m de profondeur, voire à 50 cm. De par leur faible épaisseur et leur inclinaison, la capacité à retenir l'eau de ces sols est très limitée. Les nappes qui se forment pendant les fortes averses s'écoulent rapidement, et les risques d'érosion sont élevés.

2.1.4 Le fonctionnement agraire à Benfica

Dans la localité de Benfica, ainsi que dans la plupart des exploitations familiales en Amazonie, la forêt est coupée puis brûlée en saison sèche (juillet à septembre). De nombreux troncs d'arbres partiellement calcinés jonchent le sol après le feu. Les espaces dégagés sont rapidement plantés en riz pluvial. Le riz est récolté au début de la saison sèche suivante, à partir du mois de mars. Ensuite, si l'agriculteur en a la possibilité, les champs de riz sont transformés en pâturages. Le processus d'obtention d'un pâturage prend quelques mois, pendant lesquels le bétail n'entre pas dans les parcelles. A ce moment-là, les herbes atteignent jusqu'à 2 m de haut et leur feuillage est très dense. Ensuite, les parcelles sont mises en pâture avec une rotation mensuelle du bétail entre les parcelles lorsque l'agriculteur a les moyens d'installer des clotures. Les touffes d'herbes deviennent alors plus réduites, atteignant 60 cm de hauteur dans le meilleur des cas, après repos de quelques mois. Parfois, lorsque l'agriculteur ne dispose

pas des ressources suffisantes, les parcelles de riz ou de pâturage sont laissées à l'abandon. Dans ce cas le bétail n' a pas accès aux parcelles, et une jachère se développe. Les plantes à croissance très rapide, en particulier les *Cecropia*, dominent très vite. La litière s'accumule très fortement, et en 5 à 6 ans les jachères constituent une forêt secondaire de 10 à 15 mètres de haut, dominée par quelques espèces, où la diversité en en arbustes et herbacées est très élevée (Silva et al. 2004).

2.2 Méthodologie

2.2.1 Cartographie de la localité

Afin d'étudier la dynamique du paysage sur le site d'étude, nous avons réalisé sa cartographie sur une superficie de 10,89 km², mise à jour sur un pas de temps annuel de 2002 à 2004. Ceci a été réalisé en couplant des données satellitaires à des relevés GPS *in situ*. La précision du GPS utilisé variait de 5 à 15 mètres selon la qualité de la réception satellitaire. Des images du satellites Landsat TM 30 (précision: 30m) à 7 canaux, prises à plusieurs dates (1987, 1992, 1996, 2002), ont été utilisées. Des images en fausses couleurs ont été générées à partir des bandes spectrales et ont été ensuite géoréférencées (Naudts 2003). Les données GPS et satellitaires ont ensuite été assemblées dans un SIG (Système d'Informations Géographiques, ici ArcView), et utilisées pour réaliser la cartographie. Ensuite les informations ayant trait aux parcelles, obtenues par observations et sur enquêtes, ont été reliées à la carte. La carte, ainsi que les informations associées, ont été mises à jour annuellement sur 3 ans, de 2002 à 2004. Enfin, les points d'échantillonnage ont été intégrés à la carte, ainsi que les données associées. L'ensemble de ces informations est structuré sous la forme d'une base de données géoréférencée, qui peut être consultée et complétée. La description du paysage à l'aide d'indices a été réalisée en mode vecteur, avec l'extension Patch Analyst, pour l'étude de la dynamique du paysage. Lors de l'étude de l'influence de la structure du paysage sur la macrofaune, les indices ont été calculés à partir d'images rasterisées, et redécoupée autour de chaque transects d'échantillonnage, sur des surface croissantes.

2.2.2 Plan d'échantillonnage de la macrofaune du sol

Au sein de la fenêtre de paysage cartographié, les quatre occupations du sol les plus répandues ont été caractérisées dans 23 parcelles, à savoir la forêt primaire (6 parcelles), les pâturages (7 parcelles), les jachères (5 parcelles), et les champs de riz (5 parcelles). Les parcelles de pâturage et de jachère présentaient une surface moyenne de 5 hectares, et étaient toutes passées par une phase de culture de riz lors de leur création. Parmi les pâturages, 6 parcelles étaient plantées en *Brachiaria brizantha* cv *marandu*, dont 4 étaient âgées de 4 à 6 ans (les plus anciennes de la localité) et deux âgées de 1 an. La 7^{ème} parcelle était âgée de 4 ans et plantée en *Panicum maximum* (« tanzânia »). Les jachères étaient âgées de 6 à 7 ans, à l'exception d'une, âgée de deux ans seulement. Les parcelles de riz faisaient en moyenne 1,8 ha, et avaient toutes de 6 à 10 mois.

L'échantillonnage a été réalisé selon la méthode TSBF (Tropical Soil Biodiversity and Fertility, Anderson et Ingram 1993), par prélèvements de blocs de sol de 25 x 25 x 30 cm de profondeur, répartis le long de transects de 50 mètres de longueur. Lors de son extraction le bloc est débité en 3 strates, selon la profondeur : 0 – 10 cm, 10 – 20, et 20 – 30 cm. La faune est extraite manuellement immédiatement et stockée dans de l'alcool à 90%.

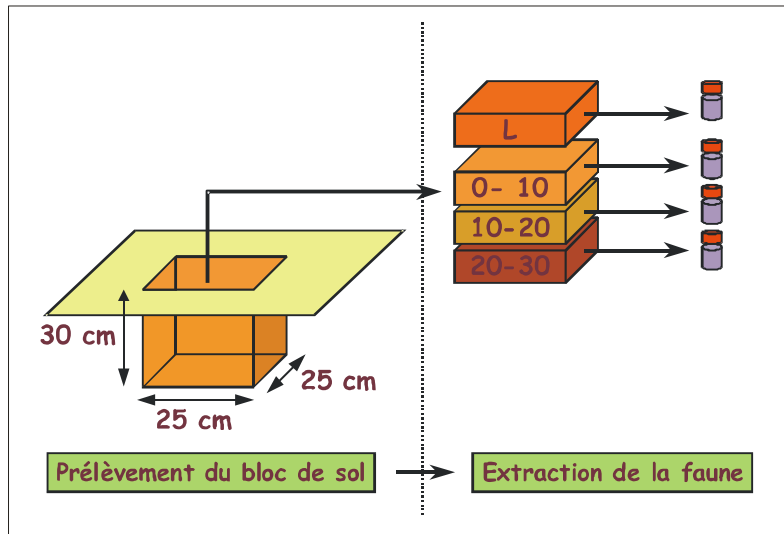
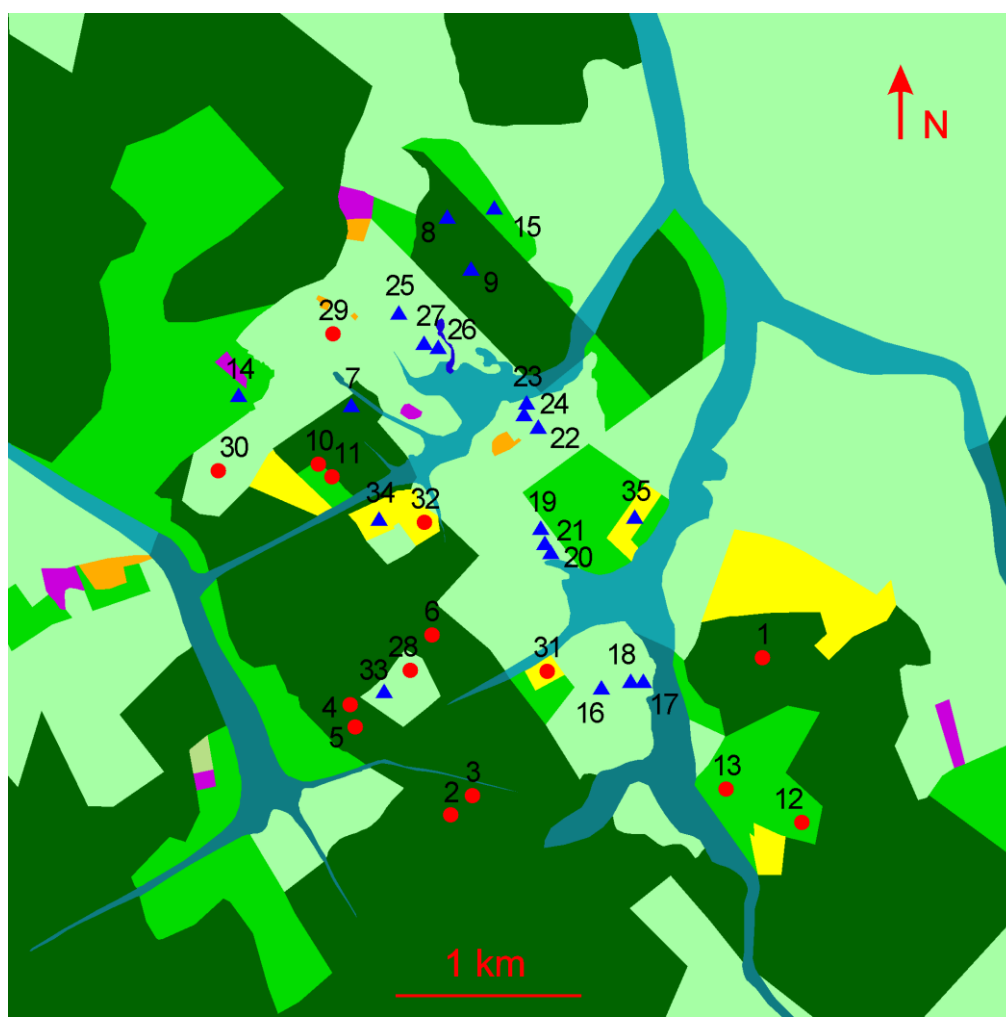


Figure 9 : Schéma du protocole TSBF d'extraction de la faune du sol

Un transect par parcelle a été positionné, à l'exception des pâturages de *B. Brizantha* les plus anciens, où 3 transects par parcelle ont été installés, afin de prendre en compte l'effet du type de sol. Au total, la macrofaune de 270 blocs (points d'échantillonnage), répartis en 36 transects, a été étudiée. Les blocs ont été prélevés en 2002 et 2003 à la même époque (fin de la saison des pluies), entre mars et mai.



▲ Transects étudiés en 2002
● Transects étudiés en 2003

- | | |
|------------------------|---------------------------------|
| ■ forêt | ■ culture pérenne non fruitière |
| ■ bas fond en forêt | ■ pâturage |
| ■ bas fond en pâturage | ■ culture annuelle (riz, maïs) |
| ■ jachère | ■ habitation |
| ■ culture fruitière | ■ eau |
| ■ abbatis récent | |

Figure 10 : Localisation des transects d'échantillonnage de la macrofaune du sol au sein du site de Benfica

(triangle bleu : année 2002, rond rouges : année 2003, chaque transect est identifié par un numéro)

En pâturage, les variations de la macrofaune dues aux microhabitats ont été étudiées dans les 4 pâturages de même âge, en comparant la faune échantillonnée dans du sol sans couverture végétale en surface (sol nu) avec celle trouvée sous les touffes d'herbes et sous les troncs d'arbres morts jonchant le sol. Aux 60 points réguliers des transects TSBF ont été ajoutés 24 points afin d'obtenir toutes les combinaisons de profondeur de sol – microhabitat, et obtenir ainsi un plan d'échantillonnage sans traitement manquant (plan factoriel complet). D'autre part, autour de 30 de ces points, la carte du couvert végétal a été réalisée au 1/200^{ème}, sur 9m², afin de rechercher les éventuels effets de la distribution spatiale des touffes d'herbes.

En forêt et jachère, l'influence de la litière sur la macrofaune a été étudiée en pesant la litière (préalablement séchée à l'étuve) sus jacente à 30 points TSBF en forêt, et à 20 en jachère, les feuilles les feuilles étant identifiées au niveau de l'espèce.

La variabilité spatiale de la macrofaune de la litière a été étudiée dans 3 forêts sur 400 m² (20 x 20 m) à chaque fois. Pour chaque site, 121 points ont été positionnés tous les 2 mètres sur une grille régulière. A chaque point, la faune a été prélevée au sein de 3 quadrats de tailles différentes : 25 x 25 cm (TSBF), 50 x 50, et 1m x 1m, centrés sur le point. La faune a été immédiatement identifiée en grands groupes zoologiques, exceptés les diplopodes qui ont été classés en morphotypes. Les individus ont été comptés, à l'exception des fourmis et des termites, qui ont été classés en trois classes d'abondance: absents, quelques individus (entre 1 et 20), nombreux individus (plus de 20).

2.2.3 Etude des capacités digestives de la faune

Les capacités digestives des espèces d'intérêt particulier, eu égard à leur distribution dans le milieu, ont été étudiées grâce aux techniques d'étude des activités enzymatiques. Celles-ci permettent de dresser un spectre des activités enzymatiques intra ou extracellulaires, exprimées au sein d'un organisme, et révèlent a fortiori une partie des molécules qu'il peut dégrader. Notons cependant que seules les activités enzymatiques exprimées sont détectées. Les activités non exprimées, "réprimées", ne sont pas détectables, même si l'organisme peut potentiellement les exprimer. D'autre part, la dégradation d'une molécule complexe, telle la cellulose, fait généralement intervenir

une série d'enzymes. En conséquence il est nécessaire d'étudier au moins les enzymes clefs du processus de dégradation d'une molécule, afin de déterminer à partir de quel stade de dégradation, et jusqu'où, l'organisme peut la dégrader.

Le principe général des dosages enzymatiques demeure relativement similaire quelle que soit l'activité étudiée. Il consiste à exposer un broyat de tissu animal au substrat que l'enzyme d'intérêt est censée pouvoir dégrader. Ainsi, si l'on veut détecter une activité amylase, on mettra en contact le broyat animal avec une solution d'amidon modifiée de manière à ce que le produit de dégradation de l'amidon soit dosable (par colorimétrie). Etant donné que les réactions chimiques dépendent très fortement des concentrations en substrat, de la température et du temps de réaction, les protocoles sont très standardisés vis à vis de ces paramètres. Ceci permet d'obtenir des réponses quantitatives comparables entre enzymes de même type, et entre études. Dans ce travail, nous avons essentiellement étudié les activités enzymatiques intervenant dans la dégradation de la matière végétale ou des champignons (Tableau 1), et intervenant à différentes étapes de cette dégradation.

substrats testés	sources dans le milieu naturel
Substrats	
Polysaccharidiques	
Amidon	constituant de réserve des végétaux, 2 ^{ème} sources de glucides après la cellulose
Arabinogalactane	hémicellulose des parois cellulaires des végétaux
Carboxyméthylcellulose (CMC)	cellulose modifiée pour des raisons techniques, servant à tester la capacité de dégradation de la cellulose, co
Galactomannane	hémicellulose très abondante dans les parois cellulaires des végétaux, notamment dans les graines
Laminarine	très répandue chez les algues brunes et les végétaux supérieurs, facile à dégrader
Lichenine	essentiellement dans les mousses et lichens
Nigerane	dans beaucoup de mousses et de lichens
Pullulane	surtout chez les champignons
Xylane	hémicellulose très abondante dans les parois cellulaires des angiospermes, relativement facile à dégrader
Substrats	
Hétérosides	
molécules synthétiques servant à tester l'hydrolyse de liaisons particulières	
PNP β -glucoyranoside	liaison β -1,4 entre 2 molécules de glucose, présente lors de la dégradation de la cellulose
PNP N-acétylglucosamine	liaison β -1,4 entre 2 molécules de N acétyl glucosamine, présente dans la chitinolyse, lors de la dégradation c
PNP α -glucopyranoside	liaison α -1,4 entre 2 molécules de glucose, présente lors de la dégradation de l'amidon
oligosaccharides	
Saccharose	forme de stockage des glucides chez les végétaux, facile à dégrader

Tableau 1 : Activités enzymatiques étudiées au sein des espèces indicatrices

2.2.3.1 Préparation des échantillons

Les espèces spécialistes des différentes occupations du sol ont été identifiées par la méthode Indval (cf. Dufrêne & Legendre 1997). Les différentes espèces retenues ont ensuite été récoltées dans leur milieu privilégié, ce qui nous a permis par ailleurs de vérifier les résultats Indval. Les animaux ont été lavés, congelés puis broyés. Le broyat a ensuite été filtré afin d'enlever les gros débris. Ces différents broyats ont été finalement utilisés pour les tests des différentes activités enzymatiques.

Analyse des résultats

Pour des raisons méthodologiques, les valeurs des différentes activités enzymatiques ne peuvent être toutes comparées directement. En conséquence il convient de raisonner par type de substrat, ou de standardiser les valeurs. Nous avons d'abord gardé les valeurs brutes, afin de garder le maximum d'information, pour comparer les aptitudes enzymatiques des différentes espèces. Ensuite nous avons réalisé des analyses multivariées et une classification hiérarchique (distance euclidienne, algorithme de Ward) sur les données standardisées.

3 Etude au niveau du paysage

Article de référence :

Recovery of soil macrofauna communities after forest clearance in Eastern Amazonia, Brazil, Mathieu et al. Conservation Biology, sous presse

3.1 Dynamique du paysage

En tant que communauté récente, Benfica présente une dynamique d'occupation des sols très rapide. La déforestation et l'installation de pâturages y représentent les activités dominantes. La composition et la structure du paysage peuvent potentiellement influencer la diversité de la macrofaune du sol. Afin de tester cette hypothèse, nous avons cartographié le site d'étude. L'absence de plan de développement concerté, de cadastre précis tenant compte de l'occupation des sols, ainsi que l'exiguïté des exploitations familiales (50 ha en moyenne), compliquent la description de la dynamique du paysage. La vitesse de croissance très élevée de la végétation, la faible disponibilité en images satellites à haute résolution, rendent difficile l'étude de cette dynamique à partir d'informations purement satellitaires. Afin de cartographier le site d'étude, nous avons couplé des données satellitaires Landsat 30 TM, à des observations in situ localisées par GPS (cf Matériel et méthode chap. 2.2.1 p.31). Après intégration des différentes sources de données dans un SIG, nous avons été en mesure de calculer la vitesse d'évolution du paysage à échelle très fine (résolution de l'ordre de 5 à 10 mètres), sur une superficie de 11 km² autour des points d'échantillonnage.

3.1.1 Résultats

Les cartes du site sont d'abord exposées pour les années 2002, 2003 et 2004. L'évolution du paysage est ensuite quantifiée à l'aide d'indices paysagés classiques.



Figure 11 : Carte de la partie étudiée de Benfica en 2002

- | | |
|------------------------|---------------------------------|
| ■ forêt | ■ culture pérenne non fruitière |
| ■ bas fond en forêt | ■ pâturage |
| ■ bas fond en pâturage | ■ culture annuelle (riz, maïs) |
| ■ jachère | ■ habitation |
| ■ culture fruitière | ■ eau |
| ■ abbatis récent | |



Figure 12: Carte de la partie étudiée de Benfica en 2003

- | | |
|------------------------|---------------------------------|
| ■ forêt | ■ culture pérenne non fruitière |
| ■ bas fond en forêt | ■ pâturage |
| ■ bas fond en pâturage | ■ culture annuelle (riz, maïs) |
| ■ jachère | ■ habitation |
| ■ culture fruitière | ■ eau |
| ■ abbatis récent | |

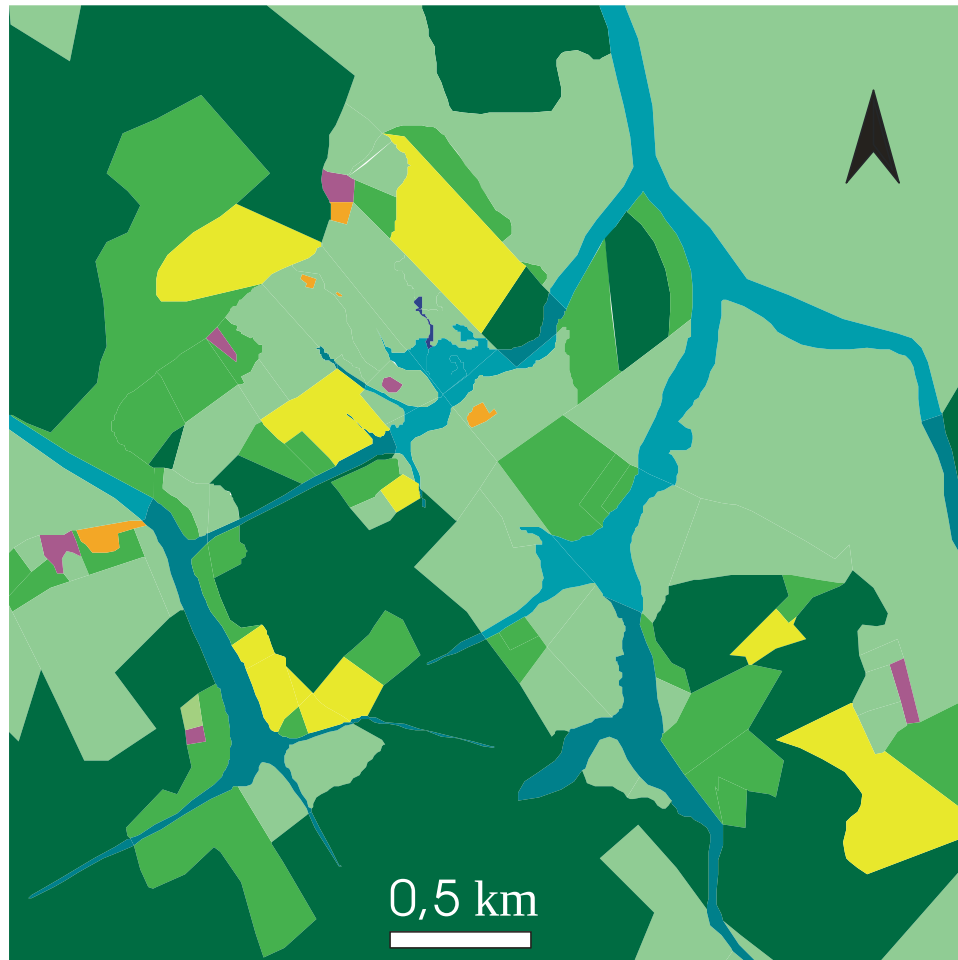


Figure 13: Carte de la partie étudiée de Benfica en 2004

- | | |
|------------------------|---------------------------------|
| ■ forêt | ■ culture pérenne non fruitière |
| ■ bas fond en forêt | ■ pâturage |
| ■ bas fond en pâturage | ■ culture annuelle (riz, maïs) |
| ■ jachère | ■ habitation |
| ■ culture fruitière | ■ eau |
| ■ abbatis récent | |

3.1.2 Evolution de la structure du paysage

Sur les 11 km² étudiés, le nombre de parcelles augmente de 123 à 144 entre 2002 et 2004, la densité de lisières augmente de 141 à 153 m par ha (Tableau 2). La taille moyenne des parcelles diminue de 8,9 en 2002 à 7,6 ha en 2004.

	2002	2003	2004
nombre de parcelles	123	131	144
taille moyenne des parcelles (ha)	8,9	8,3	7,6
densité en lisière (m/ha)	141,5	145,6	153,3

Tableau 2: Evolution de la structure du paysage entre 2002 et 2004

3.1.3 Evolution de la composition du paysage

En 2002 le paysage est dominé par la forêt (462 ha, soit 42,4 % de la fenêtre paysagère, Tableau 3). Les pâturages constituent le deuxième élément dominant (376 ha, soit 34,6 % du paysage). La jachère est le troisième type d'occupation avec 119 ha, soit 11% du paysage.

En 2003 il y a une nette augmentation de la surface en jachère (131 ha), et une forte diminution de la surface en culture annuelle (qui passe de 26 à 18 ha).

En 2004 la superficie en pâturage (415 ha, soit 38,1 % du paysage) est devenue supérieure à celle en forêt (379 ha, soit 34,8 % du paysage). Les jachères sont toujours le troisième élément dominant, mais leur superficie varie peu (+ 21 ha).

La forêt présente la plus forte variation de superficie entre 2002 et 2004 avec une nette diminution, au profit des pâturages qui sont l'élément se développant le plus (37 ha de plus), avec les cultures annuelles (33 ha de plus, mais avec une certaine irrégularité, due à une diminution en 2003).

occupation du sol	2002	2003	2004	variation 2002 - 2004
forêt	462	440	379	- 83
bas fond en forêt	36	36	36	0
bas fond en pâturage	51	51	51	0
jachère	119	132	141	+ 21
culture fruitière	4	4	4	0
abbatis	9	0	0	- 9
Haricot (Feijao)	2	1	1	- 1
pâturage	376	404	415	+ 39
culture annuelle	26	18	60	+ 33
habitation	2	2	2	0
eau	<0	<0	<0	0

% du paysage en forêt	42,4	40,4	34,8
% du paysage en pâturage	34,6	37,1	38,1
% du paysage en jachère	11,0	12,1	12,9

Tableau 3: Evolution de la composition du paysage

(les superficies sont données en ha)

3.1.4 Vitesse de déforestation

En moyenne 41 hectares de forêt ont été coupés annuellement soit 8 % du paysage initial, ou 18 % de la forêt initiale (Tableau 4). Si la vitesse de déforestation reste constante (42 ha/an sur $\sim 11\text{km}^2$), la forêt aura complètement disparue d'ici 15 ans.

	2002-2003	2003-2004	variation 2002 - 2004
% paysage deforesté	2	6	8
% foret coupée	5	14	18

	2002-2003	2003-2004	moyenne 2002 - 2004
surface déforestée	22	61	41

Tableau 4: Vitesse de déforestation

3.1.5 Anthropisation du milieu



Figure 14: Evolution de l'anthropisation du paysage

En 2002, 54 % du paysage était anthropisé (591 ha, Figure 14). En 2003 la proportion passe à 56 % (613 ha), et en 2004 à 62 % du paysage (674 ha). En trois ans la proportion de paysage anthropisé a donc augmenté de 14 %.

3.1.6 Discussion

La vitesse de déforestation est très élevée à Benfica. Elle se fait quasiment exclusivement dans l'optique d'implantation de pâturages. Contrairement à d'autres régions d'Amazonie, aucune culture pérenne, ou système agroforestier ne se développe réellement. La relative petite taille des parcelles (6,7 ha en moyenne) est typique des zones d'installation d'agriculture familiale, ce qui explique la très forte fragmentation du paysage. Il est néanmoins difficile de comparer les chiffres obtenus avec ceux de la littérature, étant donné que les chiffres sont très dépendants de l'échelle d'observation, et que ces données ne sont jamais présentées à une échelle aussi restreinte, avec une résolution aussi élevée. Cependant cette tendance à la fragmentation n'est véritable que dans la partie récente de Benfica, où est située la fenêtre de paysage étudiée ici, qui est dominée par des petites exploitations. Dans la plus ancienne partie de Benfica, correspondant anciennement à une fazenda (grande exploitation) rachetée en partie en

1990 et en 1992 par deux éleveurs originaires du Tocantins, qui ont aujourd'hui intégré l'assentamento pour bénéficier des aides publiques, la taille des lots est en moyenne de 150 ha.

Les indices de fragmentation n'ont pas été calculés dans cette zone, mais d'après les images satellites et des études socio – économiques (Bentes, 2003, Biri Kassoum & Maître d'Hotel, 2002), il est évident qu'il y a moins de forêt résiduelle, qu'elle y est moins fragmentée et que la taille des parcelles pâturages est plus élevée (d'une vingtaine d'ha en moyenne). Les 34 lots de plus de 150 ha de l'aire des « petits fazendeiros » avaient en 2002 en moyenne 27% de forêt, 8% de forêt secondaires, 5% de cultures vivrières et 60% de pâturages ; dans l'aire des colons de Benfca, les lots de 50 ha étaient en moyenne composés de 37 % de forêt, 15 % de jachère, 7 % de cultures vivrières et 41% de pâturages.

Du point de vue de la biologie de la conservation, le développement type "grande exploitation" est probablement préférable pour les espèces forestières. En effet, la fragmentation entraîne la diminution de la surface des parcelles de forêt, ainsi que l'augmentation des distances inter parcelle de forêt. La diminution en surface des parcelles de forêt diminue la surface continue de forêt disponible, qui est nécessaire pour certaines espèces. Elle diminue également le nombre d'habitats disponibles au sein des fragments. En définitive, il est souvent dit que cette perte en disponibilité d'habitat diminue la diversité dans les petits fragments (Carvalho & Vasconcelos 1999). Un fragment forestier est généralement considéré comme petit en dessous de 100 ha, soit 1km² (Turner & Cortlett 1996). Cependant, il est difficile d'isoler l'effet "réduction de la surface" de celui de la "proximité avec la lisière". Or l'influence des lisières, ou bordures, est considéré par certains auteurs comme étant prépondérant vis à vis de la distribution des espèces. La quantité de lisières augmente avec la fragmentation. Les études montrent que l'intérieur des forêts est modifié jusqu'à 200 mètres depuis leur bordure, en particulier par des processus "d'érosion" des lisières ("edge effects") (Gascon et al. 2000 ; Laurance et al. 2001). Ainsi l'humidité, le vent, la lumière, peuvent pénétrer profondément en forêt. Les organismes, animaux ou végétaux (Didham 2001 ; Laurance et al. 1998 ; Sizer & Tanner 1999; Sizer et al. 2000; Carvalho & Vasconcelos 1999), sont sensibles à ces modifications, et peuvent être classés en conséquences en fonction de leur affinité pour les lisières (Didham et al. 1998). Une augmentation de la

diversité ou de la densité des invertébrés est souvent observée à proximité des lisières (Andresen 2003 ; Didham 2001 ; Jokimäki et al. 1998).

D'autre part l'isolement des parcelles de forêts, diminue l'interaction entre individus d'une même espèce, ce qui à terme crée des sous populations. Cela amoindrit le brassage génétique et les chances de reproduction des individus (Dias 1996). A long terme cela peut entraîner une baisse en densité des espèces ainsi qu'une dérive génétique, ce qui fragilise les populations et augmente le risque d'extinction face aux perturbations ou aux variations stochastiques des densités. En milieux tropicaux, ces scénarios "densité dépendants" sont tout à fait vraisemblables du fait que la plupart des espèces semblent présentes en très faible densité (Novotny & Basset 2000 et cf. chapitre 3.3). La réalité de ces flux d'individus entre sous-populations a été récemment testée lors d'une synthèse bibliographique, et il apparaît qu'ils n'ont finalement pas été démontrés de façon convaincante pour la plupart des organismes, à l'exception des invertébrés (Bowne & Bowers 2004).

3.1.7 Conclusion

L'évolution du paysage est très rapide à Benfica. Dans la zone étudiée, dominée par de petites exploitations d'agriculture familiale, le paysage est très fragmenté, avec des parcelles de 7,6 hectares en moyenne. Cependant la zone de Benfica non étudiée dans ce travail, dominée par des exploitations de taille moyenne, semble présenter un faciès un peu différent. D'après les théories de la biologie de la conservation, l'évolution du paysage au sein de notre fenêtre d'étude semble particulièrement défavorable au maintien de la biodiversité.

3.2 Déterminants paysagés de la macrofaune

Les résultats des études en écologie du paysage ont montré que le contexte paysager, c'est-à-dire l'organisation spatiale (Mc Garigal & McComb 1995) et la dynamique du paysage (Petit & Burel 1998), pouvaient influencer substantiellement les organismes vivants. D'après la théorie des métapopulations (Levins 1970), les différents éléments du paysage sont autant d'habitats colonisables par les organismes, et au sein des quels des populations peuvent se développer. Des individus peuvent migrer vers un autre élément, ce qui crée des flux, actifs ou passifs, au sein du paysage. Ainsi, en chaque endroit, le nombre d'individus dépend des apports de l'extérieur (immigrants) et des départs vers d'autres sites (émigrants). Ces flux peuvent se faire de manière orientée, depuis les endroits favorables (sources) vers les moins favorables (puits, ou "sinks") (Bowne & Bowers 2004 ; Dias 1996), ce qui crée des dynamiques contrastées de développement des populations. Ceci suggère qu'un site globalement défavorable pourra cependant recevoir d'autant plus de faune qu'il est à proximité d'un ou plusieurs sites sources et que sa surface est grande, du fait des flux passifs d'individus.

De cette manière la structure du paysage avoisinant un site peut moduler la densité d'organismes que ce dernier héberge. D'autre part, les études de biologie de la conservation et de fragmentation du paysage, suggèrent que la forme même d'un site peut influencer son aptitude à entretenir des flux (Figure 15). Les sites ayant une forme tendant vers celle d'un cercle présentent moins de bordures, à surface égale, que les sites présentant une autre forme, ce qui diminue la surface d'échanges avec les sites extérieurs, un peu à la manière des microvillosités des membranes du tube digestif. D'autre part, plus le site est carré, plus la surface intérieure du site, éloignée de la bordure et abritée des influences extérieures grâce à l'effet tampon de la zone périphérique du site, sera grande.

Cette zone tampon peut revêtir une grande importance dans les fragments de forêts (Gascon et al. 2000 ; Turner & Cortlett 1996), en particulier en Amazonie, où l'influence de l'extérieur, en particulier du vent, peut se faire ressentir jusqu'à 400 mètres à l'intérieur (Laurance et al. 2001), et augmenter la mortalité des arbres (Mesquita et al. 1999 ; Laurance et al. 1998) ou en modifier le recrutement (Sizer et al. 2000).

aspect du site :	Surface totale :	dimensions	périmètre	surface intérieure (à plus de 2 mètres du bord extérieur)
	100 m ²	r = 5,64 m	35 m	41,6 m ²
	100 m ²	10 x 10 m	40 m	64 m ²
	100 m ²	20 x 5 m	50 m	16 m ²

Figure 15 : Illustration de l'effet de la forme d'un site sur ses propriétés géométriques

(vert foncé : zone centrale de l'habitat, vert clair : zone tampon, " périphérique", de l'habitat)

Certaines espèces ayant besoin d'un isolement minimal pour pouvoir se maintenir, la forme des sites peut revêtir une grande importance, à surface égale. En outre, certaines espèces préfèrent les zones abritées, alors que d'autres préfèrent les lisières, si bien qu'elles vont préférentiellement se développer dans la partie du site qui leur convient le mieux. Ceci crée une hétérogénéité au sein même des sites. Par exemple, en Amazonie, la densité en invertébrés du sol en lisière est souvent supérieure à celle au centre des fragments de forêt (Didham 2001).

Dans ce chapitre nous déterminons l'importance de l'effet de la structure du paysage autour des transects sur la macrofaune du sol à Benfica. Tout d'abord nous vérifions si l'organisation spatiale de la communauté est plus forte que l'effet du type d'habitat, auquel cas l'autocorrélation entre les transects créerait un biais pour les analyses suivantes. Enfin nous analysons l'effet de la structure du paysage sur la faune.

2.1.1 Vérification de l'indépendance entre les transects

Afin de détecter les éventuels problèmes d'autocorrélation, nous avons d'abord examiné s'il y avait une relation entre la richesse spécifique des transects, et la distance géographique les séparant. Ensuite nous avons regardé s'il y avait un lien entre la composition faunistique des transects et leur distance géographique. Nous avons utilisé les positions des transects sur le plan factoriel 1 – 2 d'une ACP sur la richesse spécifique de la macrofaune par grand groupe zoologique, pour mesurer la ressemblance de structure de communauté entre transects. Nous n'avons pas effectué d'analyses géostatistiques, comme les semi – variogrammes, étant donné le relativement grand nombre d'observations que ce type d'analyse requiert ($n > 100$). Les calculs ont été effectués avec Matlab (fonction `pdist`) et Statistica.

2.1.1.1 Autocorrelation de la richesse spécifique

Les différences de richesse spécifique entre transects sont réparties équitablement en fonction de la distance qui les sépare (Figure 16). Il n'y a pas de corrélation entre les 2 grandeurs.

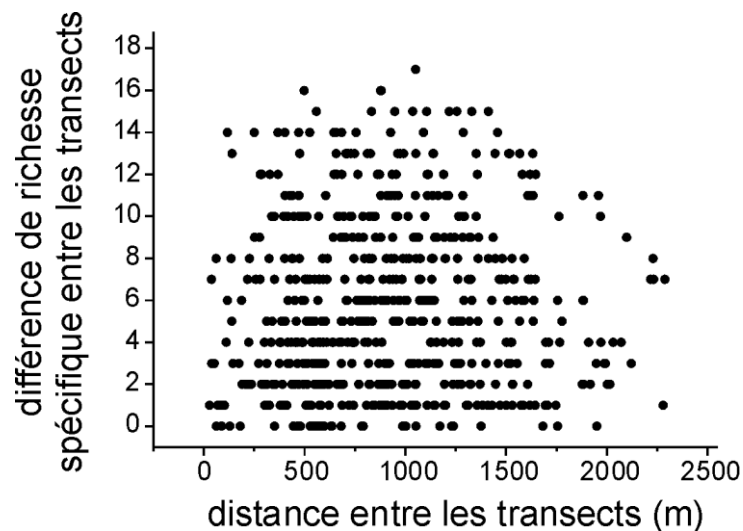


Figure 16 : Relation entre les distances basées sur les coordonnées géographiques et les différences de richesse spécifique

(tests de Mantel simple, 1000 permutations)

Cela signifie que pour nos données, la ressemblance entre transects en terme de richesse spécifique n'augmente pas lorsque la distance les séparant diminue.

2.1.1.2 Autocorrelation de la composition spécifique

La distance entre transects dans le plan factoriel de l'acp est répartie de manière relativement homogène en fonction de la distance géographique entre les transects. Il n'y a pas de corrélation positive forte entre les 2 grandeurs (Figure 17 et 4).

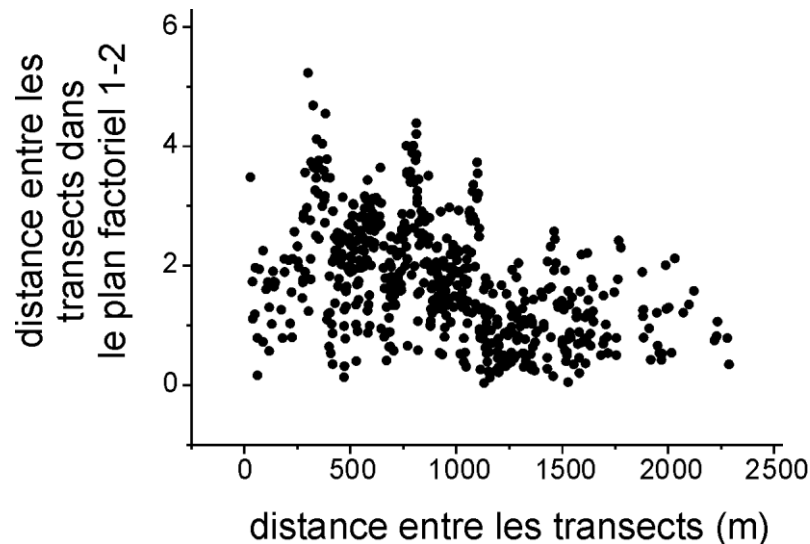


Figure 17 : Relation entre les distances basées sur la coordonnées géographiques et les différences de structure de la communauté

(tests de Mantel simple, 1000 permutations)

La composition de la macrofaune n'est donc pas plus similaire entre deux transects proches qu'entre 2 transects éloignés.

Les résultats montrent donc qu'il n'y a pas de dépendance spatiale forte entre les transects, en terme de richesse spécifique et de composition. Le plan d'échantillonnage n'est donc pas biaisé spatialement, et nous pouvons continuer les analyses sans prendre en compte la position géographique relative des transects.

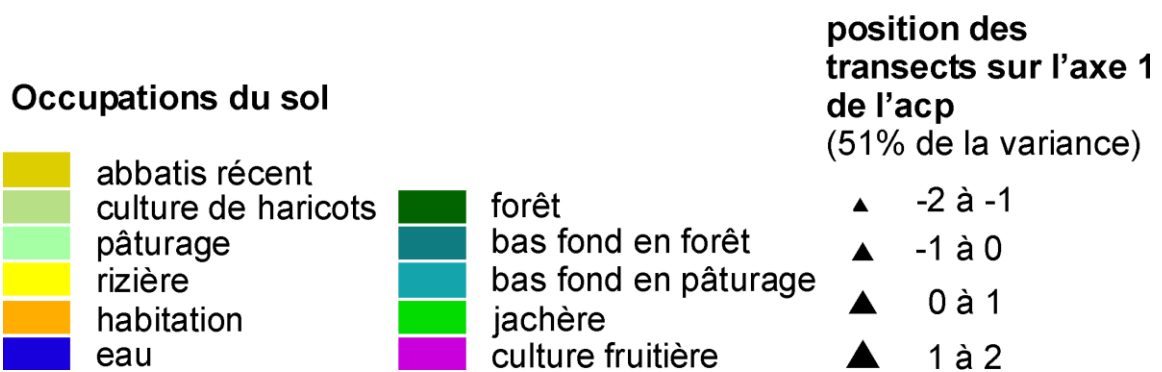


Figure 18 : Carte des transects de la macrofaune au sein du paysage,

La taille des symboles indique la position des transects sur le premier axe factoriel d'une acp (51% de la variance expliquée) réalisée sur la richesse spécifique par groupe et par transect

3.2.1 Influence de la structure du paysage sur la macrofaune du sol

3.2.1.1 méthodologie

Afin d'étudier l'influence de la structure du paysage sur la faune du sol nous avons décrit le paysage autour de chaque transect d'échantillonnage, sur des surfaces croissantes d'observation. Ensuite nous avons confronté les données faunistiques avec les données paysagères (Figure 19).

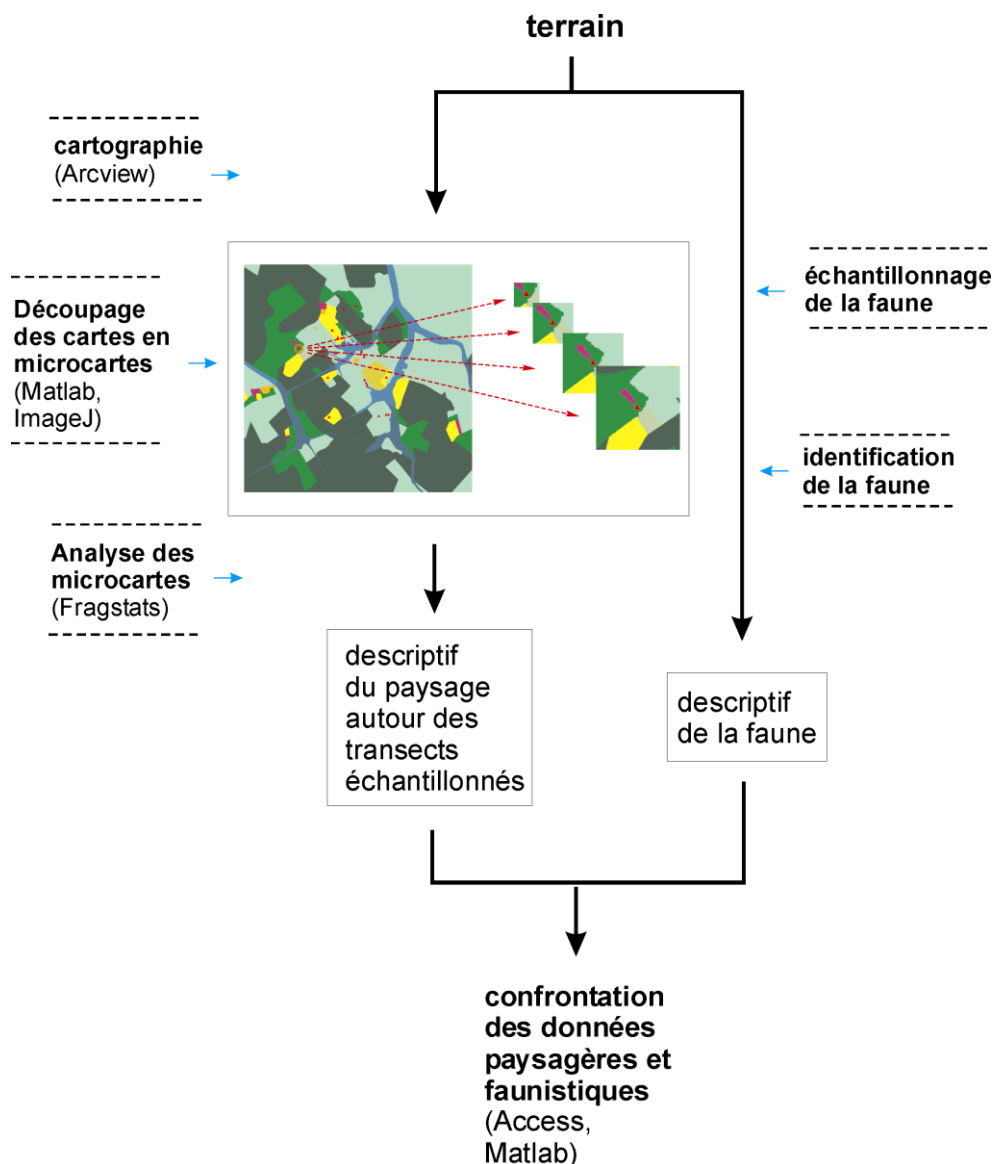


Figure 19 : Protocole pour préparer les données de l'étude de l'influence de la structure du paysage

L'échelle spatiale à laquelle interviennent les éventuelles influences de la structure du paysage sur la faune du sol n'étant pas connue à l'avance, nous avons adopté une approche multi-scalaire pour cette étude. Pour cela la description du paysage autour de chaque transect a été réalisée sur des surfaces croissantes, de 50 à 500 mètres de rayon, avec un pas de 50 m. Neufs métriques paysagères ont été calculées à chaque fois (Tableau 5). Afin d'automatiser ces analyses, nous les avons programmées en Matlab, avec une liaison vers Fragstats. Les codes sources sont en Annexe.

métrique paysagère	unité
nombre de type d'occupation du sol	.
Densité de lisière totale	m.ha ⁻¹
surface occupée par la même occupation du sol que celle du transect	ha
densité de lisière de la même occupation du sol que celle du transect	m.ha ⁻¹
surface de forêt	ha
densité de lisière de forêt	m.ha ⁻¹
surface de jachère	ha
densité de lisière de jachère	m.ha ⁻¹
surface de milieu arboré (forêt, jachère, bas fond arboré, culture fruitière)	ha

Tableau 5 : Liste des métriques paysagères calculées autour de chaque transect

Nous avons d'abord effectué des tests de Mantel sur les matrices de distance basées sur la richesse spécifique ou la densité de la faune et les matrices de distances basées sur les différences paysagères, pour chaque rayon d'observation, afin de déterminer la taille du rayon d'observation optimisant les relations. Ce type de test présente l'avantage d'être non paramétrique, et ne fait donc pas d'hypothèse sur la loi de distribution des données. Nous avons utilisé 1000 permutations (nous avons pour cela modifié le script "f_mantel" de la boîte à outils Matlab libre "Fathom" pour ces calculs, code source en annexe).

L'effet de l'occupation étant supposé très fort, bien que non encore analysé à ce stade, nous avons effectué les analyses en le prenant en compte. Ceci a été réalisé en soustrayant aux données la moyenne de la variable (densité ou richesse spécifique) par classe (par type d'occupation du sol), ce qui revient à analyser les résidus d'une analyse de variance portant sur l'effet occupation du sol. Les densités en fourmis et termites ont été enlevées des données, parce que leurs valeurs sont difficilement interprétables et sont d'un autre ordre de grandeur que celles des autres groupes. En revanche la richesse spécifique des ces groupes a été conservée.

Nous avons ensuite réalisé une analyse basée sur les GLM (Modèle linéaire généralisé), après vérification de la normalité des données, afin de déterminer l'effet séparé des 4 variables qui semblaient expliquer au mieux les données : le type d'occupation du sol, la densité en lisière totale, la surface en milieu arboré, et la diversité en type d'occupation du sol. Ce genre d'analyse permet d'étudier en même temps l'effet de variables catégorielles et de variables continues, comme c'est le cas ici, tout en prenant en compte les éventuelles interactions.

3.2.1.2 Résultats

Les différences entre transects en termes de densités et de structure du paysage sont relativement peu corrélées en moyenne (Figure 20). La corrélation augmente jusqu'à 350 m, où elle atteint son maximum ($r=0,25$, $p<0,001$). La corrélation est toujours significative pour des fenêtres de plus de 200 m de rayon.

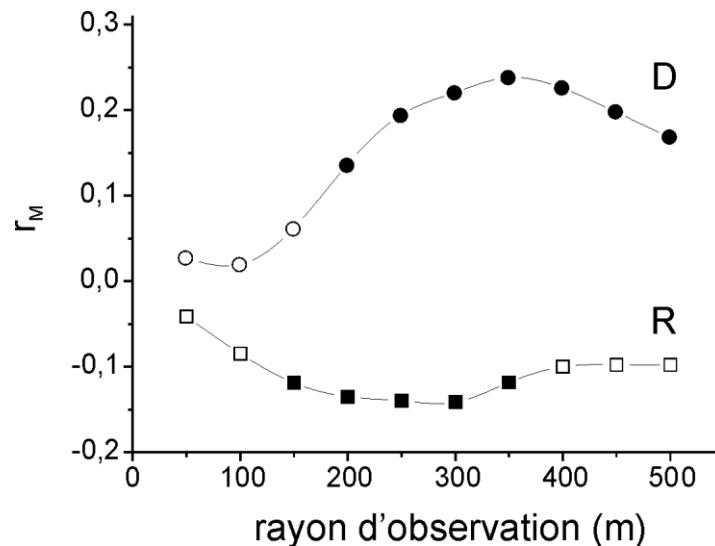


Figure 20 : Valeurs des coefficients de corrélation de Mantel (r_M) entre les métriques paysagères et la richesse spécifique (R), ou la densité (D).

Les valeurs significatives au seuil $p=0,05$ sont indiqués par des symboles noirs

La corrélation entre les distances calculées sur les différences de richesse spécifique et de structure paysagères est toujours très faible, quelque soit le rayon d'observation. La corrélation est significative et négative pour des rayons d'observation compris entre 150 et 350 m. Elle atteint son extremum pour un rayon de 300 mètres et vaut alors $-0,14$ ($p=0,013$).

Les résultats de l'analyse par modèle linéaire généralisé (abrégé GLM par la suite), montrent que 82 % de la variance de la richesse spécifique de la macrofaune est expliquée (r^2) par trois variables, le type d'occupation du sol ($F=22,0$), la densité en lisière ($F=9,6$, β positif), et le nombre de type d'occupation du sol ($F=9,0$, β négatif) (Tableau 6).

facteur	ddl.	signe du β	F	p
type d'occupation du sol	3		22,0	< 0,001 *
densité de lisière	1	+	9,6	0,004 *
nombre de type d'occupation du sol	1	-	9,0	0,005 *
% de milieu arboré	1	-	0,1	0,750 n.s.

Tableau 6: Résumé de l'effet des différents facteurs sur la richesse spécifique de la macrofaune

(analyse par GLM, β = corrélation partielle, ddl. = nombre de degré de liberté)

En revanche la surface en milieu arboré autour du transect n'a pas d'influence sur la richesse spécifique de la macrofaune.

3.2.1.3 Discussion

Les valeurs des coefficients de corrélations de Mantel suggèrent que les variables de structure du paysage considérées simultanément affectent peu la richesse spécifique de la faune, mais qu'elles influencent légèrement la densité de la faune. Cependant ce type d'analyse présente le désavantage de considérer toutes les variables en même temps, sans accorder plus de poids aux variables explicatives, ce qui rend les résultats très dépendants du choix des variables. En revanche, l'analyse basée sur le modèle linéaire généralisé, qui est capable de séparer l'effet des différentes variables, montre que 80 % de la variance de la richesse spécifique de la macrofaune du sol par transect peut être expliquée, non seulement par le type d'occupation du sol, mais aussi par la densité en lisière et le nombre de types d'occupation du sol autour des transects, dans un rayon de 250 mètres.

De nombreuses études ont montré que la structure du paysage pouvait influencer les mammifères, les oiseaux, ou les insectes épiques, tels les coléoptères, en milieu tempéré ou tropical (Carvalho & Vasconcelos 1999; Didham et al. 1998; James & Wamer 1982; Jokimäki et al. 1998; Mc Garigal & McComb 1995; Petit & Burel 1998). Les variables telles que la diversité d'occupation du sol, ou la densité de patch, ont déjà montré leur importance dans certaines études (Buechner 1987; Collinge & Palmer 2002 ; Chust et al. 2003). Cependant aucune étude n'a testé l'éventualité d'une relation entre la diversité endogée (macrofaune du sol) et la structure du paysage, en Amazonie. En ce sens notre

étude, bien que nettement perfectible, apporte les premières preuves de l'existence d'une telle relation. Le fait que la richesse spécifique de la faune soit positivement influencée par la densité en lisière, et négativement influencée par la diversité en patch montre que les mécanismes sous-jacents sont complexes. En première approche, cela suggère que la surface en échange avec les autres types d'occupation du sol, mesurée par la densité en lisière, est bénéfique pour la richesse spécifique de la macrofaune du sol. Ceci conforte la théorie des flux d'individus entre taches d'habitat. En revanche, l'influence négative de la diversité en type d'occupation du sol est plus difficile à interpréter. D'un point de vue théorique, plus la diversité en habitat (la diversité en type d'occupation du sol ici) est élevée, plus le milieu peut abriter d'espèces, du fait de la plus grande variété d'habitats. Or nos résultats ne confortent pas cette théorie. L'explication pourrait être que la diversité en type d'occupation du sol traduit dans une certaine mesure le degré d'anthropisation du milieu. En effet, dans le milieu originel, il n'y avait que de la forêt primaire. En arrivant, l'homme a créé de nouveaux milieux, et ce d'autant plus qu'il exploite le milieu. De ce point de vue la diversité en types d'occupation du sol pourrait refléter le degré d'anthropisation du milieu, et expliquer son influence négative sur la diversité de la macrofaune du sol.

3.2.2 Conclusion sur l'incidence de la structure du paysage sur la macrofaune du sol

Notre étude, originale dans ce domaine, mais modeste, suggère que la richesse spécifique de la macrofaune du sol peut - être influencée par le contexte paysager. Afin de vérifier cette relation, il pourrait être intéressant, dans un premier temps, de continuer l'étude dans la 2^{ème} partie de Benfica, où le paysage est différent. Afin de comprendre les mécanismes qui sont à l'origine de cette relation, il serait très intéressant d'étudier les capacités de dispersion des organismes, comme cela a été fait par exemple sur les coléoptères en milieu tempérés (Charrier et al. 1997 ; Martin et al. 2001 ; Tischendorf et al. 1998; Wiens & Milne 1989).

3.3 La structure de la communauté de la macrofaune du sol selon le type d'occupation du sol

Les études antérieures des communautés de macrofaune du sol ont déjà montré que les changements du couvert végétal influencent toujours profondément la macrofaune, aussi bien en milieux tropicaux qu'en milieux tempérés (Lavelle & Spain 2001). Le rôle majeur de ce facteur met en avant la question à l'origine de cette thèse : quel est le devenir de la communauté de la macrofaune du sol après la coupe de la forêt, à Benfica?

Dans ce chapitre, nous commençons par décrire les différences entre les occupations du sol en terme de température et d'humidité du sol. Ensuite nous exposons les variations faunistiques associées aux types d'occupation du sol. Dans la discussion finale, nous évoquons les mécanismes susceptibles d'expliquer les résultats obtenus sur la faune.

3.3.1 Caractérisation du milieu: variations de température et d'humidité en fonction du type d'occupation du sol

La température du sol en début de matinée est significativement différente selon le milieu considéré (Kruskall Wallis, $H=8,5$, $p=0,03$) (Figure 21). Elle est plus élevée en milieu ouvert, s'est à dire en pâturage (sol nu, $T= 30,1\text{ }^{\circ}\text{C}$) et en rizière ($T= 31,1\text{ }^{\circ}\text{C}$), qu'en forêt et jachère ($T=25,5^{\circ}\text{C}$ dans les 2).

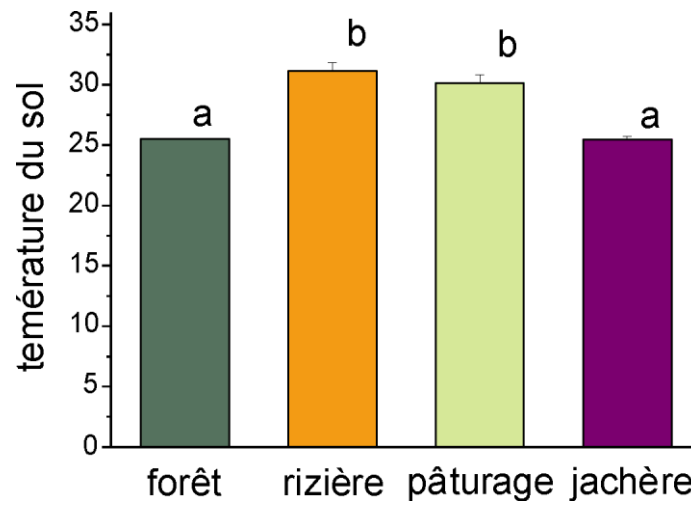


Figure 21 : Température du sol dans les différents milieux, en milieu de matinée (à 10 heures)

(15 premiers centimètres du sol, les barres ayant des lettres différentes sont différentes, Kruskal Wallis, t U Mann – Whitney, p corrigé pour 4 groupes: $p < 0,0032$)

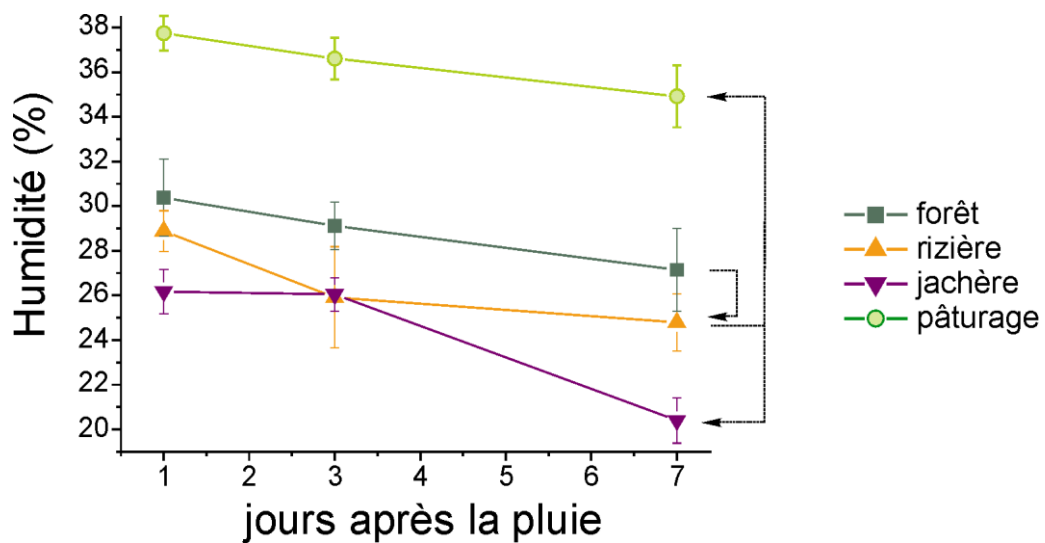


Figure 22 : Evolution de l'humidité du sol après une grosse averse, en début de saison sèche, en fonction du nombre de jours après la pluie, selon le type d'occupation du sol, versant de Osano

(Transects 8,15,25 et rizière du haut versant, les flèches à droite indiquent la succession classique d'occupation du sol)

L'humidité du sol (% du volume de sol vide (des pores) occupé par l'eau) diminue après l'averse, avec à peu près la même vitesse, quel que soit le milieu (Figure 22). Elle est plus élevée en pâturage que dans les autres milieux, quelle que soit la date. Elle y oscille entre 38 et 35 %. Dans les autres milieux, l'humidité est comprise entre 30 et 27 % en général, sauf en jachère, où elle est plus faible au bout de 7 jours, et s'élève alors à 20%, en moyenne.

3.3.2 Structure du peuplement de la macrofaune du sol à

Benfica

La macrofaune du sol à Benfica comporte une très grande proportion de singletons et de doubletons (espèces présentes dans un seul, ou dans 2 points d'échantillonnage TSBF) (Tableau 7). 54% des espèces sont présentes dans seulement un ou deux points d'échantillonnage, 93 % des espèces sont présentes dans moins de 20 points d'échantillonnages. Quelques espèces sont relativement fréquentes, en particulier les vers de terre *Martrodrillus* (VT1) et VT6, un chilopode (chi1) de l'ordre *Geophilomorpha*, une famille de coléoptère staphilinidae (st1), et un diplopode (Di1). Trois espèces de fourmis sont également très présentes *Tranopelta gilva* Mayr (F15m), *Ecatomma brunneum* Fr. Smith ou *E. lugens* Emery (F30) et une *Solenopsis Diplophoptrum* (F34).

	nombre d'espèces	pourcentage des espèces
singletons (dans un seul échantillon)	156	38,0
doubletons (dans deux échantillons)	66	16,1
dans moins de trois échantillons	222	54,1
dans moins de 10 (3,7% des) échantillons	355	86,6
dans moins de 20 (7,4% des) échantillons	384	93,7
dans au moins 20 (7,4% des) échantillons	26	6,3
total	410	

Tableau 7 : Structure spécifique de la communauté de la macrofaune du sol à Benfica

La communauté est donc essentiellement composée de nombreuses espèces rares, voire très rares, et dominée par quelques espèces relativement ubiquistes.

3.3.3 Effet de la déforestation sur la faune du sol

3.3.3.1 Densité de la macrofaune

La densité moyenne de la macrofaune varie énormément selon l'occupation du sol considérée (Tableau 8). En forêt elle est la plus élevée, avec 1067 ind.m⁻². Dans les rizières et dans le pâturage à *Tanzania*, la densité est la plus faible de toutes les occupations du sol, avec 293 et 165 ind.m⁻² en moyenne, respectivement. Dans les parcelles plus âgées (qui ont été exploitées temporairement comme rizières), la densité de la faune est très différente selon le milieu considéré. En jachère, la densité est assez élevée, avec 750 ind.m⁻² dans la parcelle de 2 ans, et 859 ind.m⁻² dans les parcelles de 7 ans. Au contraire, en pâturage, la densité reste faible, avec 335 ind.m⁻² dans les parcelles de 1 an, et 530 ind.m⁻² dans les parcelles de 6 ans, plantées en *Brachiaria brizantha*.

	forêts "primaires"	rizières de 1 an	jachère de 2 ans	jachères de 7 ans	pâturages à <i>Br. Brizantha</i> de 1 an	pâturages à <i>Br. Brizantha</i> de 6 ans	pâturage à <i>Tanzania</i> de 2 ans	tous milieux confondus
vers de Terre	63,6 (4,4)	19,1 (5,9)	73,6 (.)	75,2 (7,6)	23,3 (20,1)	62,7 (9,7)	49,6 (.)	52,1 (5,4)
fourmis	325,4 (99,7)	82,6 (39,5)	533 (.)	244 (41,7)	98,3 (66,3)	84,2 (24,1)	3,2 (.)	192 (38,7)
termites	462,5 (124,7)	138 (78,7)	24 (.)	353 (232,9)	46,6 (39,8)	261 (50,4)	84,8 (.)	266 (59,7)
Araignées	28 (3,7)	5,3 (1,4)	22,4 (.)	22,6 (4,7)	59,9 (56,7)	6,5 (2,5)	1,6 (.)	19,8 (5,1)
coléoptères	31 (4,7)	19,2 (5,2)	24,0 (.)	20,3 (3,7)	15,3 (12,1)	24,6 (3,4)	8,0 (.)	22,8 (2,3)
diplopodes	22,3 (2,1)	0,6 (0,4)	11,2 (.)	22,9 (6,4)	3,4 (3,4)	12,7 (7,4)	4,8 (.)	13,1 (2,5)
chilopodes	25,6 (3,1)	2,2 (0,9)	30,4 (.)	25,2 (4,5)	1,1 (1,1)	8,6 (3,4)	1,6 (.)	14,5 (2,6)
blattes	7,2 (1,9)	0,0 (.)	3,2 (.)	5,8 (3,5)	1,1 (1,1)	1,9 (0,6)	0,0 (.)	3,5 (1,0)
hémiptères	5,1 (1)	3,7 (1,9)	4,8 (.)	5,1 (1,3)	8,0 (8)	2,6 (1,6)	1,6 (.)	4,4 (0,8)
gastéropodes	3,9 (1,6)	3,1 (1,1)	4,8 (.)	14,1 (8,7)	2,3 (2,3)	11,6 (3)	0,0 (.)	6,6 (1,8)
cloportes	17,8 (2,8)	8,2 (3,4)	14,4 (.)	14,3 (3,4)	17,1 (17,1)	5,3 (3,1)	3,2 (.)	12,1 (1,9)
diploures	17,6 (5,3)	1,2 (0,9)	0,0 (.)	10,2 (3,2)	33,1 (33,1)	1,3 (1,3)	1,6 (.)	9,8 (3,3)
fillaroides	2 (1,1)	0,5 (0,5)	0,0 (.)	0,8 (0,8)	0,0 (.)	0,9 (0,5)	0,0 (.)	0,9 (0,4)
larves	49 (7,6)	15,4 (5,2)	14,4 (.)	38,7 (4,5)	11,2 (4,8)	43,8 (3,9)	8,0 (.)	32,4 (4,1)
autres	16,3 (4,8)	1,2 (0,9)	0,0 (.)	17,0 (7)	29,7 (29,7)	7,0 (4,1)	0,0 (.)	11,3 (3,2)
tout groupe confondu	1067 (193,9)	293 (93,3)	750 (.) → 859 (276,6)		335 (200,2) → 530 (65,8)		165 (.)	652 (96,5)

historique des parcelles

Tableau 8 : Densité de la macrofaune (ind.m⁻²) dans les différentes occupations du sol

Toutes les parcelles sont dominées par les fourmis et les termites en terme de densité (192 et 266 ind.m⁻² en moyenne, respectivement). Les vers de terre présentent généralement la troisième densité la plus forte (52 ind.m⁻² en moyenne). La densité de la plupart des groupes suit la tendance globale de la densité totale, avec des densités plus fortes en forêt, puis jachère, pâturage et rizière. Les densités en vers de terre et coléoptères sont comparables en pâturage et jachère. En pâturage jeune on observe de

fortes densités de groupes de litière, en particulier les diploures (33,1 ind.m⁻²) et les cloportes (17,1 ind.m⁻²). La densité en hémiptères (8,0 ind.m⁻²) y est plus élevée que dans les autres occupations du sol. Notons la présence de "cigarrinha das pastagens" (appellation qui regroupe plusieurs espèces d'homoptères, principalement *Deiois incompleta*), insectes nuisibles des pâturages, très redoutés en Amazonie. Les blattes et diplopodes sont bien plus abondants en forêt (7,2 et 22,3 ind.m⁻²) et jachère (5,8 et 22,9 ind.m⁻²) qu'en pâturage (1,9 et 12,7 ind.m⁻²) ou rizière (0,0 et 0,6 ind.m⁻²).

3.3.3.2 Diversité de la macrofaune

Nous avons reconstitué l'évolution théorique de la diversité de la macrofaune du sol suivant la succession d'occupations du sol classiquement trouvée en Amazonie du sud est. Nous présentons d'abord les tendances générales sur les richesses spécifiques totales, puis détaillons l'évolution de la richesse spécifique des groupes faunistiques majeurs.

3.3.3.2.1 Evolution globale

Afin d'évaluer l'évolution de la diversité, nous avons calculé la moyenne du nombre d'espèces par parcelle pour chaque occupation du sol, ainsi que la moyenne du nombre d'espèces par point d'échantillonnage pour chaque occupation du sol. Etant donné que le nombre de points d'échantillonnage différait d'une parcelle à l'autre, une comparaison directe des diversités aurait été biaisée, du fait de la dépendance de la richesse spécifique observée vis à vis de l'effort d'échantillonnage. Afin de réduire ce biais, nous avons calculés les richesses spécifiques pour des efforts d'échantillonnage identiques par parcelle, en utilisant la technique de raréfaction. Celle - ci est basée sur les courbes d'accumulation, et permet de réestimer certains paramètres statistiques de populations échantillonnées avec des intensités différentes (). Nous avons basé nos estimations sur le nombre minimal de points par parcelle réalisé, c'est à dire 10 points (James & Wamer 1982 ; Simberloff 1972).

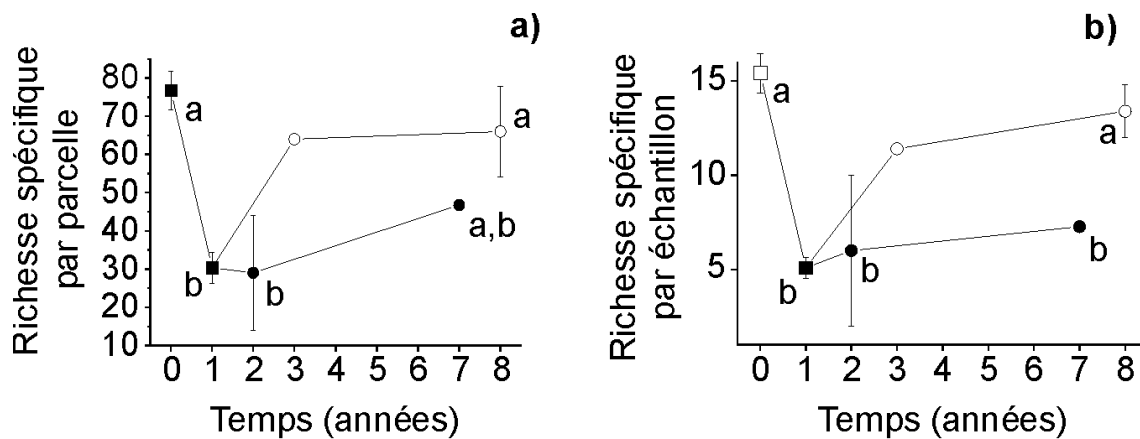


Figure 23 : Evolution de la richesse spécifique par parcelle et par échantillon, le long de la succession classique d'occupations du sol, à Benfica

(La richesse spécifique moyenne par point est montrée, les valeurs sans lettres communes sont différentes au seuil $p=0,05$, test de Scheffé. carré blanc : forêt primaire, carré noir : rizière, ronds noirs : pâturages, ronds blancs : jachères)

Les richesses spécifiques varient ensemble le long de la succession reconstituée (Figure 21). En forêt la diversité est la plus élevée, avec en moyenne 76 espèces par parcelle, et 15 espèces par points. Dans les parcelles de rizières, déforestées depuis moins d'un an, les richesses spécifiques chutent à 30 espèces par parcelle et 5 espèces par point.

Dans les parcelles anthropisées plus âgées, deux tendances se dessinent nettement. En jachère, les richesses spécifiques se rapprochent des valeurs originales. Elles atteignent 66 espèces par parcelle et 11 par point d'échantillonnage au bout de 7 ans de jachère. Au contraire, en pâturage, la diversité est beaucoup plus faible qu'en forêt, avec 47 espèces par parcelle et 7 espèces par point d'échantillonnage.

3.3.3.2.2 Evolution de la diversité α des principaux groupes faunistiques

La richesse spécifique de tous les groupes, à l'exception des termites et des coléoptères, présente des variations significatives entre les différentes occupations du sol (Tableau 9)

	F	p
Vers de terre	3,9	0,016 *
Termites	2,0	0,130
Fourmis	6,8	0,001 *
Coléoptères	1,4	0,260
Araignées	6,0	0,002 *
Diplopodes	8,7	<0,001 *
Chilopodes	19,5	<0,001 *

Tableau 9 : Résumé de l'effet du type d'occupation du sol sur la richesse spécifique de la faune du sol (ANOVA à 1 facteur)

La richesse spécifique (par point d'échantillonnage) des **vers de terre** est de 1,5 en forêt, 0,8 en rizière, puis 1,3 et 1,4 en pâturages et jachères âgés, respectivement (Figure 24a). La richesse spécifique des vers de terre diffère significativement entre la forêt et les rizières, ainsi qu'entre les rizières et les jachères âgées.

La richesse spécifique des **termites** est de 0,8 en forêt, 0,3 en rizière, puis 0,5 en pâturage et 0,8 en jachère (Figure 24b). La richesse spécifique des termites diffère significativement entre la forêt et les rizières, ainsi qu'entre les rizières et les jachères âgées.

La richesse spécifique des **fourmis** est de 3,4 en forêt, 1,2 en rizière, puis 1,4 en pâturage et 2,9 en jachère (Figure 24c). La richesse spécifique des fourmis en forêt et jachère diffère significativement de celle des rizières et des pâturages.

La richesse spécifique des **coléoptères** est de 1,5 en forêt, 0,9 en rizière, puis 1,0 en pâturage et 1,0 en jachère, cependant aucune différence n'est significative (Figure 24d).

La richesse spécifique des **araignées** est de 1,5 en forêt, 0,3 en rizière, puis 0,3 en pâturage et 1,1 en jachère (Figure 24e). Les richesses spécifiques des araignées en forêt et jachère diffèrent significativement de celle des rizières et des pâturages.

La richesse spécifique des **diplopodes** est de 1,0 en forêt, 0,0 en rizière, puis 0,1 en pâturage et 1,1 en jachère (Figure 24f). Les richesses spécifiques des diplopodes en forêt et jachère diffèrent significativement de celles des rizières et des pâturages.

La richesse spécifique des **chilopodes** est de 1,0 en forêt, 0,1 en rizière, puis 0,2 en pâturage et 1,0 en jachère (Figure 24g). Les richesses spécifiques des chilopodes en forêt et jachère diffèrent significativement de celles des rizières et des pâturages.

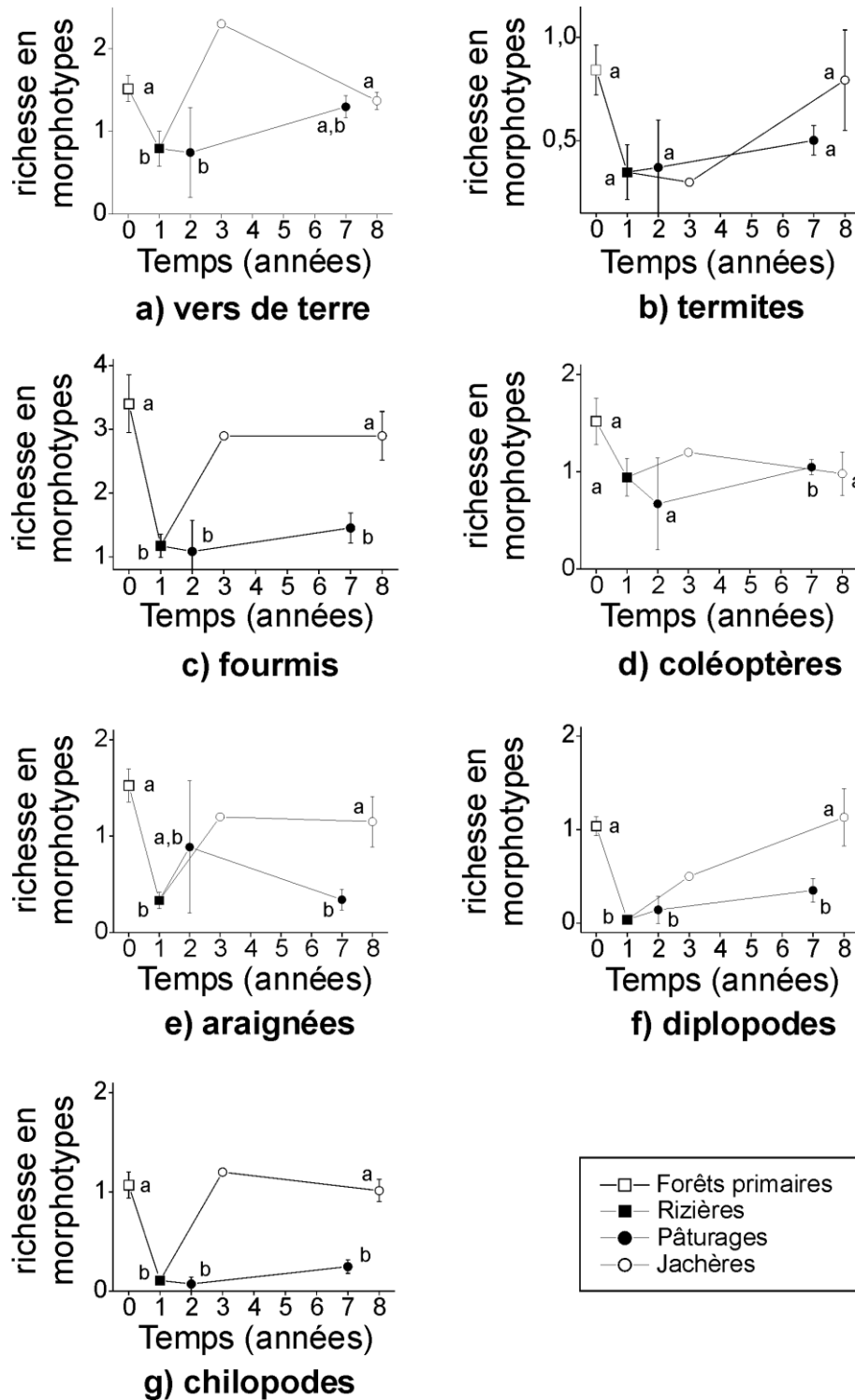


Figure 24 : évolution de la richesse spécifique des principaux groupes faunistiques, le long de la succession classique d'occupations du sol en Amazonie, à Benfica

(La richesse spécifique moyenne par point est montrée, les valeurs sans lettres communes sont différentes au seuil $p=0,05$, test de Scheffé, carré blanc : forêt primaire, carré noir : rizières, ronds noirs : pâturages, ronds blancs : jachères)

3.3.3.3 Différences de composition de la macrofaune du sol en fonction du type d'occupation du sol

Les différences de composition entre les transects peuvent être étudiées par une classification hiérarchique. Le résultat est un dendrogramme dans lequel les parcelles sont regroupées par degré de ressemblance en fonction du nombre d'espèces qu'elles partagent.

Le dendrogramme de similarité isole dans un cluster toutes les forêts et les jachères, ainsi que 2 transects de rizière (Figure 25, nœud a). La plupart des pâturages, jeunes ou vieux, sont regroupés dans un autre cluster (Figure 25, nœud b). Trois transects de rizières sont présents dans ce dernier, et sont regroupés dans un sous cluster (Figure 25, nœud c).

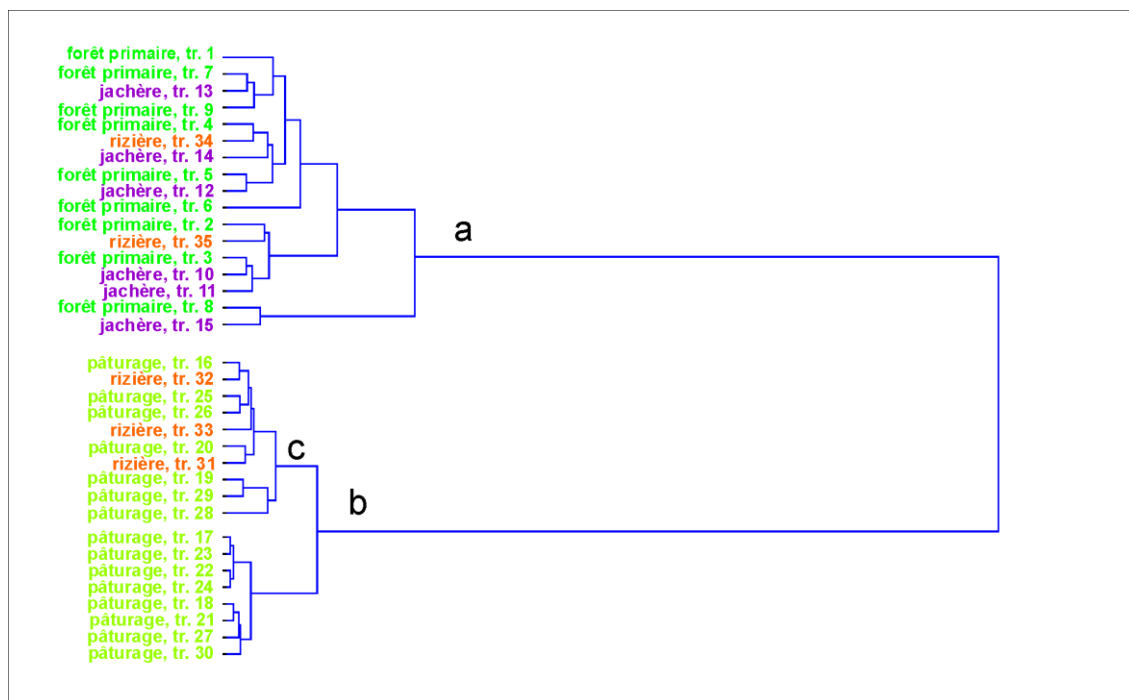


Figure 25 : Classification des transects selon leur composition en macrofaune du sol

Classification ascendante hiérarchique sur le tableau des richesses spécifique par transect et par grand groupe zoologique, distance euclidienne et agglomération par la méthode de Ward, pour localiser les transects dans le paysage, conférer matériel et méthode

3.3.3.4 Distribution verticale de la macrofaune en fonction du type d'occupation du sol

La distribution verticale de la faune, c'est à dire la densité de faune en fonction de la profondeur du sol, a été identifiée comme un indicateur de la perturbation du milieu. A ce titre elle fait partie intégrante de la suite d'analyses classiques de description des communautés de la macrofaune du sol.

	F	p
occupation du sol	2,6	0,049 *
horizon	11,9	< 0,001 *
occupation du sol * horizon	2,7	0,004 *

Tableau 10 : Résumé de l'anova sur l'effet du milieu et de la profondeur du sol (horizon) sur la densité de la faune du sol

(Anova factorielle complète à 2 facteurs avec interactions, $\alpha=0,05$)

La distribution verticale de la faune varie en fonction de l'horizon, et cette variation est différente selon le type d'occupation du sol considéré (Tableau 10).

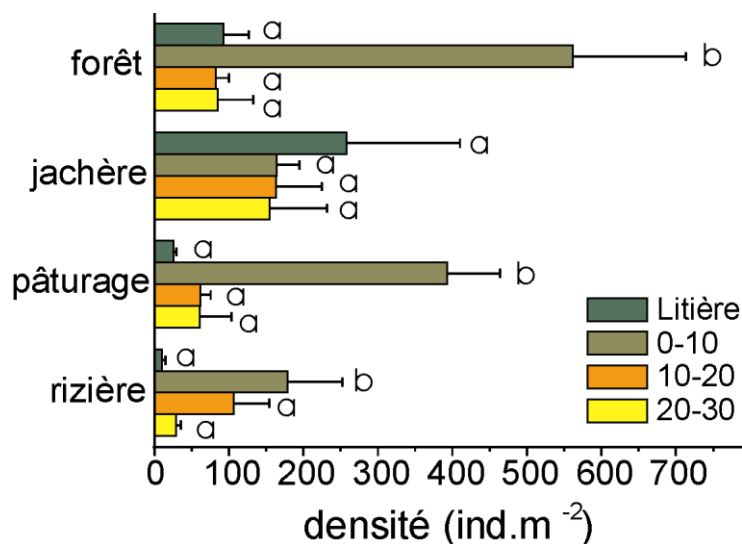


Figure 26 : Détail de la distribution verticale de la densité de la macrofaune du sol à Benfica, en fonction du type d'occupation du sol

(Les valeurs sans lettres communes sont différentes au seuil $\alpha=0,05$, test de Scheffé)

Dans tous les milieux, sauf en jachère, l'horizon 0 – 10 cm est beaucoup plus densément peuplé que les autres horizons du sol et que la litière (Figure 26). La faune de litière est plus développée en forêt, avec 93 ind.m⁻² en moyenne, qu'en pâturage ou rizière.

Les jachères présentent un profil particulier avec peu de différences de densité entre les horizons du sol, et une densité faunistique en litière élevée (256 ind.m⁻²).

3.3.4 Discussion

3.3.4.1 Effet de la transformation de la forêt en rizière sur la macrofaune du sol

Les résultats montrent que la transformation de la forêt en rizière entraîne une modification profonde et extrêmement rapide de la faune du sol. En quelques mois, la destruction de la forêt entraîne une chute des richesses spécifiques de la macrofaune, qui sont diminuées de plus de leur moitié. Tous les grands groupes zoologiques, subissent le même sort, à l'exception des coléoptères, dont les fluctuations, malgré leur tendance à la baisse, ne montrent pas de variations significatives. Par ailleurs, dans le même laps de temps, la composition spécifique, c'est à dire la teneur en espèces du milieu, change radicalement, comme l'illustre la classification hiérarchique ascendante des transects étudiés. Les études antérieures de la macrofaune du sol en Amazonie avaient déjà montré combien la coupe de la forêt pouvait atteindre la macrofaune du sol (Fragoso et al. 1999 ; Lavelle & Pashanasi 1989).

3.3.4.2 La macrofaune du sol après la phase de rizière

Il est ici utile de rappeler la trajectoire typique des parcelles en exploitation familiale, en Amazonie. Après la coupe de la forêt et l'exploitation des parcelles défrichées en rizière, pendant 1 an, la terre est normalement mise en pâturage. Le processus de formation du couvert herbacé prend généralement 1 an, pendant lequel l'accès au bétail est interdit. Lorsque les plantes sont assez vigoureuses, la parcelle intègre le lot de pâturages au sein desquels le bétail pâit. Cependant, dans certaines circonstances, l'agriculteur ne parvient pas à installer le pâturage. La parcelle est alors délaissée temporairement en jachère, dans l'optique de la remettre en pâturage par la suite. Contrairement à d'autres régions du monde, les jachères ne représentent donc pas ici une phase voulue et réfléchie par les agriculteurs.

3.3.4.3 La macrofaune du sol en pâturage

La macrofaune du sol des pâturages reste très appauvrie, même après plusieurs années. Les parcelles présentent des richesses spécifiques faibles, du même ordre de grandeur que celles des rizières. Les espèces deviennent moins fréquentes que dans les autres occupations du sol. Seuls les termites et les vers de terre résistent. Par ailleurs, la composition faunistique des pâturages devient remarquablement homogène entre parcelles, et bien distincte de celle des forêts et jachères. Ainsi, la communauté de la macrofaune du sol des pâturages semble adopter une évolution qui lui est propre, et indubitablement divergente par rapport à celle de forêt.

L'établissement de pâturages en Amazonie s'accompagne souvent d'un appauvrissement de la communauté de la macrofaune du sol (Fragoso et al. 1999), que ce soit en Colombie (Decaëns et al. 1994) ou en Amazonie centrale (Decaëns et al. 2004; Vasconcelos 1999). Nos résultats vérifie également cette tendance en Amazonie du sud est. Sur un autre plan, la mise en pâturage est souvent accompagnée par une invasion de vers *Pontoscolex corethrurus* (Barros et al. 2002; Lavelle & Pashanasi 1989; Höfer et al. 2001). Malgré toute notre attention, aucune trace de cette espèce n'a été décelée jusqu'ici, sur le site de Benfica.

3.3.4.3.1 La macrofaune du sol en jachère

En jachère, la communauté de la macrofaune du sol suit une évolution radicalement différente de celle des pâturages. Les richesses spécifiques reviennent à des valeurs proches de celles de forêt primaire, malgré la phase d'appauvrissement qu'elles ont subi pendant la phase de rizière. La plupart des grands groupes zoologiques suit cette tendance, aussi bien en terme de richesse spécifique que de fréquence. Par ailleurs, la composition de la macrofaune acquiert de nouveau une structure proche de celle des forêts primaires, à tel point que la classification hiérarchique ne parvient pas à les en distinguer.

Des études précédentes révèlent également cette aptitude à la "cicatrisation" de la macrofaune du sol en jachère tropicale d'Amazonie (Höfer et al. 2001) ou d'ailleurs (Loranger et al. 1999). Les fourmis (Vasconcelos 1999) et termites (Eggleton et al. 1996; Eggleton et al. 2002) se distinguent particulièrement sur ce point. Nos nouveaux résultats confortent ces tendances.

3.3.4.4 Les mécanismes susceptibles d'expliquer l'effet de l'occupation du sol sur la macrofaune

3.3.4.4.1 Lors de la transformation de la forêt en rizière

Les mécanismes susceptibles d'expliquer l'effet de l'occupation du sol sur la macrofaune sont potentiellement différents selon les transformations du milieu considérées.

Lors de la transformation de la forêt en rizière, la végétation est mise à feu après une période de débroussaillage – séchage. L'effet sur le sol est difficile à prévoir (Neary et al. 1999), et si certaines études révèlent un effet marqué du feu sur la macrofaune du sol (Collet 1998 ; Castano-Meneses & Palcios-Vargas 2003 ; York 1999), cela ne semble pas être toujours vérifié (Decaëns et al. 1994). Certaines espèces peuvent même profiter de ces événements pour prendre le dessus sur leur concurrentes, comme cela a été montré pour les vers de terre (Callham et al. 2003 ; James 1982).

Lors d'un feu, la température du sol peut atteindre 200°C dans les 15 premiers centimètres du sol (Gimeno-Garcia et al. 2004). Autant dire que les animaux peu mobiles, vivant dans les premiers centimètres du sol, comme certaines larves et diplopodes, n'ont aucune chance de survivre à ce genre d'événement. En revanche, les organismes mobiles, tels les coléoptères et les araignées, peuvent s'enfuir facilement dès les premiers signes de danger. Ceci est d'autant plus vrai que la phase de débroussaillage – séchage précède le feu dure généralement une à plusieurs semaines, ce qui laisse aux organismes le temps de fuir. Les organismes les plus sédentaires, d'un certain point de vue, sont les fourmis et termites, qui abandonnent rarement leur nid. L'abris que ce dernier leur offre vis à vis du feu, lorsque le nid est majoritairement endogé, est

probablement suffisant pour résister aux hautes températures, et ce d'autant plus que les parties habitées se situent généralement en profondeur dans le sol.

L'ensemble de ces considérations rend peu probable l'hypothèse que le feu cause directement l'appauvrissement de la communauté de la faune du sol, lors de la transformation de la forêt en rizière. L'explication réside peut-être dans les changements d'habitat engendrés par la transformation brutale du milieu.

La conversion de la forêt en rizière transforme radicalement le milieu, que ce soit en surface ou dans le sol. La température du sol augmente de plus de 5°C (ce qui correspond à un véritable bouleversement) (Figure 21). En milieu tropical, il a déjà été montré que certains vers évitaient les températures élevées (Ortiz-Ceballos & Fragoso 2004). Par ailleurs, le cycle de développement de nombreux organismes dépend très fortement de la température, ce qui les rend d'autant plus vulnérables à ce genre de changement. Sur un autre plan, la quantité de matière organique, les concentrations en nutriments diminuent généralement de manière drastique suite à la coupe de la forêt. En revanche, d'après nos résultats, l'humidité du sol ne semble pas être modifiée, du moins lorsqu'elle est mesurée par le pourcentage de volume de sol occupé par l'eau. Le changement de structure de la végétation modifie également les conditions microclimatiques en surface (Strehlow et al. 2002), en particulier en asséchant l'air et en augmentant les amplitudes thermiques. D'autre part, la disparition des amas de litière, de fruits, de souches, de plantes adaptées aux fourmis, ainsi que la fuite des vertébrés structurant le milieu, tels les tatous ou les mammifères fouisseurs, entraînent sans aucun doute une perte en microhabitats très préjudiciable pour la macrofaune du sol. De même la réduction de la densité en invertébrés ingénieurs de l'écosystème (*sensu* Jones et al. 1994), tels les termites et vers de terre, qui produisent des structures habitées par d'autres organismes (Decaëns et al. 1999 ; Lavelle et al. 2001), peut aggraver le processus.

L'hypothèse du changement des conditions microclimatiques, ainsi que la perte en microhabitats qui l'accompagne, semble donc plus probable que l'hypothèse de l'action directe du feu, dans l'explication du changement radical de la communauté de la macrofaune du sol lors de la transformation de la forêt en rizière.

3.3.4.4.2 Du fait de la transformation en pâturage

En pâturage les conditions climatiques ne sont globalement guère différentes de celles des rizières. Par exemple, la température du sol nu peut également être 5°C supérieure à celle de forêt. Le sol y est globalement plus humide que dans les autres milieux (Figure 22). Les mêmes mécanismes que précédemment, vis à vis des conditions microclimatiques, peuvent donc être invoquées. La quantité en nutriments et en matière organique ne revient toujours pas au niveau antérieur (Schroth et al. 2002 ; Desjardins et al. 2004, in press in press in press ; McGrath et al. 2001). Par ailleurs le tassement du sol par le bétail (souvent improprement francisé par le terme "compaction du sol"), ajoute une contrainte supplémentaire qui est significative pour le fonctionnement du sol et à sa faune (Radford et al. 2001). Notons qu'en pâturage, la densité de la faune du sol est très influencée par le couvert végétal, et peut être localement élevée, mais ce thème de réflexion constitue la deuxième partie des résultats de cette thèse, et sera donc discuté plus loin.

3.3.4.4.3 Du fait de la transformation en jachère

Lors de l'abandon d'une parcelle, celle - ci se fait rapidement envahir par des plantes à croissance très rapide, et à forte production de litière, telles les *Cecropia*, (Baar et al. 2000). Après 2 ou 3 ans seulement, une végétation arbustive de 2 à 3 mètres, très dense, est déjà présente. La canopée, déjà continue, isole le sol des radiations directes du soleil, et la température du sol n'est guère différente de celle de forêt (Figure 21). L'épaisse couche de litière ainsi que les débris résiduels de la déforestation offrent autant de microhabitats aux conditions microclimatiques variées, et en qualité de nourriture différente. Ceci pourrait être à l'origine de la très forte densité de macrofaune observée en litière de jachère (Tableau 8). Même si les plantes dominantes en jachères sont bien différentes de celles des forêts, les conditions microclimatiques et la richesse en ressources y sont donc vite similaires à celles de jachère. Ceci est probablement la raison pour laquelle la macrofaune du sol arrive à revenir à son état initial, en jachère.

3.3.4.5 Conclusion sur les variations de la macrofaune du sol en fonction du type d'occupation du sol

Nos résultats soulignent à nouveau l'importance profonde des modifications du milieu par l'homme sur la faune du sol. La transformation de la forêt en rizière ou en pâturage induit une perte catastrophique de la biodiversité de la macrofaune, du point de vue de la biologie de la conservation, ainsi qu'une modification fondamentale de la structure de la communauté. En revanche la macrofaune semble récupérer relativement bien en jachère, du moins en ce qui concerne les espèces les plus fréquentes. Les changements microclimatiques, en surface ou en profondeurs, expliquent certainement en grande partie cette modification spectaculaire de la macrofaune du sol, mais ne sont probablement pas les seuls facteurs en jeu.

3.4 Profil écologique des espèces

Les résultats précédents soulignent à quel point l'occupation du sol peut modifier la communauté entière de la macrofaune du sol. Dans ce chapitre, nous analysons plus finement le comportement de la macrofaune, en regardant quelles espèces sont généralistes ou spécialistes vis à vis du type d'occupation du sol, sensu Dufrêne & Legendre 1997. Rappelons qu'une espèce est considérée spécifique d'un milieu lorsque celle-ci est à la fois plus abondante et plus fréquente dans ce milieu que dans les autres, ou généraliste lorsqu'elle est à la fois fréquente et abondante dans tous les milieux échantillonnés.

3.4.1 Détermination des espèces ubiquistes et spécialistes par milieu

3.4.1.1 Espèces ubiquistes

Les analyses ne révèlent aucune espèce généraliste, ou "ubiquiste", c'est à dire présente abondamment et fréquemment dans tous les milieux (Tableau 11). En revanche, de nombreuses espèces (46) sont spécifiques des forêts primaires, moins en jachère (20), et beaucoup moins en pâturage ou rizière (11 et 10).

3.4.1.2 Espèces spécialistes

3.4.1.2.1 Forêt

Des organismes de presque tous les grands groupes zoologiques sont spécifiques des forêts : il y a 13 espèces de fourmis, 9 de coléoptères, 6 d'araignées et 3 de termites, spécialistes des forêts. Les forêts sont également quasiment les seules à abriter spécifiquement de nombreux groupes de litières, comme les pseudoscorpions, les blattes (2 sp.), les diplopodes (4 sp.), chilopodes (2 sp.) les aptérygotes (2 sp.) et les cloportes (2 sp.).

3.4.1.2.2 Jachère

Au total, 20 espèces sont spécialistes des jachères : trois de blattes, 6 de fourmis, 4 de diplopodes, 3 d'araignées, 1 de termites, coléoptères, chilopodes et araignées sont spécifiques des jachères.

3.4.1.2.3 Pâturage

En pâturage, les groupes de litière ont pratiquement disparu. Il y a néanmoins 3 espèces de fourmis, de vers, et de coléoptères, 1 de termite (genre *Cylindrotermes*) et de 1 de diplopode spécialistes des pâturages.

3.4.1.2.4 Rizière

En rizière, 5 espèces de coléoptères, 3 de fourmis, 1 de termites (genre *Armitermes*) et d'hémiptères sont spécialistes.

	Ubiquiste	Forêt	Jachère	Pâturage	Rizière
Fourmis	0	13	6	3	3
Vers de terre	0	2 **	0	3 *	0
Termites	0	3 **	1 *	1 *	1 *
Coléoptères	0	9	1	3	5
Araignées	0	6	3	0	0
Chilopodes	0	2	1	0	0
Diplopodes	0	4 *	4 *	1	0
Blattes	0	2	3	0	0
Hémiptères	0	0	1	0	1
Pseudo-scorpions	0	1	0	0	0
Aptérygotes	0	2	0	0	0
Cloportes	0	2	0	0	0
total	0	46	20	11	10

Tableau 11 : Nombre d'espèces spécialistes par type d'occupation du sol

(Chaque * représente une espèce dont le profil enzymatique a été étudié)

En forêt primaire beaucoup plus d'espèces sont caractéristiques. Il s'agit en particulier de d'espèces de litière (vers épigés et anéciques, fourmis, diplopodes, chilopodes) ou décomposeurs de bois (termites).

Les morphotypes caractéristiques de jachères vivent ou se nourrissent également essentiellement de litière: petite fourmis *tranopelta*, *pheidole*, diplopodes, termites du genre *Syntermes*.

En pâturage et rizière, les espèces indicatrices sont plutôt endogées, tels les termites du genre *Armitermes*, ou opportunistes, comme les fourmis des familles *Solenopsis*, *Dorymyrmex* et *Hypoconera*.

3.4.2 Profil enzymatique des espèces spécialistes

Les capacités digestives des animaux étudiés sont très contrastées selon les groupes taxonomiques considérés. Cependant aucun groupe ne présente d'activité enzymatique forte sur le pullulane, la galactomanane, la nigerane et l'arabinogalactane. Les termites et les diplopodes se distinguent nettement des vers de terre par des activités enzymatiques plus développées.

3.4.2.1 Différences d'activités enzymatiques entre grands groupes faunistiques

Les diplopodes présentent des activités enzymatiques maximales sur l'amidon (2000 à 9000), et la laminarine (2000 à 10100), mais également développées pour le xylane (80 à 300) et le N acétylglucosamine (160 à 600), quelle que soit l'espèce. Les diplopodes présentent une faible activité enzymatique sur les α et β glucosides (57 à 115 et 46 à 100 respectivement, Figure 28). Pour les autres substrats, leur activité est nulle à part pour le diplopode 1, spécialiste des jachères, qui en plus de présenter des activités toujours maximales, présente une activité très développée pour la lichenine.

Les termites présentent des activités plus homogènes entre les différents substrats, qui oscillent entre 50 et 1200 pour la β glucosamine, entre 59 et 530 pour le saccharose, entre 61 et 348 pour le xylane, entre 49 à 330 pour le N acétylglucosamine, entre 20 et 360 pour la α glucosamine, entre 20 et 200 pour la lichenine et le CMCe. Pour les autres substrats, l'activité des termites est négligeable.

Les vers de terre présentent les activités enzymatiques les plus faibles, quel que soit le substrat, à part sur l'amidon, où ils présentent des activités plus élevées que les termites (160 à 1540, Figure 27). Ils présentent des activités sur le N acétylglucosamine (70 à 300), et le xylane (18 à 105). Leur activité enzymatique est négligeable sur les autres substrats.

3.4.2.2 Différences d'activités enzymatiques intra groupe

Quel que soit le groupe ou le substrat, lorsqu'une espèce présente une activité enzymatique, les autres espèces du même groupe présentent également presque toujours la même activité, avec des intensités parfois assez variables, il est vrai. La seule véritable exception est le Diplopode Di2, qui présente des activités sur lichénine et saccharose très développées, alors que les autres diplopodes ne présentent pas cette activité.

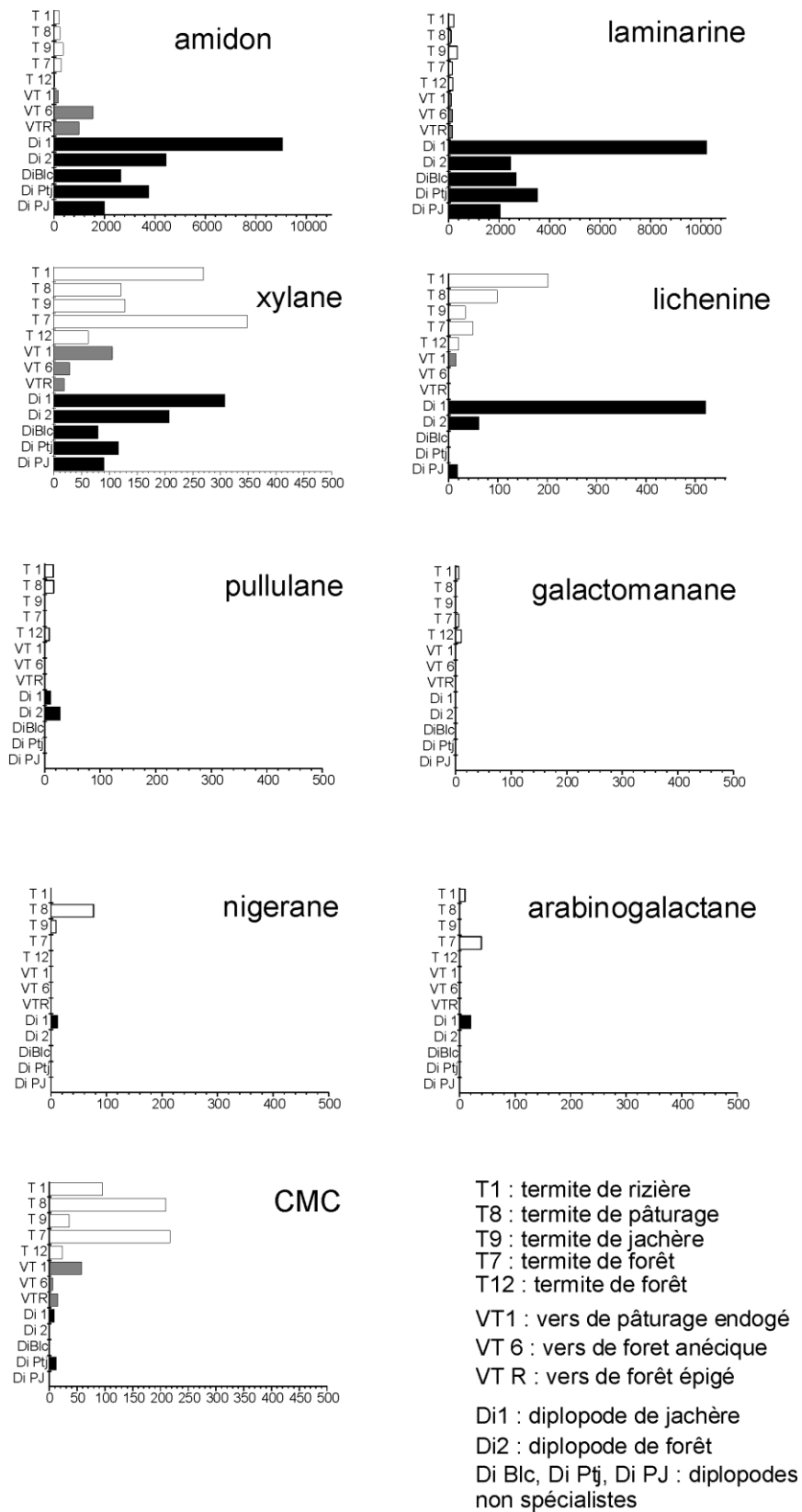


Figure 27 : Activités enzymatiques des espèces sur les substrats polysaccharidiques

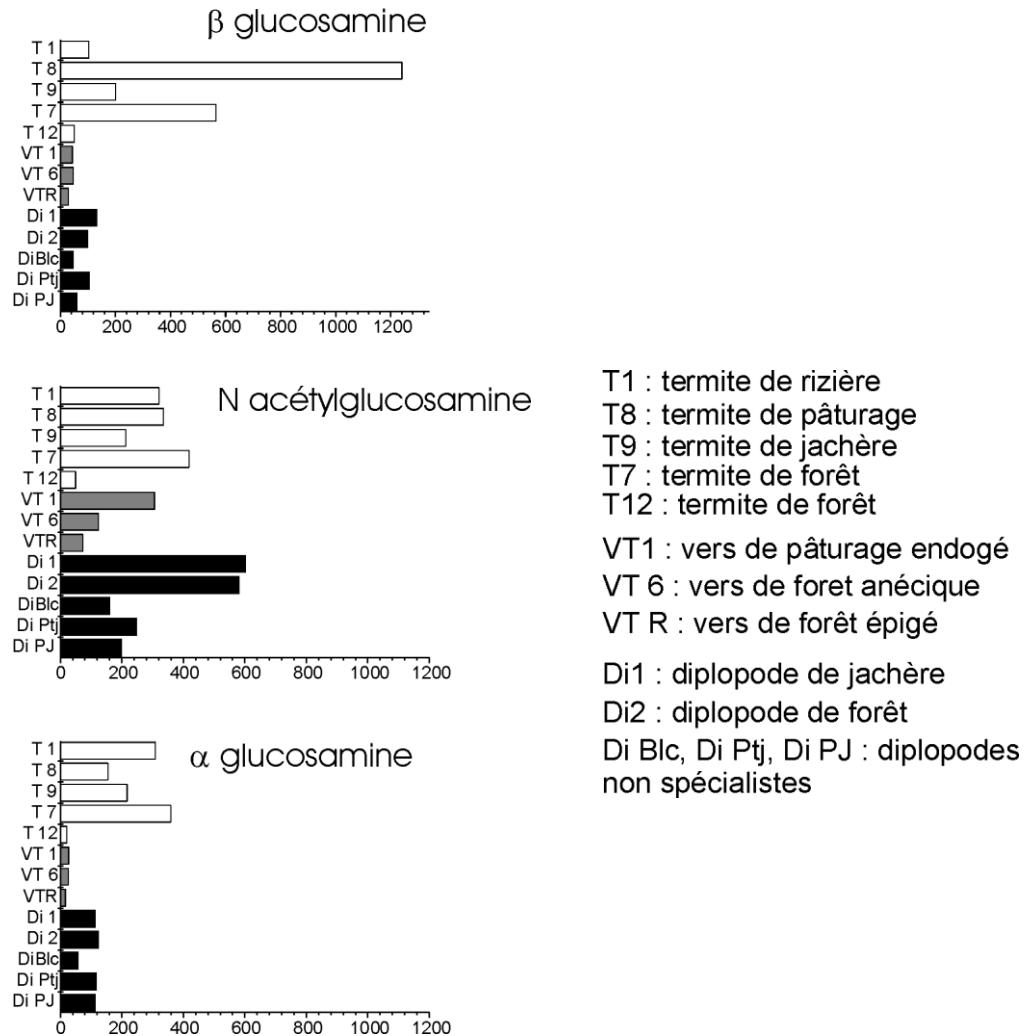


Figure 28 : Activités enzymatiques des espèces pour les substrats hétérosidiques

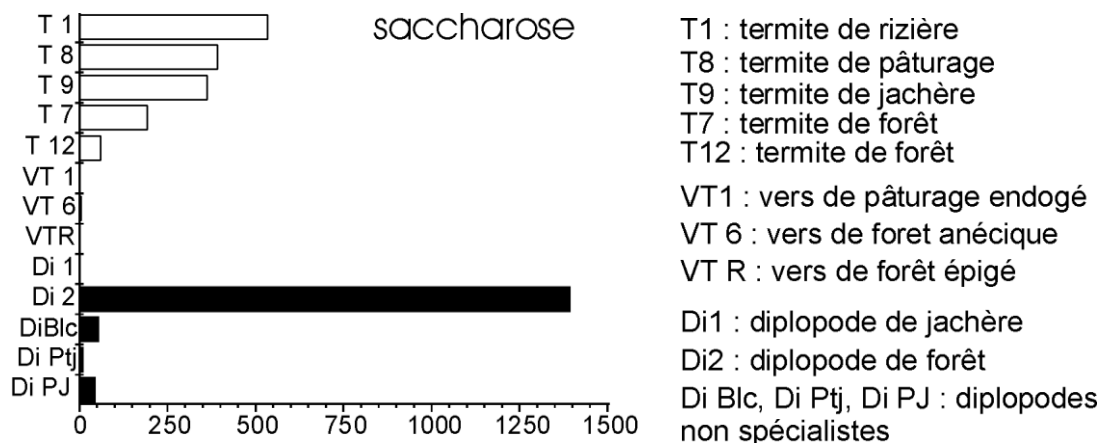


Figure 29 : Activités enzymatiques des espèces pour les substrats oligo saccharidiques

milieu "préfére"	groupe	code	nom scientifique	habitat *	Xylane	PNP N-acétylglicosamine	PNP α-glucopyranoside	PNP β-glucopyranoside	Lichenine	Saccharose	Carboxyméthylcellulose (CMC)	Amidon	Laminarine	Arabinogalactane	Nigérane	Galactomannane	Pullulane
forêt	termite	T7	Nasutitermes	nid en papier mâché	x	x	x	x	(x)	x	x	.	.	(x)	.	.	.
forêt	termite	T12	Heterotermes	nid en papier mâché	x	.	.	.	.	(x)	.	x	.	.	.	.	.
forêt	vers	VT6		anéctique	.	x	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
forêt	vers	VT R		épigé	.	.	.	.	.	.	.	x	.	.	.	.	.
forêt	diplopode	Di2		horizon profond de la litière	x	x	(x)	(x)	(x)	x	.	x	x	.	.	.	.
forêt ?	diplopode	Di B1c		pied des palmiers	x	x	(x)	.	.	.	.	x	x	.	.	.	.
forêt ?	diplopode	Di p1j		horizon profond de la litière	x	x	(x)	.	.	.	.	x	x	.	.	.	.
forêt ?	diplopode	Di PJ		souvent sous des troncs au sol	x	x	(x)	.	.	.	.	x	x	.	.	.	.
jachère	termite	T9	Syntermes	gros nid endogé	x	x	x	x	.	x	.	.	.	.	.	.	.
jachère	diplopode	Di1		horizon profond de la litière	x	x	(x)	(x)	x	.	.	x	x	(x)	.	.	.
pâturage	termite	T8	Cylindrotermes	petit nid en dôme mi - endogé	x	x	x	x	x	x	x	.	.	.	(x)	.	.
pâturage	vers	VT1		endogé	x	x	.	.	.	.	x	.	.	.	.	.	.
rizière	termite	T1	Armitermes	nid en dôme mi - endogé	x	x	x	(x)	x	x	x	.	.	.	.	.	.

Tableau 12 : Résumé des activités enzymatiques des différentes espèces en fonction de leur milieu de prédilection

(* : d'après nos observations sur le terrain, x = activité élevée, (x) : activité présente mais faible)

3.4.2.3 Discussion

Les activités sur xylane et tous les hétérosides (Nacétylglucosamine, α glucopyranoside, β glucopyranoside) sont présentes dans des espèces spécifiques de tous les milieux, à intensité assez forte (Tableau 12), ainsi que les activités sur lichenine, saccharose et Carboxyméthylcellulose (CMC) mais de manière plus sporadique. Les fortes activités des diplopodes, groupe beaucoup plus abondant en forêt et jachère, qu'en en pâturage et rizière. sur l'amidon, et la laminarine, les discriminent des autres grands groupes zoologiques.

Cependant les différences de profils enzymatiques restent très dépendantes du groupe zoologique des espèces, ce qui rend délicat la comparaison des espèces inter-groupe. Afin de se défaire de ce problème il serait intéressant d'étudier d'autres espèces des mêmes groupes (termites, vers, diplopodes) non spécialistes, et de comparer leurs profils enzymatiques à ceux des espèces spécialistes, au sein de chaque groupe indépendamment.

3.4.2.4 Conclusion sur les profils écologiques des espèces

Nos résultats indiquent que de nombreuses espèces sont spécifiques de certaines occupations du sol (ou "milieu"), selon les critères de la méthode Indval. Elles sont plus nombreuses en forêt et jachère qu'en pâturage et rizière. Ceci est en adéquation avec l'effet du type d'occupation du sol sur la macrofaune, observé au chapitre 3.2.1, où ces deux derniers milieux paraissaient particulièrement défavorables à la macrofaune du sol. L'étude des profils enzymatiques n'a pas permis de mettre en évidence des corrélations évidentes entre le milieu de prédilection et les capacités de dégradation des espèces. Cependant les capacités à dégrader les molécules facilement dégradables que sont l'amidon et la laminarine semble spécifique aux diplopodes, qui est plutôt un groupe de litière en milieu arboré.

3.5 Simulation de l'évolution du paysage et de la richesse spécifique de la macrofaune dans les prochaines années à venir, sous différentes hypothèses

Dans le chapitre 3.1 (p.40) nous avons décrit l'évolution du paysage sur 3 ans à Benfica, ainsi que l'effet du type d'occupation du sol sur la macrofaune. Dans le présent chapitre nous unissons ces données dans un modèle simple pour simuler l'évolution de la richesse spécifique totale de la macrofaune du sol au sein de la fenêtre d'étude, en fonction de différents scénarios de mise en valeur du milieu. L'objectif n'est pas de créer un modèle prédictif fiable, mais plutôt de discuter des incidences qu'auraient différents scénarios de développement sur l'évolution du paysage et sur la macrofaune du sol à Benfica.

3.5.1 Elaboration du modèle

3.5.1.1 Evolution du paysage

Afin de reconstituer la dynamique du paysage, nous avons considéré 4 flux (Figure 30) :

- 1) la surface de forêt coupée
- 1') la surface en rizière créée (= surface de forêt coupée)
- 2) la surface en rizière transformée en pâturage
- 3) la surface en rizière transformée en jachère
- 4) le pourcentage de jachère transformée en pâturage

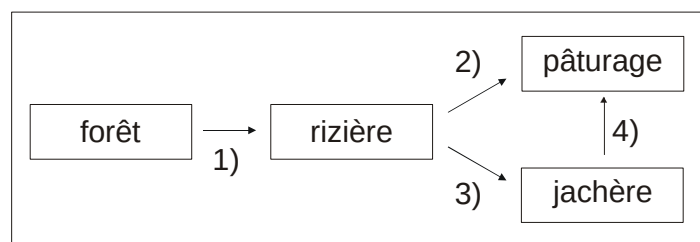


Figure 30 : Schéma des flux utilisés dans le modèle

Les flux 1 à 3 peuvent être exprimés de façon générale par la formule 1)

$$S_{K(t)} = S_{K(t-1)} + t \cdot dS_K / dt \quad 1)$$

Avec $S_{K(t)}$ représentant la surface du milieu K au moment t, et $S_{K(t-1)}$ représentant la surface du milieu K l'année précédente.

Ces flux de type 1 et 1' sont considérés constants dans le temps, faute de données permettant une estimation plus réaliste. La relation entre la surface et le temps est donc considérée linéaire :

$$\frac{dS_K}{dT} = c_K = Cste$$

Ces flux ont été calculés en faisant la moyenne des flux annuels disponibles aux 3 dates 2002, 2003 et 2004.

Afin de prendre en compte différents scénarios de gestion, nous avons introduit un paramètre "g" reflétant le rapport entre la surface déforestée mise en pâturage et la surface mise en jachère. Ce paramètre est compris entre 0 et 1. Il intervient dans les équations des flux 2) et 3) :

$$S_{P(t)} = S_{P(t-1)} + c_P \cdot g \cdot t \quad 3)$$

$$S_{J(t)} = S_{J(t-1)} + c_J \cdot (1 - g) \cdot t \quad 4)$$

Dans l'équation 3), $S_{P(t)}$ correspond à la surface en pâturage (p) au moment t, c_P correspond au flux de transformation de rizière en pâturage. Dans l'équation 4) il en est de même, mais pour les jachères (J).

Afin de compléter cette approche, nous avons également introduit dans le modèle un terme " K_{jp} " reflétant la volonté de mise en valeur des parties déjà défrichées, qui

correspond au flux 4 de la Figure 30, et qui est égal au pourcentage de jachère à l'année précédente (t-1) transformée en pâturage à l'année t.

Les termes i et K_{jp} n'ont été introduit qu'à partir de 2004, afin d'estimer le changement de dynamique des surfaces par occupation du milieu qu'ils créent.

3.5.1.2 Estimation de la richesse spécifique de la macrofaune du sol en fonction de la surface des différentes occupations du sol

A partir des données exposées dans le chapitre 3.1 (p.40), nous pouvons estimer la relation existant entre la surface d'observation et la richesse spécifique totale de la macrofaune. Cette courbe dite "aire espèce", ou "courbe de saturation", ou encore "SAR", obtenue par addition aléatoire des échantillons, peut être modélisée par plusieurs fonctions mathématiques. La fonction est choisie selon la connaissance que l'on a, ou de l'hypothèse que l'on fait, du comportement de la richesse spécifique que l'on désire modéliser (He & Legendre 1996 et 2002). Dans notre cas, nous avons considéré que la courbe observée sous estimait la richesse spécifique réelle, et avons donc choisit la fonction suivante, comme il a déjà été préconisé (Soberon & Llorente 1993 et Ovaskainen & Hanski 2003) :

$$R_{K(t, S_{K(t)})} = \frac{\ln(1 + a_K b_K \cdot S_{K(t)})}{b_K}$$

Avec R_K correspondant à la richesse spécifique totale du milieu K au moment t , en fonction de la surface de K au moment t : $S_{K(t)}$. Les paramètres a_K et b_K sont des paramètres d'ajustement de la courbe calculés par la méthode des moindres carrés, qui déterminent très fortement la forme de la courbe de R_K (Ovaskainen & Hanski 2003).

3.5.1.3 Obtention du nombre total d'espèces de la macrofaune du sol

Afin de déterminer la richesse spécifique totale de la macrofaune du sol à un instant t , nous avons d'abord calculé le nombre d'espèces présentes à cet instant dans les quatre milieux étudiés. Ceci est réalisé pour chaque milieu en calculant la surface qu'il représente à l'instant t , et en extrapolant la courbe de saturation jusqu'à la surface occupée par le milieu.

Cependant les différents milieux peuvent abriter les mêmes espèces. En conséquence il n'est pas possible de sommer le nombre d'espèces par milieu pour obtenir le nombre d'espèce totale (non additivité). Afin de répondre à ce problème, nous avons considéré d'une part que quasiment toutes les espèces présentes en pâturage, jachère ou en rizière provenaient nécessairement initialement de forêt, étant donné qu'à l'origine il n'y avait

que de la forêt. D'autre part nous avons considéré que le milieu le plus riche à un moment t hébergeait toutes les espèces présentes dans les autres milieux.

3.5.2 Résultats du modèle

3.5.2.1 Evolution du paysage

D'après la simulation, si la surface de déboisement annuelle reste constante, la forêt aura complètement disparue du carré d'étude d'ici 15 ans (Figure 31 a). Les autres types d'occupations évoluent en fonction des scénarios simulés. Si les flux restent constants (scénario 1), les pâturages occuperont 700 ha lorsque la forêt aura disparue, c'est à dire 70% du paysage considéré. Les jachères occuperont alors le reste de l'espace, soit environ 30 % de la surface. Dans le cas d'une intensification de la mise en pâturage (scénario 2,3 et 4, Figure 31 a), le pourcentage de pâturages serait de 95 à 100 %, d'ici le même laps de temps et les jachères auraient alors à peu près disparue.

3.5.2.2 Evolution de la richesse spécifique totale de la macrofaune du sol

Le modèle prédit que la macrofaune du sol était représentée par 2400 espèces au sein du carré d'étude.

Dans le scénario 1, où les flux resteraient égaux à ceux observés ces 3 dernières années, la richesse de la macrofaune diminuerait à 2200.

Dans le cas où il y aurait une volonté de transformation des jachères en pâturage, la richesse de la macrofaune diminuerait jusqu'à 2000 espèces si 25 % des jachères sont transformées annuellement en pâturage, 1920 espèces dans le cas où 50 % des jachères seraient transformées, et 1850 espèces dans le cas où toutes les jachères seraient transformées en pâturage. Ces différences correspondent à des variations de 8%, 18%, 20 %, et 23 % respectivement selon les scénarios 1, 2,3 et 4.

Quelle que soit l'hypothèse, la diminution de la richesse de la macrofaune n'est pas linéaire, et tend à être plus élevée vers la fin de la simulation. Elle suit l'évolution de la surface en forêt jusqu'à atteindre le niveau de diversité du type d'occupation du sol le plus riche après la forêt, c'est à dire celui des jachères ou des pâturages, selon le scénario de développement.

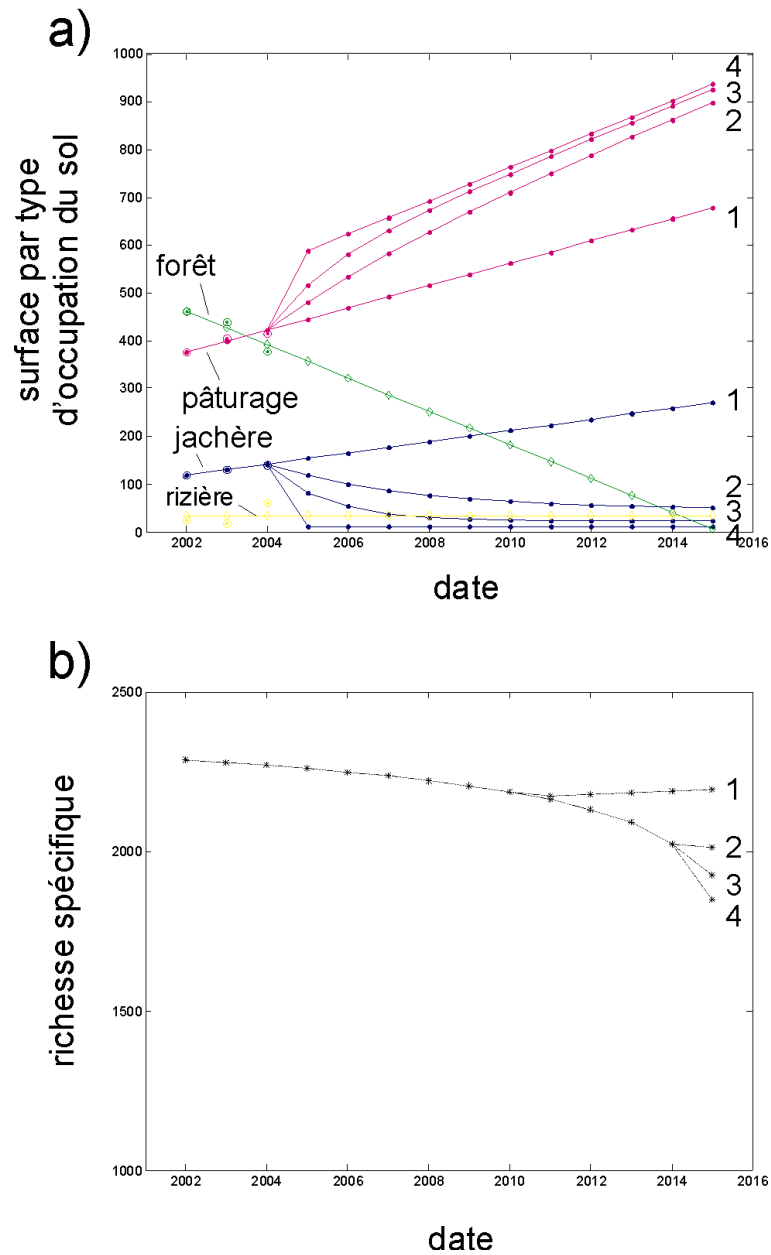


Figure 31 : Simulation de la surface des différents types d'occupation du sol a) et de la richesse de la macrofaune du sol b) en fonction du temps, selon divers scénarios de gestion.

Les grands ronds indiquent les valeurs observées, les ronds vides ou les points indiquent les valeurs prédites par le modèle, pour les différents scénarios :

- 1 : les flux restent constants,
- 2 : 25% des jachères sont transformées annuellement en pâturage,
- 3 : 50 % des jachères sont transformées en pâturage,
- 4 : 100 % des jachères sont transformées en pâturage)

3.5.3 Discussion

3.5.3.1 Evolution du paysage

Les simulations montrent que si la coupe de la forêt se poursuit au même rythme, le paysage sera complètement transformé dans un avenir proche. En réalité il est très probable que la coupe de la forêt va s'accélérer, et que celle-ci aura disparue avant 15 ans, dans la fenêtre étudiée. Ce scénario est réaliste dans la mesure où l'accès à la forêt a été amélioré par tous les travaux antécédents, ainsi que par la construction d'une nouvelle route carrossable. D'autre part les fragments de forêt sont de plus en plus intensément exploités, du fait de leur plus grande rareté, et sont à ce titre de plus en plus fragiles et enclins à la dégradation.

3.5.3.2 Evolution de la richesse spécifique de la macrofaune

Le modèle prédit 2400 espèces en 2002. Ce chiffre est a priori largement surestimé, mais il est difficile d'apprécier dans quelle mesure, étant donné qu'il n'y a jamais eu d'échantillonnage extrêmement intensif permettant de fournir des indications sur la diversité de la macrofaune du sol à cette échelle. Il est possible que l'on ait choisi une fonction qui surestime la richesse de la macrofaune du sol. Néanmoins, l'erreur doit être à peu près identique pour chaque type d'occupation du sol, si bien que cela ne gêne pas l'objectif du modèle qui concerne plus l'évolution de la richesse spécifique en fonction de la dynamique du paysage que l'estimation de la vraie valeur de la richesse spécifique. Contre toute attente, l'évolution de la richesse spécifique de la macrofaune n'est pas aussi "catastrophique" que celle du paysage. Quelque soit le scénario, la richesse spécifique ne varie pas beaucoup avant 2010. Ensuite, dans le scénario le plus désavantageux pour la macrofaune du sol, la richesse spécifique n'est diminuée que de 23% à la fin de la simulation, alors que le paysage s'est complètement transformé. Cela suggère qu'au moins la moitié des espèces peut se maintenir uniquement en pâturage. Autrement dit, à l'échelle du paysage la perte en richesse spécifique ne serait pas aussi importante que l'on pourrait l'imaginer.

Cependant notre modèle souffre de très nombreuses simplifications. En particulier, le modèle ne prend pas en compte les effets de la fragmentation, ni les processus

démographiques et les flux de dispersion, qui font que la réalité est beaucoup plus complexe.

3.5.4 Conclusion

Notre modèle, qui n'est encore qu'au stade d'ébauche, est clairement extrêmement simpliste. Il surestime a priori énormément la richesse spécifique de la macrofaune du sol. Néanmoins il montre que la décroissance de la richesse spécifique de la macrofaune est avant tout dépendante des modalités de déforestation, et suggère une certaine inertie de la macrofaune face au changement du paysage. Afin d'améliorer le modèle il serait intéressant de changer la fonction d'extrapolation de la diversité de la macrofaune du sol, d'intégrer des paramètres démographiques et de dispersion, et éventuellement intégrer des paramètres de structure du paysage plus fins que la simple évolution des surfaces.

4 Etude au niveau de la parcelle

Article de référence :

A multi-scale study of soil macrofauna biodiversity in Amazonian pastures, Mathieu et al, 2004, Biology and Fertility of soils, in press

Communication :

Bringing landscape ecology into soil ecology: Short scale landscape structures affect soil macrofauna biodiversity, Mathieu et al., poster, Colloque international de zoologie et d'écologie des sol, Rouen, 2004, 2^{ème} prix du meilleur poster

Dans le chapitre précédent nous avons vu que la faune était influencée fortement par le type d'occupation du sol, et dans une certaine mesure, par la configuration paysagère. Ces facteurs agissent à des échelles supérieures à la centaine de mètres, et peuvent être considérés agissant à grande ou moyenne échelle. Cependant la théorie écologique (Ettema & Wardle 2002 ; Levin 1992) et de nombreuses études, soulignent l'importance des facteurs agissant à plus petite échelle sur la faune du sol. Ce chapitre vise à identifier de tels facteurs, en pâturage et en forêt, à Benfica.

En pâturage nous avons évalué l'effet du type de sol et de la couverture végétale du sol, en comparant la faune trouvée sous sol nu à celle sous des touffes et des troncs d'arbre, dans les différents types de sol. Nous avons également regardé si les dimensions des touffes d'herbes déterminaient en partie la quantité de faune qu'elles abritent. Par ailleurs nous avons regardé si la quantité de faune en sol nu était modulée par la disposition des touffes avoisinantes. Ensuite nous avons étudié les variations d'humidité et de température au sein des pâturages, et les avons reliées avec les variations de la faune, afin de discuter des éventuels liens causaux.

En forêt nous avons déterminé si le volume de litière au sol et la densité de sa macrofaune présentaient des variations spatiales structurées, et s'il y avait un lien entre elles. Dans un autre dispositif, en forêt et jachère, nous avons regardé s'il existait un lien entre la richesse spécifique de la macrofaune du sol et celle de la litière.

4.1 Variabilité de la macrofaune du sol au sein des pâturages

4.1.1 Matériel et méthode

4.1.1.1 Etude de la macrofaune du sol

Cette partie de l'étude s'est déroulée dans quatre pâturages âgés de 5 à 6 ans (transects n°16 à 25), plantés en *Brachiaria brizantha* cv. *Marandu*.

La faune a été échantillonnée selon le protocole standard TSBF. Dans les quatre pâturages, trois transects de 5 monolithes TSBF espacés de 10 mètres, ont été placés, chacun sur un type de sol particulier :

- 1) Latossol (ferralsol) profond (sol de plus d' 1 mètre de profondeur)
- 2) Latossol (ferralsol) peu profond (sol de profondeur comprise entre 1,2 et 0,6 m)
- 3) Cambisol (sol de moins de 0,6 m).

Ces différents types de sol correspondent à des positions différentes sur la toposéquence pédologique, commune à toutes ces parcelles. Ils se situent au même endroit par rapport à la topographie d'une parcelle à l'autre.

Afin de prendre en compte l'effet du couvert végétal nous avons échantillonné 34 blocs supplémentaires, situés près de ceux des transects. Ceci a permis d'obtenir toutes les combinaisons type de sol – type couvert végétal – parcelle. Au total 84 blocs points ont été échantillonnés.

Pour l'étude de l'influence de la couverture végétale sur la faune du sol, la carte du couvert végétal a été réalisée en 30 endroits sur 3 x 3 m autour des points de collecte de la faune du sol, sur ferralsol profond et cambisol, dans les pâturages n° 1, 2 et 3 (transects 16 à 24). Les cartes ont été réalisées au 1/200 en fixant au sol des fils tous les 30 cm. Les cartes ont ensuite été numérisées (Figure 32).

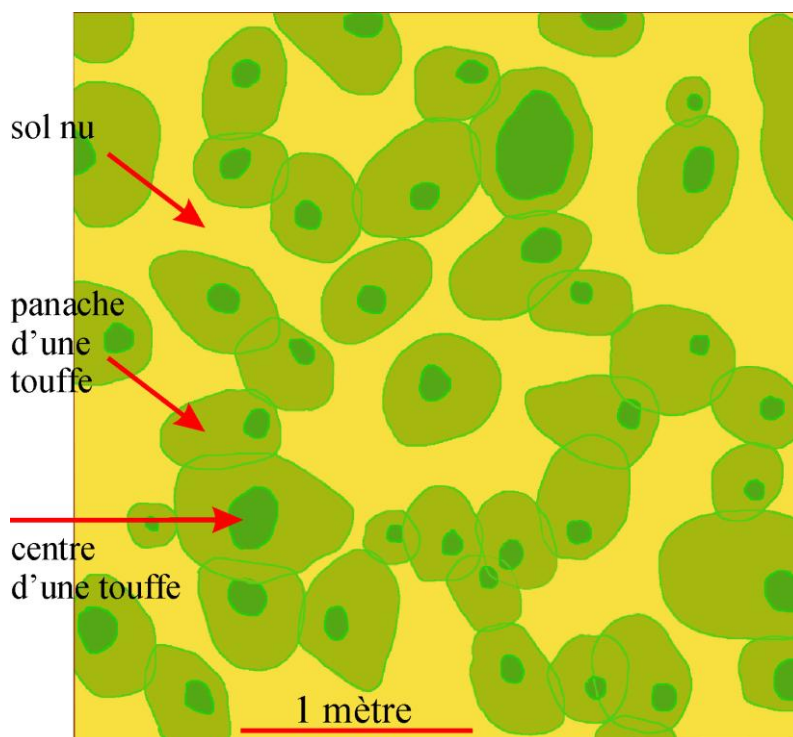


Figure 32 : Carte type du couvert végétal en pâturage

Ces cartes ont permis d'évaluer les dimensions des touffes échantillonnées, et de caractériser l'organisation spatiale des touffes autour des blocs échantillonnés, à l'aide de métriques couramment utilisées en écologie du paysage.

Les métriques ont été calculées pour deux degrés de perception du milieu, à savoir: agencement spatial des centres des touffes (le faisceau de tiges émergentes du sol), et l'agencement spatial des touffes entières (tiges et feuilles). Les métriques ont été calculées avec Fragstats sur des surfaces croissantes de 20 à 150 cm de rayon autour du point TSBF. L'extraction des microcartes correspondantes et l'automatisation des analyses ont été réalisées sous Matlab (codes sources en annexe).

4.1.1.2 Etude de l'humidité et de la température du sol

Les différences de température et d'humidité dues à la couverture végétale ont été étudiées en plusieurs étapes.

Les variations d'humidité dues au type de sol ont été étudiées dans les pâturages 1, 3 et 4, en comparant les valeurs obtenues en sol nu, 5 jours après une journée à forte averse, en fin de saison des pluies (mai 2003).

Les variations spatiales d'humidité et de température ont été mesurées dans le pâturage n°4 (transects 25 à 27), au sein de 2 quadrats de 1x1 m (mesures calées sur une maille de 10 cm de côté) et un de 3x 3 m, mesures calées sur une maille de 30cm de côté, dont les cartes de la couverture végétale ont également été faites. Des mesures de la température en profondeur ont également été effectuées (profil) à 4, 10 et 20 cm de profondeur, tous les 5 cm à l'horizontal, sur 1 m, depuis le bord d'une touffe vers le sol nu. Les mesures ont été effectuées, en saison humide, au mois de février 2004.

4.1.1.3 Analyses statistiques

Les influences du type de sol et du couvert végétal ont été déterminées par une ANOVA factorielle à 2 facteurs avec interactions, pour chaque groupe faunistique, avec Statistica. Les tests de comparaisons 2 à 2 (post hoc) ont été effectués par test de Scheffé, avec un seuil $p=0,05$.

L'influence des dimensions des touffes échantillonnées sur la faune a été étudiée par des régressions simples entre chaque groupe faunistique et les variables de dimensions des touffes.

Dans l'étude de l'influence de l'organisation spatiale de touffes sur la faune, nous avons utilisés 5 variables dont 4 paysagères, calculées sur des surfaces d'observations croissantes autour de chaque transects (de 20 à 150 cm autour du bloc, avec un pas de 10cm) :

- La surface de la plus grande touffe d'herbe avoisinante (LPI)
- La densité en bordures (ED)
- Le pourcentage de recouvrement (PL)
- Le nombre de touffe par unité de surface (PD)

Et :

- La distance à la touffe d'herbe la plus proche (Dist)

Nous avons effectué des régressions linéaires multiples avec sélection additive des variables pas à pas, entre la densité de la macrofaune et les variables micropaysagères, pour chaque rayon d'observation, après avoir vérifié les conditions de distribution des données.

Les variations spatiales de température et humidité ont été caractérisées par des semi-variogrammes (modèle gaussien pour les températures, sphérique pour l'humidité, McBratney & Webster 1986; Webster & Oliver 1992), dont les paramètres ont été utilisés pour faire les cartes krigées (interpolation des valeurs entre les points de mesure), avec les logiciels Gstat et Surfer (Burrough 1987; Wackernagel 1998).

Afin de tester si la température ou l'humidité étaient différentes en sol nu ou sous couvert végétal, nous avons utilisé les données de la carte de 3x3m. Etant donné que les points présentaient probablement une interdépendance du fait de leur proximité, un test t simple n'était pas possible. Pour y remédier nous avons regardé si la différence entre sol et touffe était plus grande que celle attendue dans l'hypothèse H_0 où il n'y aurait pas de différence. Pour cela nous avons permuté 1000 fois les valeurs afin de simuler l'hypothèse H_0 , et fait un test t à chaque simulation (cf. Manly 1997 pour la méthode). Cette étape a été réalisée sous Matlab, avec la fonction "f_perm" de la boîte à outils gratuite "Fathom".

4.1.2 Résultats

Le type de sol affecte de façon significative la richesse spécifique totale de la faune (Tableau 13 a), ainsi que la densité des termites (Tableau 13 b). Les autres groupes ne sont pas influencés par l'effet du type de sol seul.

Le type de couvert végétal influence la densité et la richesse spécifique totale ainsi que tous les groupes de la macrofaune, en terme de richesse spécifique et de densité, à l'exception de la densité des termites.

L'effet conjugué du type de sol et du couvert végétal affecte la richesse spécifique totale ainsi que la densité des vers de terre. Les autres groupes ne sont pas affectés par l'interaction de ces deux facteurs.

	ddl	tous les groupes		vers de terre		fourmis		termites		coléoptères		araignées	
		F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
a) richesse spécifique													
type de sol	2	5.4	0.006 *	0.8	0.451	1.7	0.183	2,0	0.141	2.2	0.123	< 0.1	0.957
couvert végétal	1	30.3	< 0.001 *	15.9	< 0.001 *	4,0	0.048 *	7,0	0.01 *	5.1	0.026 *	4.7	0.033 *
type de sol * couvert végétal	2	4.1	0.02 *	2.7	0.076	0.7	0.489	0.7	0.518	3.6	0.033	0.6	0.533
b) densité													
type de sol	2	2.5	0.091	2.9	0.062	2.2	0.114	4.1	0.02 *	0.9	0.424	< 0.1	0.98
couvert végétal	1	6,0	0.017 *	11.6	0.001 *	7.7	0.007 *	1.5	0.221	6.4	0.013 *	5.6	0.021 *
type de sol * couvert végétal	2	0.7	0.49	5.2	0.007 *	1.2	0.308	0.2	0.818	2.1	0.128	1.2	0.32

Tableau 13 : Tableau ANOVA des effets "type de sol" et "couvert végétal" sur a) la richesse spécifique et b) la densité de la macrofaune du sol, en pâturage, $\alpha=0,05$

4.1.2.1 Effet du type de sol

La richesse spécifique totale est plus élevée en ferralsol profond (9 espèces par point) que dans les autres types de sol (5 à 6 espèces par point) (Figure 33 a). La richesse spécifique des différents groupes ne présente pas de variation significative, entre les différents types de sol et se situe entre 1 et 2 espèces par point, quel que soit le groupe considéré (Tableau 13 a, Figure 33 b).

La densité des termites est plus élevée en latossol peu profond (640 ind.m⁻²) qu'en latossol profond (128 ind.m⁻²) et cambisol (86 ind.m⁻²). Les autres groupes ne présentent pas de variations significatives de la densité selon le type de sol Tableau 13 b, Figure 33

b). Leur densité est comprise entre 0 et 100 ind.m⁻². La densité totale est plus élevée en latossol peu profond (830 ind.m⁻²) qu'en latossol profond (460 ind.m⁻²) et cambisol (305 ind.m⁻²), mais la différence n'est pas significative.

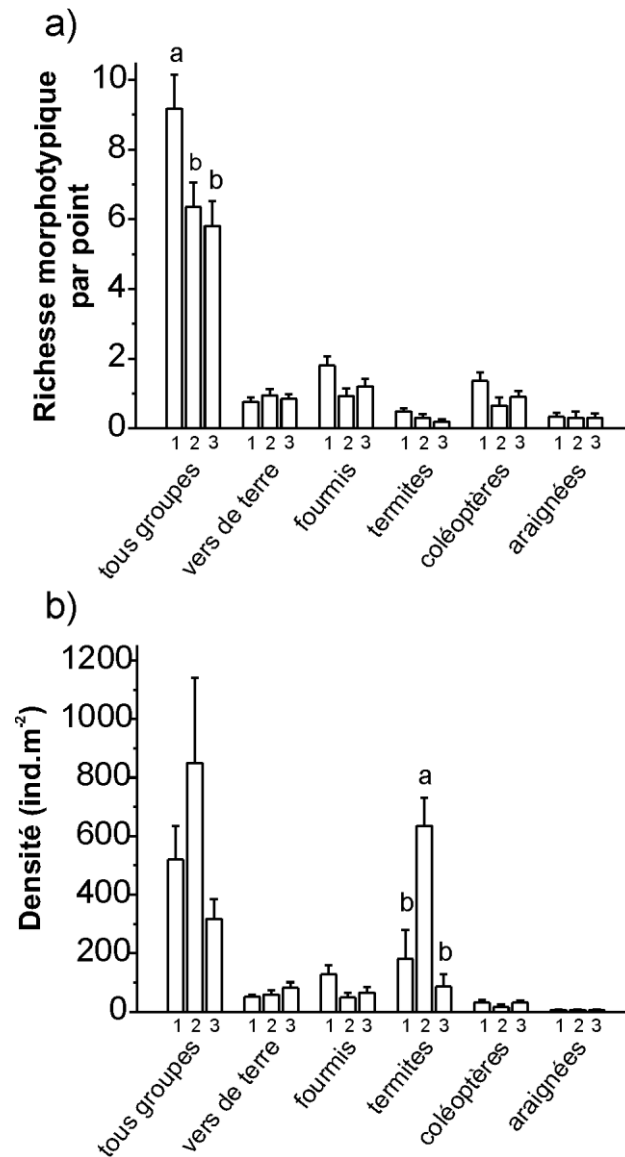


Figure 33 : Densité de la macrofaune selon le type de sol en pâturage

(1 : latossol profond, 2 : latossol peu profond, 3 : cambisol). Pour chaque groupe, les barres n'ayant pas de lettre commune sont différentes, $\alpha=0,05$).

4.1.2.2 Effet de la couverture du sol

La richesse spécifique totale est beaucoup plus élevée (10 espèces par point TSBF) dans les points avec une couverture que dans le sol nu (entre 4 et 5 espèces par point) (Figure 34 a). La richesse spécifique de tous les groupes est supérieure dans les points avec couverture que dans ceux avec le sol nu. Elle est de l'ordre de 1 à 2 espèce par point quand il y a une couverture, alors qu'elle n'est que de 0,5 en moyenne, dans le sol nu.

La densité totale moyenne est également beaucoup plus élevée (772 ind.m⁻²) dans les sols couverts que dans le sol nu (275 ind.m⁻²). La densité des différents groupes faunistiques est toujours significativement supérieure dans le sol couvert que dans le sol nu. En sol couvert la densité des vers est en moyenne de 90, celle des fourmis est de 132, celle des termites est de 373, celle des coléoptères est de 38, celle des araignées est de 8, alors qu'en sol nu, ces densités sont de 38 pour les vers de terre, 40 pour les fourmis, 135 pour les termites, 13 pour les coléoptères, et 3 pour les araignées.

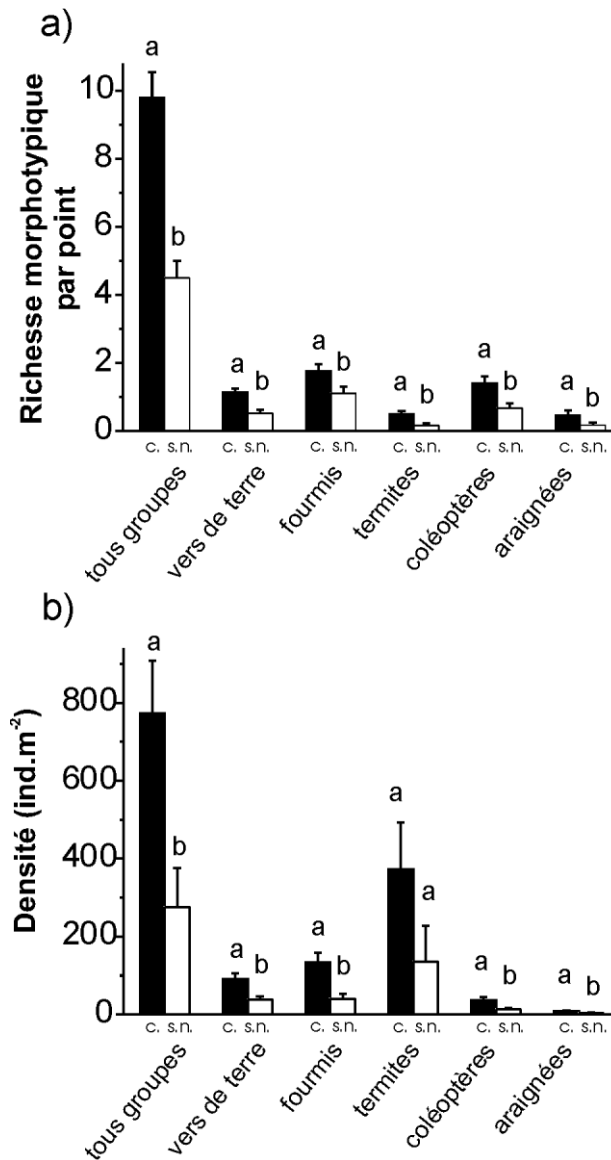


Figure 34 : Effet de la couverture végétale du sol sur la macrofaune en pâturage

c. : sol couvert, s.n. : sol nu. Pour chaque groupe, les barres n'ayant pas de lettre commune sont différentes, $\alpha=0,05$

4.1.2.3 Interactions entre le type de sol et le couvert végétal

L'interaction entre le type de sol et le couvert végétal affecte significativement la richesse spécifique totale ainsi que la densité des vers de terre (Tableau 13).

La richesse spécifique totale est plus élevée dans les sols avec couverture que dans le sol nu, dans les latossols profonds (12 contre 5 espèce par point) et les cambisols (9 contre 3), mais pas dans les latossols peu profonds (7 contre 6, Figure 35 a).

La densité en vers de terre est plus élevée dans les sols couverts que dans les sols nus uniquement dans les cambisols (151 contre 30). Dans les latossols, aucune différence de densité de vers de terre n'est observée (61 contre 40 en latossol profond, 67 contre 52 en latossol peu profond, Figure 35 b).

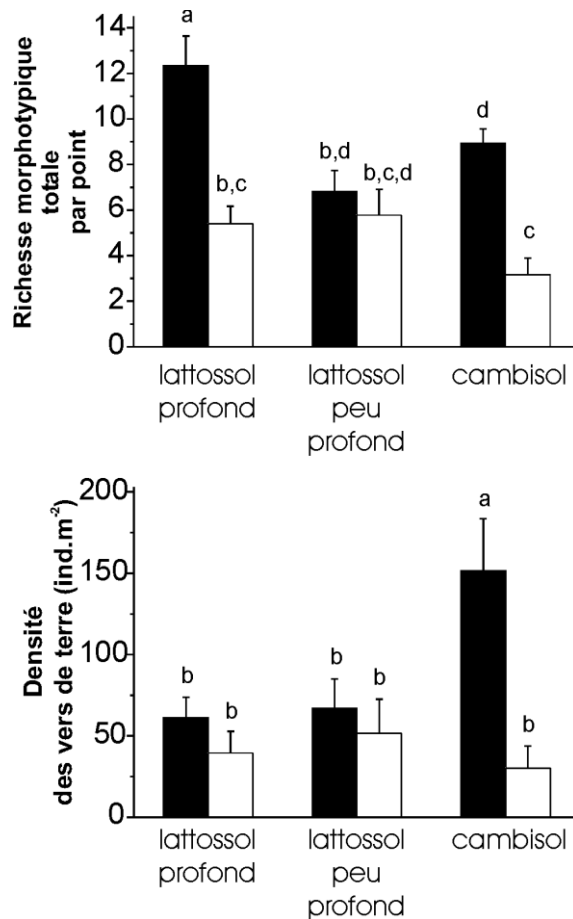


Figure 35 : Détail des interactions significatives entre le type de sol et la couverture du sol

Barres noires: sol couvert, barres blanches : sol nu, pour chaque type de sol les différences sont indiquées par des lettres différentes, $\alpha=0,05$

4.1.2.4 Influence des dimensions des touffes sur la macrofaune

La richesse spécifique totale est corrélée avec toutes les dimensions des touffes d'herbe ($r^2=0,6$, Figure 36 a). La richesse spécifique des araignées est corrélée avec la surface et le degré de circularité des touffes ($r^2= 0,55$ et $0,6$).

La richesse spécifique des autres groupes n'est pas corrélée avec les dimensions des touffes échantillonnées.

La densité totale de la macrofaune n'est pas corrélée avec les dimensions des touffes d'herbe échantillonnées. Par contre la densité des fourmis est corrélée avec toutes les dimensions des touffes ($r^2 = 0,55$ à $0,6$). La densité des araignées est corrélée avec la circularité des touffes échantillonnées ($r^2=0,5$). La densité des autres groupes n'est pas corrélée avec les dimensions des touffes échantillonnées.

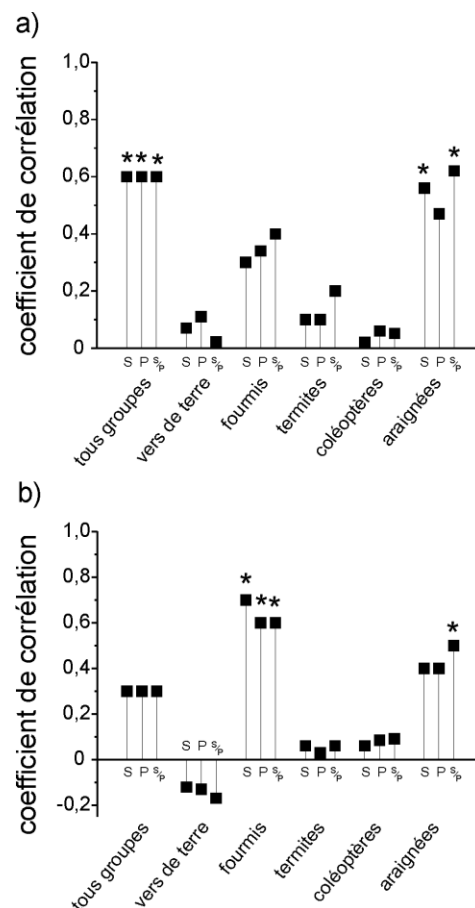


Figure 36 : Relation entre la macrofaune et les dimensions des touffes échantillonnées

Les valeurs significatives à $\alpha=0,05$ sont indiquées par *.

4.1.2.5 Influence de la distribution spatiale des touffes d'herbe

La déposition des touffes d'herbes influence significativement la macrofaune du sol nu quelle que soit l'échelle d'observation. La relation est plus forte pour les rayons d'observation minimaux et maximaux, aussi bien pour la diversité de la macrofaune (r^2 de 0,45 à 0,5 respectivement) que pour sa densité (r^2 de 0,56 à 0,37 respectivement, Tableau 14).

La richesse spécifique et la densité de la macrofaune du sol sont corrélées négativement avec la distance à la touffe la plus proche, quel que soit le rayon d'observation (Tableau 14). La richesse spécifique est presque toujours influencée par un autre facteur, qui est différent selon le rayon d'observation. Jusqu'à 90 cm de rayon, c'est ED (densité en bordure) qui a généralement une influence significative (négative) sur la richesse spécifique. De 100 à 150 cm, LPI a une influence positive, et de 130 à 150, PL a aussi une influence significative, négative.

La densité de la macrofaune est généralement influencée par PD, de manière négative, sauf pour le rayon d'observation de 20 cm, où elle a une influence positive. A ce rayon d'observation, toutes les variables ont une influence significative, positive pour LPI et PL, négative pour Dist et ED. Avec un rayon de 60 cm, LPI a une influence négative, à 70 et 80 cm, ED a également une influence négative.

	Rayon d' observation (cm)	Dist	ED	LPI	PL	PD	r ²
Richesse spécifique	20	--		+			0.45 *
	30	--	-				0.26 *
	40	--					0.21 *
	50	--	-				0.29 *
	60	--	-				0.33 *
	70	--	-				0.27 *
	80	--	-				0.27 *
	90	--	-				0.26 *
	100	--		+			0.26 *
	110	--	-	+			0.33 *
	120	--	-	+			0.37 *
	130	-		++	-		0.45 *
	140	-		++	-		0.48 *
	150	-		++	-		0.5 *
Densité	20	--	-	+	+	+	0.56 *
	30	--					0.25 *
	40	--					0.25 *
	50	--				-	0.25 *
	60	--		-		-	0.35 *
	70	--	-				0.33 *
	80	--	-				0.31 *
	90	--				-	0.31 *
	100	--				-	0.32 *
	110	--				-	0.34 *
	120	--				-	0.38 *
	130	--				-	0.35 *
	140	--				-	0.37 *
	150	--				-	0.37 *

Tableau 14 : Influence de l'organisation spatiale de la couverture végétale sur la macrofaune du sol, en pâturage, $\alpha=0,05$

Dist : distance à la touffe la plus proche, Ed: densité de bordures, LPI: taille de la plus grande touffe, PL: recouvrement du sol par la végétation, PD: nombre de touffes par unité de surface

Les * indiquent les r² significatifs (p<0,05). Les + et – indiquent le signe de la relation entre les variables micro paysagères et faunistiques. La variable prépondérante est indiquée par un double signe.

4.1.2.6 Recherche des mécanismes expliquant la variabilité de la macrofaune du sol au sein des pâturages

4.1.2.6.1 Influence du type de sol sur l'humidité

L'humidité volumique du sol, évaluée pour la couche superficielle (0 à 20 cm) du sol avec une sonde TDR ne présente pas de variations significatives en fonction du type de sol (Tableau 15).

	ddl	F	p
type de sol	2	1,9	0,19

Tableau 15 : Effet du type de sol sur l'humidité du sol, aux transects n°25 à 27

(Cinq jours après une grosse pluie, au mois de mai 2003, $\alpha=0,05$).

En latossol profond l'humidité est de 35 %, en latossol peu profond elle est de 32 % et en cambisol elle descend à 31 % (Figure 37).

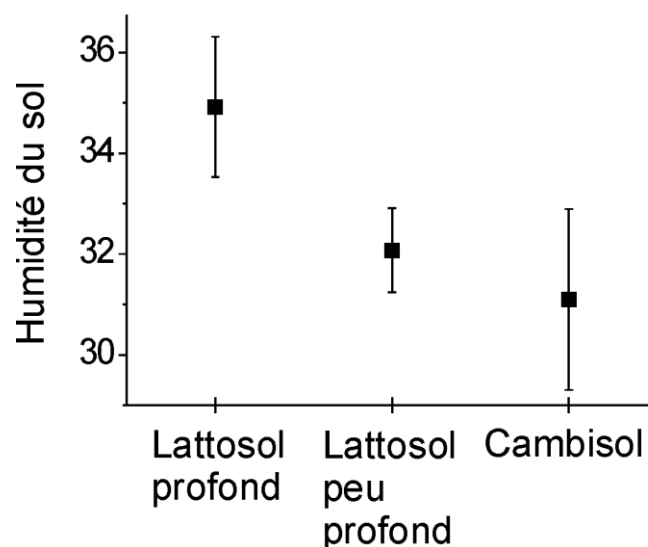


Figure 37 : Humidité du sol en fonction du type de sol, dans le pâturage n°4 (transects n°25 à 27)

(Cinq jours après une grosse pluie, au mois de mai 2003)

Relation entre la macrofaune, l'humidité et le type de sol

La richesse spécifique moyenne par transect de la macrofaune et l'humidité du sol moyenne par transect sont très fortement corrélées positivement ($r=0,71$, $p=0,03$, Figure 38, Tableau 16). Un seul transect, sur cambisol, s'éloigne de manière significative de la droite de régression (Figure 38).

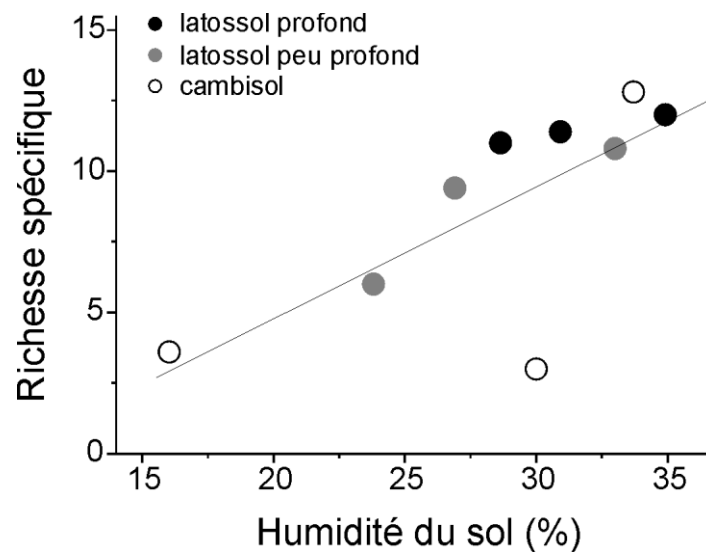


Figure 38 : Corrélation entre la richesse spécifique et l'humidité du sol

(richesse spécifique moyenne par transect vs humidité moyenne par transect, en sol nu, mesurée 5 jours après une grosse averse, dans les pâturages 1, 3, 4)

La variance expliquée de la richesse spécifique de la faune est plus élevée lorsqu'on prend en compte conjointement l'effet de l'humidité du sol et du type de sol (61% de la variance expliquée, Tableau 16), que lorsque l'on prend uniquement l'effet de l'humidité du sol (44% de la variance).

facteur(s) explicatif(s)	variance expliquée (r^2 aj.)	p
humidité	0,44	0,03 *
humidité et type de sol	0,61	0,008 *

Tableau 16 : Variance de la richesse spécifique totale expliquée par le modèle humidité et le modèle type de sol

Modèle humidité : régression linéaire, modèle type de sol : anova à 1 facteur, $\alpha=0,05$

En revanche la densité de la macrofaune n'est pas du tout corrélée avec l'humidité du sol ($r=0,0$, $p>0,9$)

4.1.2.6.2 Variation spatiale de la température et de l'humidité à petite échelle

Les semi-variogrammes modélisant le comportement spatial de la température et de l'humidité expliquent plus de 90 % de la variance dans le cas de la température, 60 % de la variance, dans le cas de l'humidité (Tableau 17).

		variable expliquée	modèle	var. pépite (C_0)	var. expliquée (C)	a : portée (cm)	% de la var. expliquée
carte 1 x 1 mètre	a)	température	gaussien	0,02	0,57	34	96,6
	b)	humidité	sphérique	2,25	3,32	40	59,6
carte 3 x 3 mètres	a)	température	sphérique	0,07	1,02	60	93,6
	b)	humidité	sphérique	2,7	4,64	100	63,2

Tableau 17 : Résumé des modèles des semi-variogrammes

Au sein de la carte de 1x1 mètres, la portée du semi-variogramme de la température est de 34 cm. Ceci signifie que la température présente de l'auto-corrélation sur des distances inférieures à 34 cm au sein de cette carte. Dans la carte de 3 x 3 mètres, l'auto-corrélation intervient jusqu'à 60cm.

L'humidité présente de l'auto-corrélation sur des distances inférieures à 40 cm dans la carte de 1x1 m, et jusqu'à 1 m dans la carte de 3 x 3 mètres.

Ces résultats prouvent que l'organisation spatiale de la température et de l'humidité est très élevée. Cependant il apparaît que l'humidité présente une structuration à plus grande échelle que la température.

Les cartes krigées obtenues à partir des paramètres des semi-variogrammes montrent comment la température et l'humidité varient dans l'espace, en particulier en rapport avec le couvert végétal (Figure 39 et Figure 40). Il apparaît que les extremums de température et d'humidité ne se trouvent pas aux mêmes endroits, ce qui suggère que les 2 variables ne sont pas corrélées.

Les maxima de température sont clairement atteints aux endroits les plus éloignés des centres des touffes d'herbe, alors que les variations de l'humidité du sol ne semblent pas présenter de lien avec la distribution de la couverture végétale.

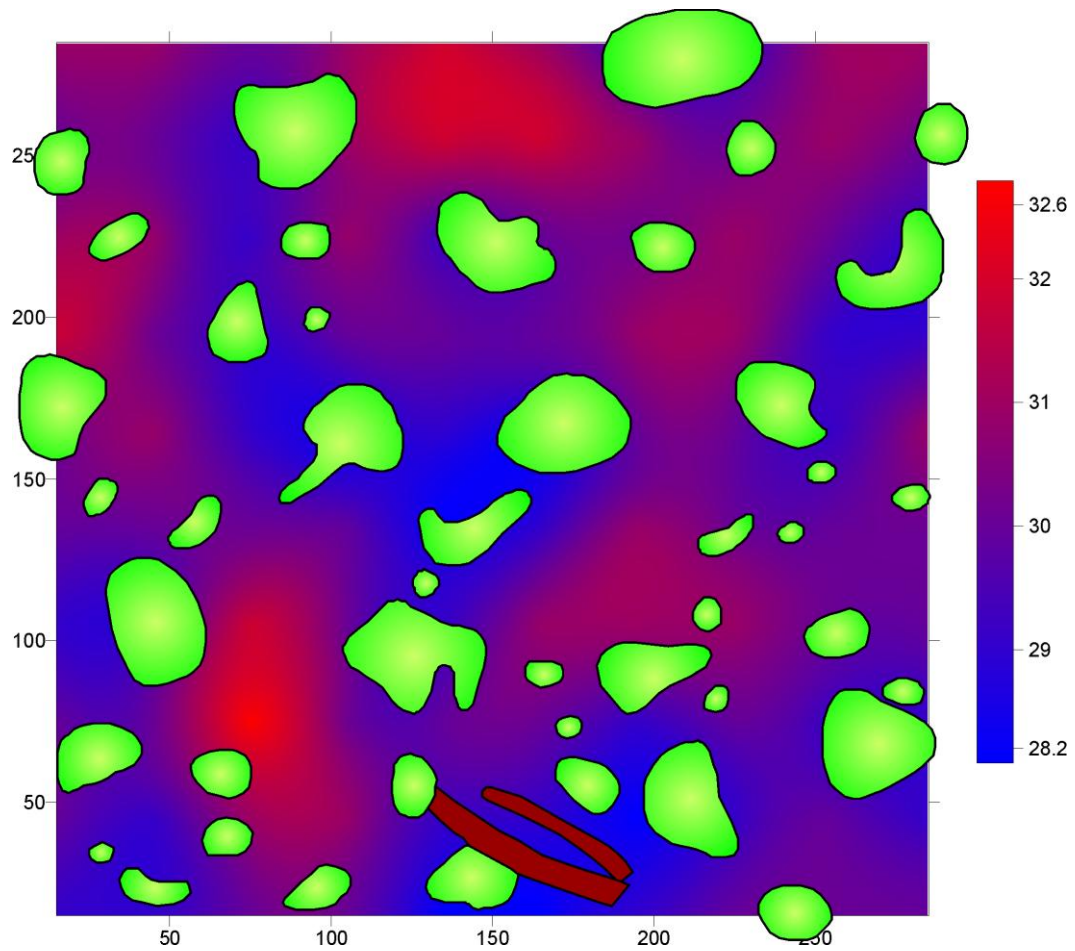


Figure 39 : Carte krigée des températures sur une surface de 3 x 3 mètres

En vert : cœur des touffes d'herbes, en marron : bouts de bois, à droite : échelle en % de volume de sol occupé par l'eau

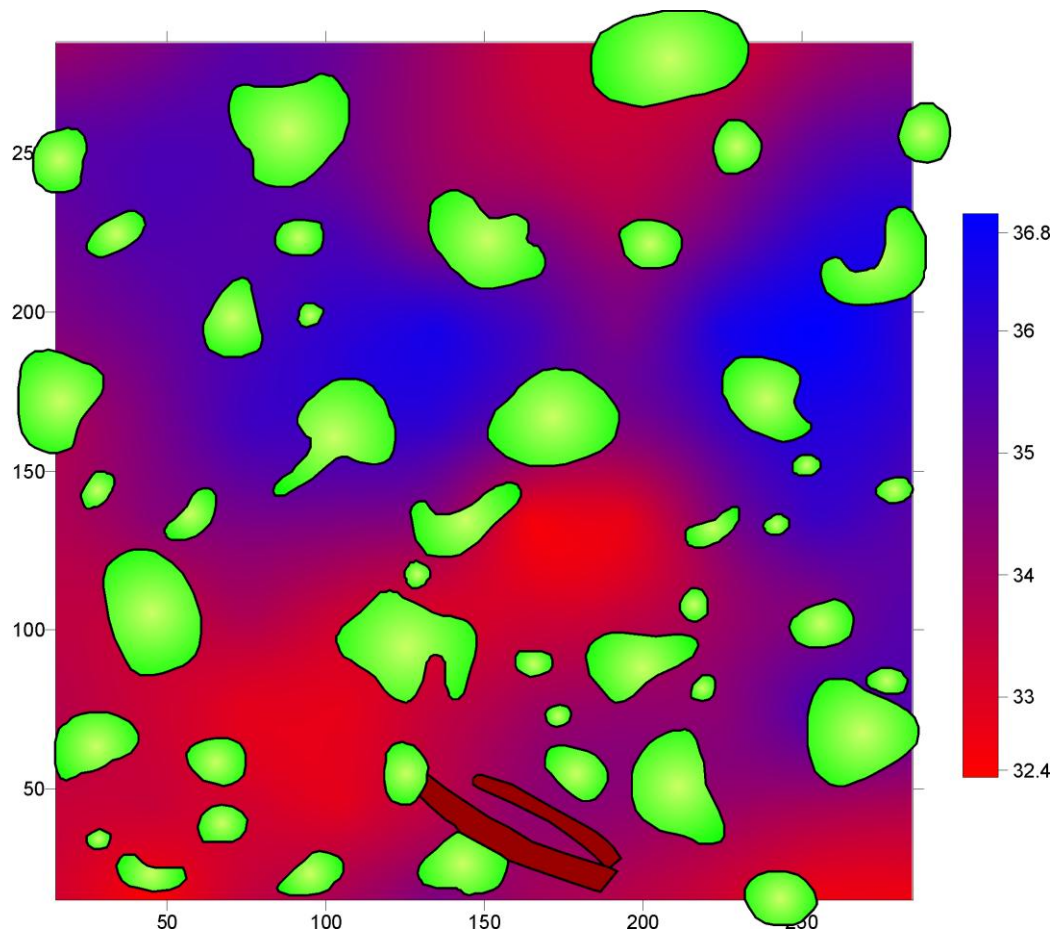


Figure 40 : Carte krigée de l'humidité sur une surface de 3 x 3 mètres

En vert : cœur des touffes d'herbes, en marron : bouts de bois, à droite : échelle en °C

Au sein de la carte de 3 x 3 mètres, la température augmente de manière linéaire en fonction de la distance à la touffe la plus proche, et diminue également linéairement au fur et mesure que l'on mesure la température vers le centre des touffes (Figure 41 a). En revanche l'humidité ne montre pas de relation claire par rapport à la distance à la touffe la plus proche (Figure 41 b).

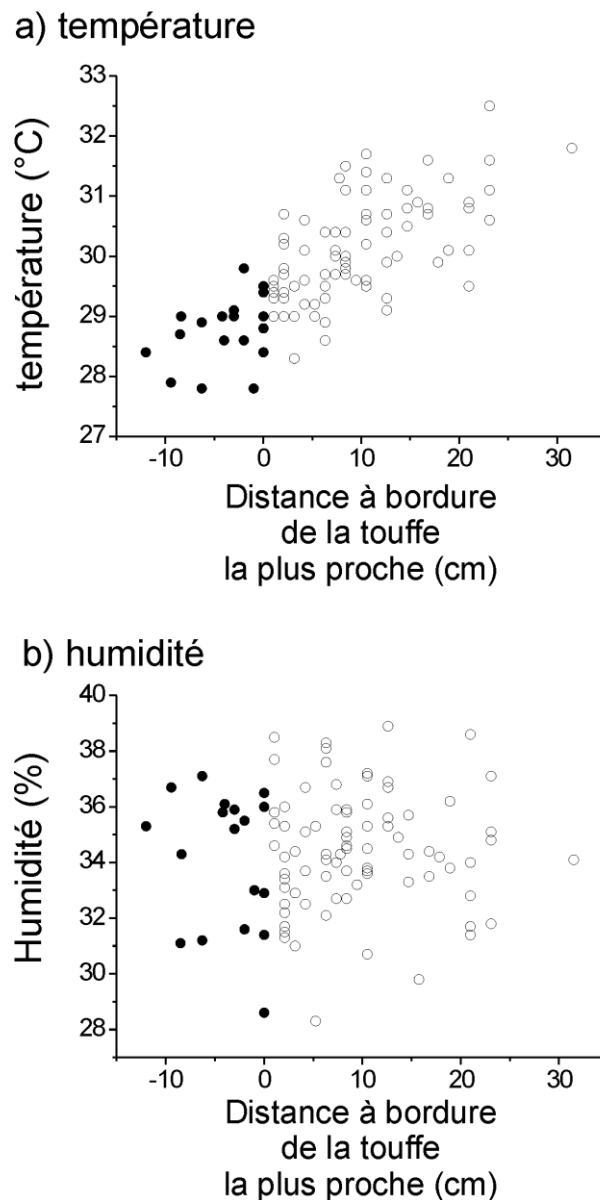


Figure 41 : Relations entre la température, l'humidité et la distance à la bordure de la touffe la plus proche (carte de 3 x 3 mètres)

(Les points noirs sont à l'intérieur des touffes, les blancs sont à l'extérieur)

4.1.2.6.3 Profil de la température du sol en profondeur

La carte interpolée des températures montre très clairement que la température du sol est plus basse sous touffe d'herbe que dans le sol nu, dans les 15 premiers centimètres (Figure 42). Plus en profondeur la température du sol ne diffère pas entre le sol nu et sous la touffe d'herbe.



Figure 42 : Profil vertical des températures du sol sous une touffe et en sol nu

4.1.3 Synthèse et discussion des résultats

4.1.3.1 Effet de l'humidité sur la macrofaune du sol

Nos résultats montrent que la richesse spécifique moyenne de la macrofaune du sol des pâturages est très corrélée avec l'humidité moyenne du sol, et varie en fonction du type de sol. En revanche, à échelle plus fine, la macrofaune du sol présente des fortes variations principalement en fonction du couvert (présence/absence) en touffe d'herbes. Ce dernier influence également très fortement la température, mais pas l'humidité du sol. Ceci suggère qu'à fine échelle, la température influencerait beaucoup plus la macrofaune que ne le fait l'humidité.

En considérant les résultats des analyses aux deux échelles spatiales, il apparaît que la faune est influencée par l'humidité du sol à l'échelle de la parcelle, mais pas à l'échelle des touffes d'herbes. Cela pourrait signifier que la macrofaune est associée à un processus tiers, qui se révèle corrélé avec les variations d'humidité à l'échelle de la parcelle. L'hypothèse la plus simple est que les modalités de fonctionnement hydrique du sol, qui sont révélées par l'humidité du sol à l'échelle de la parcelle, mais pas à une échelle plus fine, seraient à l'origine de ces variations de la faune, à l'échelle de la parcelle.

L'humidité du sol, telle que nous l'avons mesurée, correspond au volume d'eau que contient un volume de sol. Celle-ci est fonction de deux facteurs : la constitution minérale et organique du sol (les teneurs en argile et matière organique qui diminuent du ferralsol au cambisol), la structure du sol ou organisation des constituants (exprimée de manière globale par la densité apparente, laquelle augmente du ferralsol au cambisol) et la dynamique de l'eau dans le sol (autrement dit l'efficacité du drainage de l'eau excédentaire, plus élevée dans les cambisols sur pente forte). Notons que cette valeur de l'humidité ne reflète pas directement la disponibilité de l'eau pour les organismes, animaux ou végétaux. Celle-ci est beaucoup moins dépendante du volume d'eau que des forces de tensions superficielles aux interfaces solide-eau-air, qui déterminent l'intensité de la force d'attraction de l'eau par le sol, et en conséquence, la résistance à la succion de l'eau par les organismes.

Nous avons vu qu'à l'échelle de la parcelle, la couverture du sol était hétérogène, avec en particulier un sol plus profond vers l'amont, et plus mince vers l'aval des versants. A

ces variations de profondeurs sont associées des variations de texture de la couche superficielle du sol où la teneur en eau est mesurée. En sol profond le réservoir en eau du sol est plus volumineux, si bien que le sol peut stocker plus d'eau sans atteindre la saturation. En sol de profondeur intermédiaire, la pente est faible, ce qui laisse à l'eau le temps de pénétrer, et lui confère une certaine tendance à stagner plus longtemps. Plus bas encore, le sol échantillonné est situé au sein d'une pente plus forte, avec un sol plus mince. En conséquence l'eau a tend plutôt à descendre la pente qu'à pénétrer dans le sol. Par ailleurs celui-ci, du fait de sa faible profondeur, et de sa texture moins argileuse que le ferralsol (40% d'argile au lieu de 60% environ) ne peut stocker autant d'eau. La dynamique humidification – séchage (humectation – dessiccation) y est donc beaucoup plus rapide et brutale que dans les ferralsols. De surcroît la pente génère une certaine tendance à l'érosion. Les différences de fonctionnement hydrique entre les sols échantillonnés, associées aux variations de propriétés physico – chimiques du sol, telles le pH, l'aptitude à stocker la matière organique et les éléments minéraux, peuvent être la cause des variations de la faune entre les différents transects.

4.1.3.2 Effet du couvert végétal et de la température sur la macrofaune du sol

Contrairement aux variations d'humidité, nous avons étudié celles de la température uniquement à fine échelle, c'est-à-dire au sein de surface de 9 m² au maximum. Le plan d'échantillonnage ne nous permet pas d'étudier directement la relation entre la température et la faune du sol. En revanche, il permet d'en discuter la vraisemblance, en combinant les différentes études.

La température est très fortement influencée par la disposition des touffes d'herbe (Figure 39, Figure 41, Figure 43 flèche 1). En particulier la température augmente de manière linéaire lorsque l'on s'éloigne de la bordure d'une touffe, au moins jusqu'à 40 cm. De même, à l'intérieur de la touffe, la température diminue au fur et à mesure que l'on se rapproche du centre de celle-ci. Ceci suggère que plus une touffe est large, plus la température en son centre sera basse. En revanche, rappelons que l'humidité ne montre aucunement de variations associées à la position des touffes.

Par ailleurs, la densité et la richesse spécifique de la macrofaune sont non seulement beaucoup plus élevées sous les touffes qu'en dehors, mais sont également influencées par la distance à la touffe la plus proche, ainsi que par d'autres variables micropaysagères (Tableau 14, Figure 43 flèche 3). D'autre part, à l'intérieur des touffes d'herbe, la densité et la richesse spécifique de la macrofaune du sol augmentent avec la taille et de la sphéricité de la touffe d'herbe. L'ensemble de ces résultats suggère que la densité de la faune varie de manière inverse à la température du sol, aussi bien en dehors des touffes d'herbe qu'à l'intérieur (Figure 43, flèche 2). La touffe d'herbe apparaît donc comme un agent majeur modulant la température du sol, non seulement sous elle-même, mais aussi à distance, dans un rayon de 40 cm.

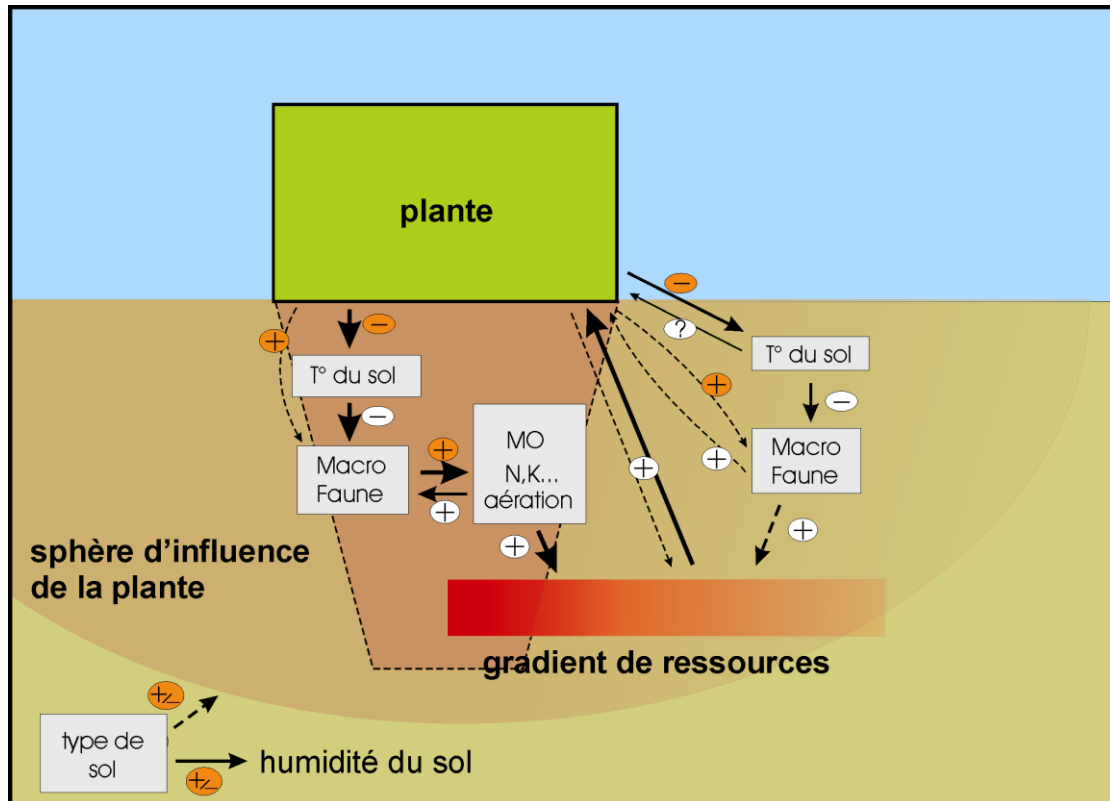


Figure 43 : Schéma théorique de l'action des touffes de *Brachiaria brizantha* sur la température, et la macrofaune du sol

Cercles oranges : relations supportées par nos résultats, **cercles blancs** : relations supportées par la littérature

Flèches pleines : relations causales directes, flèches en pointillés : relations causales indirectes

(1) : la température du sol est plus faible sous les touffes, et augmente linéairement avec la distance à la touffe

(2) : la température influence négativement la macrofaune du sol

(3) : la plante augmente la densité de la macrofaune en diminuant la température, sous la touffe et en dehors

(4) : la macrofaune promeut la disponibilité des éléments nutritifs (N,K...) pour la plante et pour la faune du sol.

(5) : En augmentant la quantité de faune, qui promeut le cycle des éléments nutritifs, la plante crée un gradient de ressources qui lui est favorable

(6) : La faune favorise la plante grâce à son action sur la disponibilité des nutriments, et l'apport en matière organique (MO)

(7,8) : le type de sol influence le fonctionnement global, du fait de son action sur la faune et les propriétés hydriques, physiques et chimiques du sol

4.1.4 Conclusion

Les résultats montrent que la distribution de la faune est extrêmement hétérogène au sein d'une parcelle de pâturage. La densité et la richesse spécifique varient du simple au double en fonction de la couverture végétale, et dans une moindre mesure en fonction de l'humidité et du type de sol. L'humidité, mesurée en tant que volume occupé dans le sol, ne semble pas influencer directement la macrofaune, mais serait plutôt une grandeur influencée à même titre que la macrofaune, par un facteur édaphique tiers. La constitution et le fonctionnement hydrique du sol peuvent être à l'origine de ces variations conjointes. A plus fine échelle, les touffes de *Brachiaria brizantha* semblent jouer un rôle majeur dans le fonctionnement du sol, en modifiant la température et la macrofaune du sol sous les touffes, et dans un rayon de 40 cm autour. Les variations de la macrofaune dues aux touffes sur la faune seraient plutôt suscitées par l'action des touffes sur la température, que par l'humidité du sol, qui ne présente pas de variations en fonction du couvert végétal.

4.2 Variabilité de la macrofaune du sol en milieu arboré

En milieux tropicaux encore plus qu'en milieux tempérés, les processus de recyclage et de stockage de la matière organique et des nutriments se situent principalement dans la litière ou dans les horizons les plus superficiels du sol (Lavelle & Spain 2001). Ces processus sont en grande partie déterminés par la qualité de la litière présente (Leroy et al. 1992; Loranger et al. 2002 ; Ponge 2003).

L'hétérogénéité chimique des feuilles des différentes espèces d'arbre, la relative spécificité des aptitudes digestives des animaux, ainsi que leur besoin en microhabitats, laissent supposer qu'il existe des relations privilégiées entre la litière et la faune du sol.

Nous avons abordé ces dernières sous 2 angles différents. Nous avons d'abord mené une étude quantitative, afin de caractériser les relations entre le volume de litière et la densité de la macrofaune de litière, dans un contexte spatialisé. Ensuite, nous avons étudié les relations entre la diversité de la litière et celle de la macrofaune du sol.

4.2.1 Distributions spatiales de la litière et de la macrofaune de litière en forêt

Si les variations spatiales de la macrofaune du sol en pâturages tropicaux ou tempérés, ont été déjà relativement bien étudiées (Jimenez et al. 2001 ; Margerie et al. 2001 ; Phillipson et al. 1976 ; Rossi & Lavelle 1998; Rossi et al. 1997 ; Rossi 2003), celles en forêt tropicale n'ont pas reçu autant d'attention. Pourtant certains auteurs remarquent que la faune peut y être distribuée en tâches plus ou moins temporaires ("patches"), qui pourraient avoir une importance fonctionnelle, du fait qu'ils correspondraient potentiellement à des hauts lieux de dégradation de la matière organique (Bruckner et al. 1999; Lavelle & Spain 2001; Sulkava & Huhta 1998).

Nous regardons dans ce chapitre si le volume de litière et la densité totale de la macrofaune de litière, présentent des distributions agrégées, structurées spatialement, et interdépendantes, avec une attention plus particulière pour les diplopodes, qui sont parmi les acteurs principaux dans le processus de la dégradation de la litière (Bonkowski et al. 1998).

4.2.1.1 Matériel et méthode

Trois sites de forêt correspondant un gradient de fermeture de la végétation ont été étudiés. Sur chaque site, une grille régulière de 121 points, et de 2 mètres de maille, a été positionnée au sol (Figure 44).

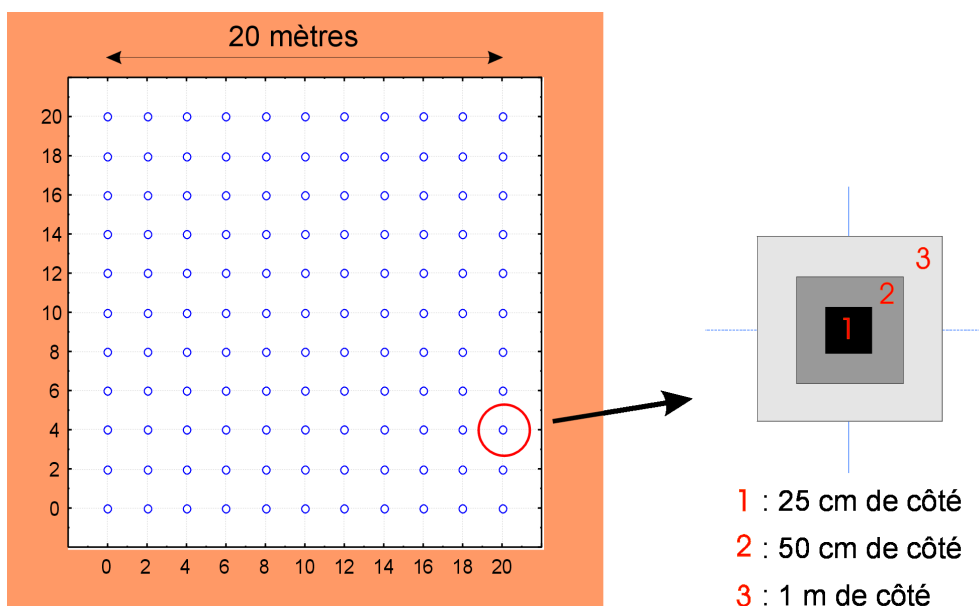


Figure 44: Plan d'échantillonnage de la litière et de sa faune, en forêt

En chaque point, la faune de litière et la litière même, ont été prélevées. La faune a été extraite en chaque point en trois étapes : d'abord au sein d'un quadrat de taille TSBF (25 x 25 cm), puis le quadrat a été élargi à 50 x 50 cm, et enfin à 1 m x 1 m. La faune a alors été immédiatement identifiée en grand groupe zoologique, sauf les diplopodes qui ont été identifiés sur le champ. Les individus ont été comptés puis relâchés, sauf les fourmis et les termites, classés en trois classes d'abondance: absents, quelques individus (entre 1 et 20), beaucoup d'individus (plus de 20). Le volume de litière en chaque point a été mesuré sur 1 m² à l'aide de récipients gradués, sans tasser la litière. Les feuilles et les brindilles ont été prises en compte.

4.2.1.2 Analyses statistiques

Les traitements statistiques ont été effectués sur les données obtenues avec les quadrats de 1 mètre de côté. Les données obtenues avec des quadrats de taille inférieure sont exploitées dans le chapitre 6.3191).

L'existence de structures spatiales a été testée à l'aide de semi - variogrammes (Burrough 1987 ; Rossi et al. 1995), dont les paramètres ont été utilisés pour faire les cartes krigées. Les relations entre le volume de litière et la densité de la faune ont été étudiées par corrélations simples puis par tests de Mantel partiels (Legendre & Legendre 1998 ; Rossi 1996). Ce type de test permet d'explorer la relation entre 2 variables en enlevant l'éventuel effet de la configuration spatiale des points, et ne requiert pas la normalité des données brutes.

Les analyses géostatistiques et les cartes interpolées ont été réalisées avec Gstat, SADIE et Surfer, les tests de Mantel ont été programmés en Matlab, en modifiant la fonction "f-mantel" de la boîte à outil gratuite "Fathom". Le programme source a été utilisé pour créer une fonction Matlab (code source en Annexe).

Les tests SADIE étant encore peu utilisés, nous en résumons ici le principe, par ailleurs exposé dans Perry et al. 1996, Perry 1998 et Rossi 2003. Cette procédure permet d'analyser des données de comptage d'organismes (densités) récoltées au sein d'un plan d'échantillonnage spatialisé par des mesures discrètes (toute le milieu n'est pas échantillonné). En comparant la distribution spatiale des valeurs observées à celle de plusieurs distribution aléatoires théoriques, obtenues par permutation aléatoire des données réelles, le test calcule un indice d'agrégation des données et ainsi que la probabilité que cette valeur soit obtenue dans le cas d'une distribution aléatoire. Cet indice est calculé sous trois formes différentes :

- **I** : l'agrégation totale,
- **vi** : l'agrégation en patch,
- **vj** : l'agrégation en gaps.

Ces trois paramètres traduisent respectivement l'agrégation totale, l'existence de zone à plus forte densité, et l'existence de plus faible densité.

4.2.1.2.1 Variations spatiales de la litière et de la faune de litière en forêt

Le volume moyen de litière varie de 11,5 l.m⁻² dans le site n°1, à 19,8 l.m⁻² dans le 2^{ème}, et 17,6 l.m⁻² dans le 3^{ème} site. Dans tous les sites le volume de litière local (par point de mesure) oscille entre 9 et 35 l.m⁻² (Figure 45 a, Figure 46 b, Figure 47 c).

La densité totale de la faune de litière oscille entre 2 et 12 ind.m⁻² dans les 2 premiers sites et entre 0 et 16 ind.m⁻² dans le 3^{ème} site. Elle est en moyenne de 4,5 ind.m⁻² dans le 1^{er} site, 5,2 ind.m⁻² dans le 2^{ème} site, 6,7 ind.m⁻² dans le 3^{ème} site.

La densité en diplopodes oscille entre 0 et 4 ind.m⁻² quel que soit le site. Elle est maximale dans le 1^{er} site, avec 1,4 ind.m⁻², faible dans le 2^{ème} site, et s'élève à 0,7 ind.m⁻², dans le 3^{ème} site, elle est intermédiaire, avec 1,2 ind.m⁻².

Les semi – variogrammes montrent que la distribution spatiale du volume de litière est organisée, avec une dépendance spatiale allant jusqu'à 6,5 mètres dans le premier site, 8,5 mètres dans le 2^{ème}, et 10 mètres dans le troisième site (Tableau 18). Cependant dans les trois sites, la variance pépité est relativement élevée, ce qui montre qu'une grande partie de la variabilité de la litière n'est pas expliquée par l'échantillonnage.

	modèle	portée (m)	var.pépité (C ₀)	variance (C)	moyenne *	structure spatiale
site 1						
litière	sphérique	6,5	6,7	15,2	11,5	oui
densité totale	effet pépité pur	0	7,9	7,9	4,5	non
densité des diplopodes	sphérique	5,7	1,1	1,78	1,4	oui
site 2						
litière	sphérique	8,5	11	35,7	19,8	oui
densité totale	effet pépité pur	0	8,64	8,1	5,2	non
densité des diplopodes	effet pépité seul	0	0,93	0,9	0,7	non
site 3						
litière	sphérique	10	14,7	41,3	17,6	oui
densité totale	effet pépité pur	0	13,5	14,3	6,7	non
densité des diplopodes	sphérique	4	1	2,1	1,2	oui

Tableau 18 : Résumé des paramètres de modélisation des semi-variogrammes du volume de litière, de la densité totale et de la densité de diplopodes

Densités en ind.m⁻², volume de litière en l.m⁻²

(Les densités en fourmis et termites ne sont pas prises en compte)

D'après les semi-variogrammes, les densité totale ne présente aucune structure spatiale dans aucun des sites étudiés (). Les densités en diplopodes, par contre, en présentent une dans les sites 1 et 3.

Les analyses SADIE montrent que les densités totale et de diplopodes présentent des agrégations significatives dans le site 3, mais pas dans les autres endroits, avec la présence de gaps et de patches, c'est à dire de zones à densités significativement plus faibles ou plus fortes, respectivement.

	Variables	I	p	vj (gap)		vi (patch)	
				moyen	p	moyen	p
site 1	Densité totale	1,18	0,1218	-1,11	0,2096	1,05	0,3468
	Densité des diplopodes	1,18	0,1173	-1,21	0,0955	1,13	0,1859
site 2	Densité totale	1,01	0,4109	-1,02	0,3436	1,00	0,3891
	Densité des diplopodes	1,01	0,4179	-1,02	0,3667	1,05	0,2821
site 3	Densité totale	1,64	0,0026 *	-1,61	0,0013 *	1,41	0,0103 *
	Densité des diplopodes	1,52	0,0077 *	-1,49	0,0103 *	1,42	0,0109 *

Tableau 19 : Résumé des analyses SADIE sur les densités de la macrofaune de litière en forêt

I = indice d'agrégation global, vj : indice de présence de gaps, vi, indice de présence de patches, $\alpha=0,05$

Ceci se traduit dans les cartes interpolées par des patrons de distribution différents selon que l'on considère la litière, la densité totale ou la densité des diplopodes.

La distribution de la litière apparaît relativement graduelle, sans valeurs extrêmes isolées spatialement (Figure 45a, Figure 46a, Figure 47a).

La densité totale ne présente aucune structure spatiale, claire, à l'échelle où nous l'avons étudiée. Cela se traduit par une distribution spatiale des densités assez chaotique, avec de fortes variations locales (entre points proches, Figure 45b, Figure 46b, Figure 47b).

La densité des diplopodes présente une structure spatiale dans les sites 1 et 3, avec une portée de 5,7 et 4 mètres respectivement. Ceci se remarque sur les cartes de distribution spatiale, où les densités de diplopodes présentent des variations relativement graduelles dans les sites 1 et 3, alors qu'elles sont beaucoup plus chaotiques dans le site n°2, Figure 45c, Figure 46c, Figure 47c)

.

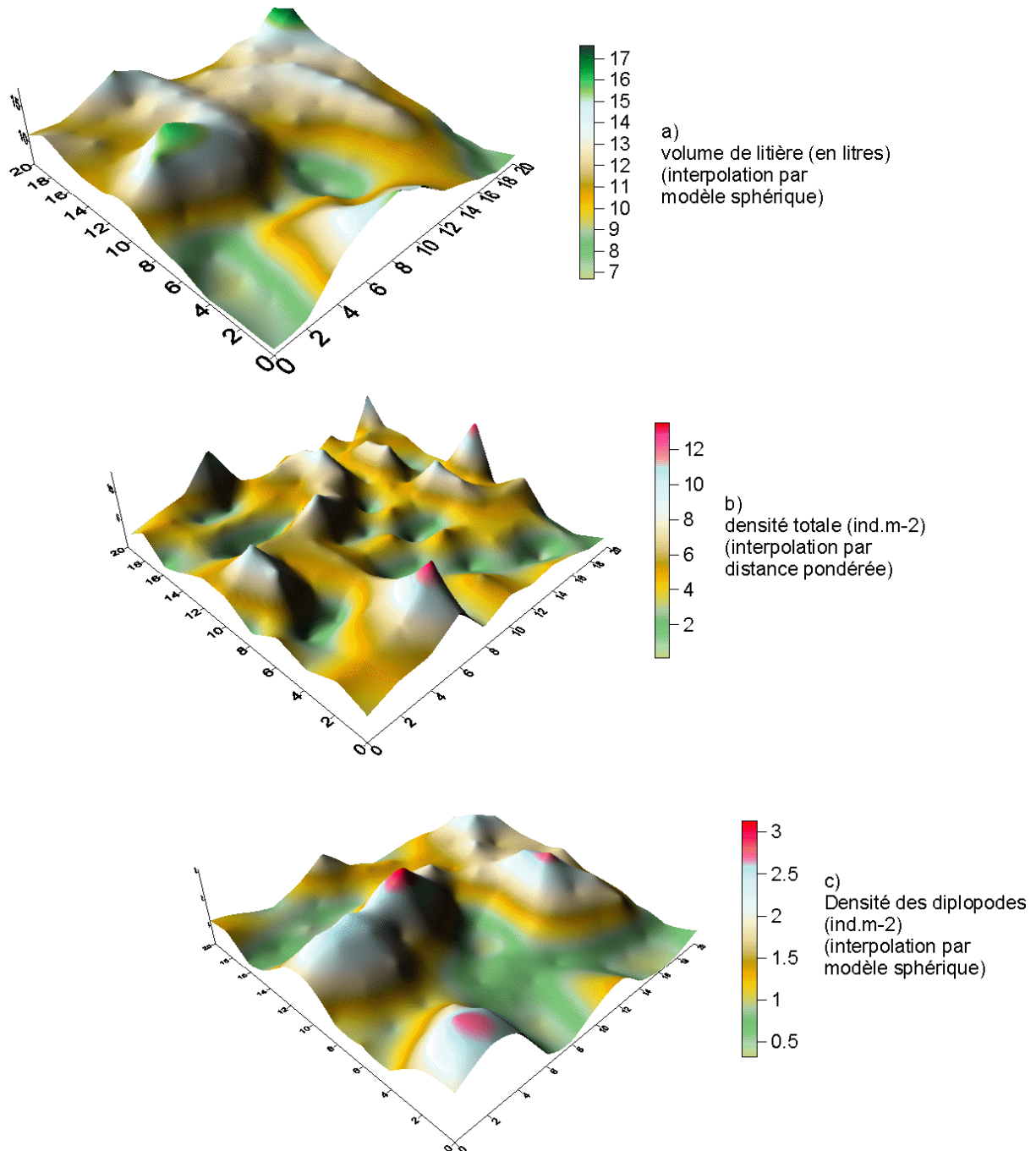


Figure 45 : Distribution spatiale de la litière, de la densité totale d'invertébrés de litière et de diplopes, dans le site n°1

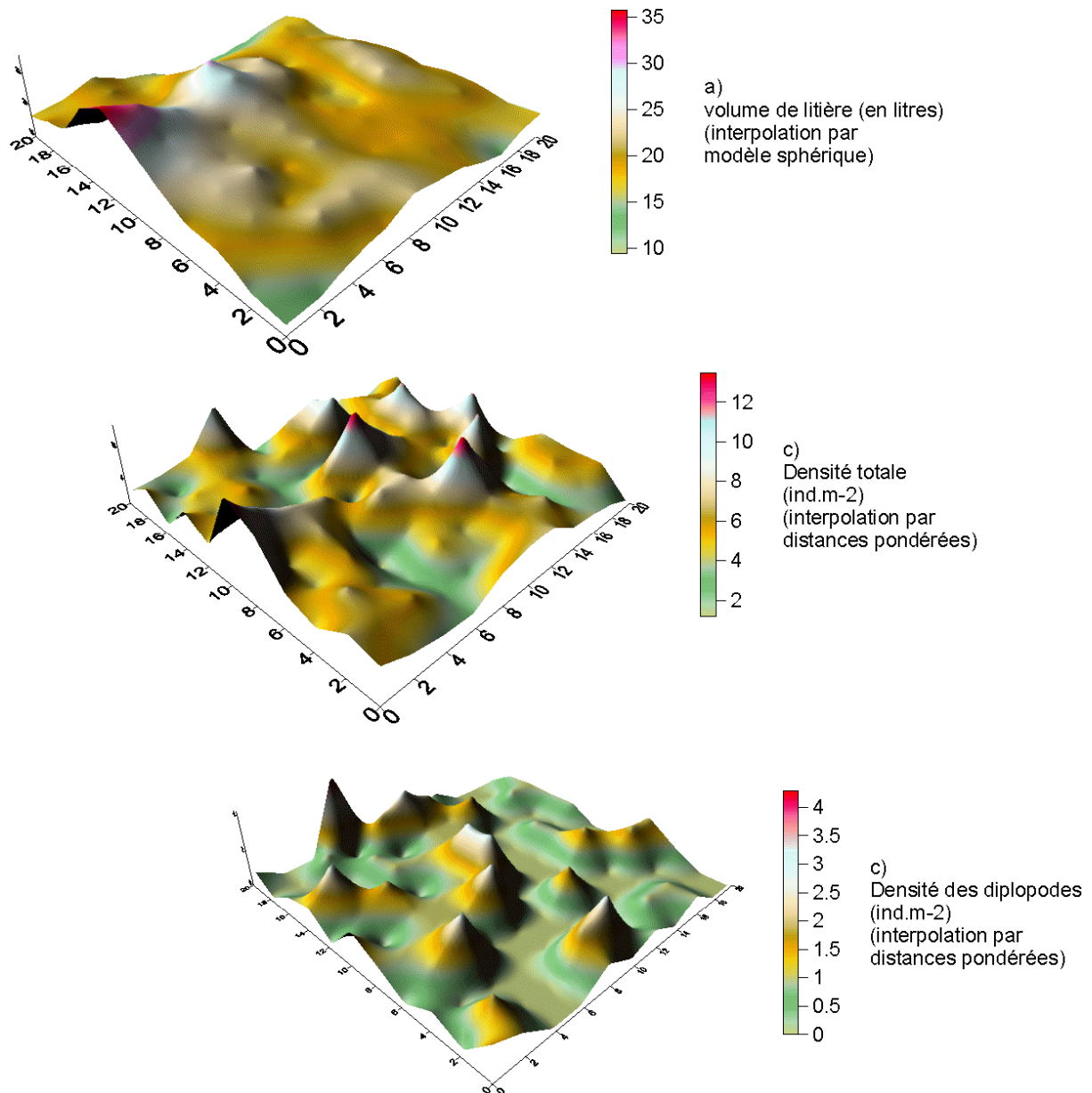


Figure 46: Distribution spatiale de la litière, de la densité totale d'invertébrés de litière et de diplopodes, dans le site n°2

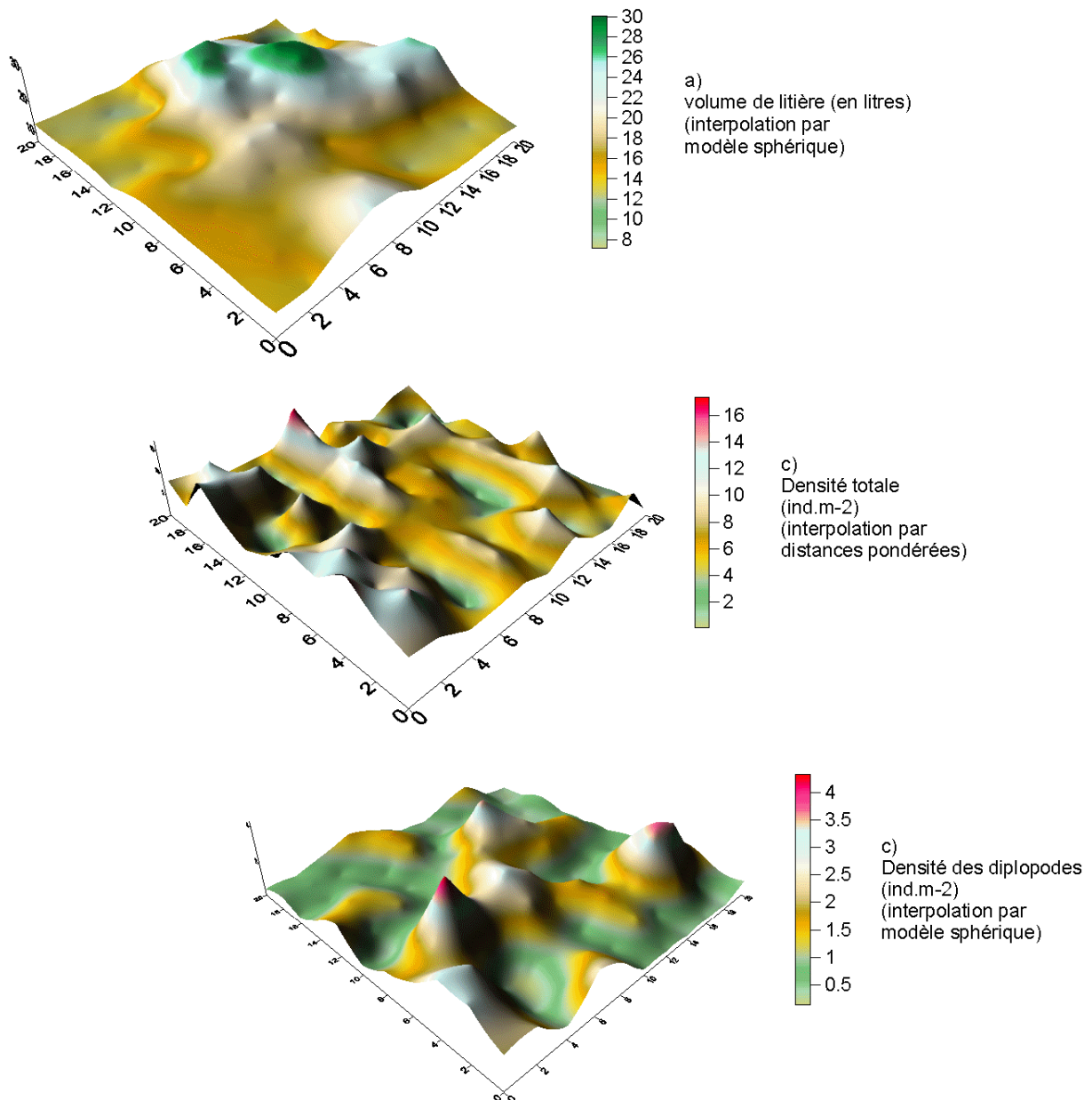


Figure 47 : Distribution spatiale de la litière, de la densité totale d'invertébrés de litière et de diplopodes, dans le site n°3

4.2.1.2.2 Relation entre le volume de litière et la densité de la faune

La corrélation entre la densité totale de faune de litière et le volume de litière est significative dans les sites n°1 et 2, mais pas dans le 3^{ème} (Tableau 20). Elle explique respectivement 23 et 7 % de la variance de la densité de la faune.

	n	r	r ²	t	p
carte 1					
Densité totale	121	0,48	0,23	6,02	<0,001 **
Densité en diplopodes	121	0,30	0,09	3,48	<0,001 **
carte 2					
Densité totale	121	0,27	0,07	3,01	<0,005 **
Densité en diplopodes	121	0,18	0,03	1,95	0,05
carte 3					
Densité totale	121	0,13	0,02	1,46	0,15
Densité en diplopodes	121	0,16	0,03	1,76	0,08

Tableau 20 : Corrélations entre le volume de litière, la densité totale et de diplopodes, en forêt

La corrélation entre la densité de diplopodes et le volume de litière est significative uniquement dans le site n°1 (Tableau 20). Elle n'explique cependant que 9 % de la variance.

Afin de prendre en compte la distribution spatiale des points d'échantillonnage, nous avons également réalisé des tests de Mantel contraints par les coordonnées géographiques des échantillons (tests de Mantel "partiel").

Ils montrent que dans le site n°1, même en enlevant la composante spatiale, la relation entre les variations de volume de litière et celle de la densité totale restent significatives ($r_M=0,22$, $p=0,001$, Tableau 21). En revanche dans les sites n°2 et 3, il n'y a pas de corrélation entre les matrices de distance basées sur le volume de litière et celles basées sur les différences de densité totale.

La relation entre les matrices de distance basées sur le volume de litière et la densité de diplopodes est significative au sein du site n°1 ($r_M=0,11$, $p=0,01$) mais pas dans les autres.

mesures de distances comparées	site n°1				site n°2				site n°3			
	densité totale		densité en diplopodes		densité totale		densité en diplopodes		densité totale		densité en diplopodes	
	r _M	p	r _M	p	r _M	p	r	p	r _M	p	r _M	p
densité totale vs. composante spatiale	0,008	0,41	-0,04	0,08	-0,05	0,059	-0,04	0,13	0,042	0,096	-0,02	0,33
volume de litière vs. composante spatiale	0,11	0,001	0,11	0,001	0,05	0,11	0,05	0,09	-0,057	0,041	-0,06	0,05
densité totale vs. volume de litière	0,22 *	0,001	0,11 *	0,01	0,03	0,261	0,01	0,38	0,006	0,43	-0,006	0,50
densité totale vs. volume de litières, avec composantes spatiales enlevées	0,217 *	0,002	0,12 *	0,008	0,03	0,266	0,011	0,36	0,008	0,37	-0,007	0,52

Tableau 21 : Coefficients de corrélation de Mantel partiel entre les matrices de distances basées sur le volume de litière, la densité totale de faune et la densité en diplopodes, en forêt

(Seuil de significativité corrigé de Bonferroni $p = 0,0017 (=0,05/3)$, 1000 permutations par test)

Enfin, nous avons regardé les valeurs individuelles des densités en fonction du volume de litière, afin de détecter des éventuelles relations non linéaires, qui ne seraient pas prises en compte par les coefficients de corrélations standard ou de Mantel (Figure 48).

Les densités totales minimales et maximales de la macrofaune de litière (Figure 48, lignes 1 et 2) augmentent clairement de manière linéaire en fonction du volume de litière. Cependant d'une part, la différence de pente entre ces 2 droites est très grande, et d'autre part, si la densité minimale augmente de 0 à 3 ind. m⁻², de manière continue en fonction du volume de litière, la densité maximale augmente jusqu'à 22 l. de litière par m², et vaut alors 17 ind.m⁻², puis diminue de manière quasi linéaire jusqu'au niveau de la densité minimale, pour 42 l. par m² de litière. Par ailleurs, au delà de 12 l. de litière par m², il y a obligatoirement au moins 1 individu par m². Dans l'ensemble, la relation entre la densité d'invertébrés de litière et le volume de litière prend une forme de cloche pleine, avec une base inclinée (trait en pointillé rouge Figure 48, a)

La densité maximale de diplopodes suit exactement la même tendance que la densité maximale totale de la faune de litière, avec une phase de croissance continue jusqu'à 21 l. de litière par m², puis rediminue jusqu'à atteindre la densité minimale. Cependant, à la différence de la densité totale, la densité minimale des diplopodes n'augmente pas en

fonction du volume de litière, et demeure à 0 ind.m⁻². Dans l'ensemble, la relation entre la densité de diplopodes et le volume de litière prend une forme de cloche pleine, avec une base horizontale (trait en pointillé rouge Figure 48, b).

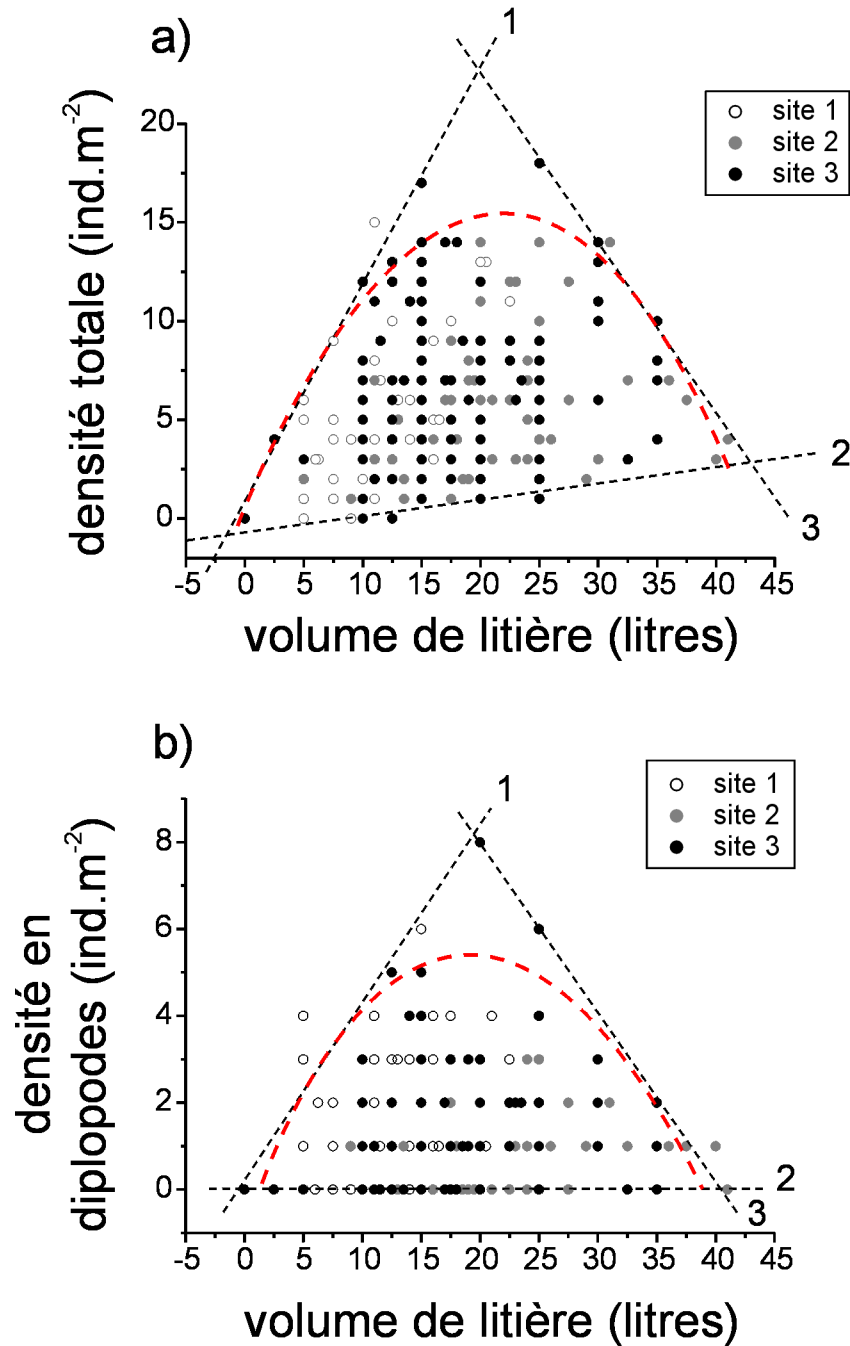


Figure 48 : Relations entre la densité des animaux de litière et le volume de litière au sol, dans les 3 sites étudiés

4.2.1.3 Discussion

Les données montrent clairement que le volume de litière varie spatialement de manière organisée en forêt, sur des distances allant de 2 à 10 mètres. Ceci implique que dans cet intervalle de distances, il y a une certaine autocorrélation du volume de litière entre points proches.

En revanche, la densité totale de la macrofaune de litière ne semble pas présenter de structure spatiale aux échelles étudiées. Ceci implique que les variations de densité peuvent être fortes et imprévisibles entre des points proches. Ce comportement peut signifier ou bien qu'il n'y a aucune organisation spatiale de la densité de la faune, ou bien qu'elle existe, mais à des échelles différentes de celles considérées dans cette étude. Il pourrait s'agir d'organisation à plus faible échelle (inférieure à 2 mètres), ou à plus grande échelle (supérieure à 15 mètres).

La densité en diplopodes présente une structure spatiale dans 2 des 3 sites étudiés, sur des distances de 2 à 5 mètres en moyenne, d'après les semi-variogrammes, et dans un seul site d'après les analyses SADIE. La structure spatiale est donc moins évidente que dans le cas du volume de litière. Les cartes de distribution spatiale montrent d'ailleurs que la variabilité locale peut être élevée.

Malheureusement il n'existe pas à notre connaissance d'étude des variations spatiales du volume ou de la biomasse de litière en forêt amazonienne. En Afrique, l'existence de structure spatiale de la distribution de la litière a déjà été montrée dans une forêt sénégalaise (Gourbière & Debouzie 1995). Il a également déjà été montré que les caractéristiques de l'humus, qui représente d'une certaine façon un stade ultime de la dégradation de la litière, peuvent varier de manière graduelle en fonction de la distance aux troncs d'arbre, en milieu tempéré (Deschaseaux & Ponge 2001). En milieu tropical les cycles de perte des feuilles des arbres sont très variables d'un arbre à l'autre (Puig 2001). Certains arbres perdent leurs feuilles essentiellement pendant une période précise, alors que d'autres les perdent de manière régulière au cours de l'année. D'autre part il n'y a pas de saison particulière où tous les arbres perdent leurs feuilles, même s'il est vrai que la chute est plus forte en saison des pluies. Ceci signifie que l'apport en feuilles est continu le long de l'année. De surcroît, les arbres sont présents à forte densité, et présentent des statures très variables, depuis l'arbuste jusqu'aux arbres géants, tel *Bertholletia excelsa* (châtaigner du Brésil), si bien que la végétation est organisée en

de nombreuses strates verticales, qui sont autant de sources possibles de feuilles. L'organisation de la végétation y est donc très complexe, ainsi que celle de la litière (Leroy et al. 1992).

En revanche, il existe un certain nombre d'études sur les variations spatiales de la macrofaune du sol, mais principalement en pâturages tropicaux ou tempérés, et ne concernent jamais la faune de litière même (Decaëns & Rossi 2001; Jimenez et al. 2001; Rossi & Lavelle 1998; Rossi et al. 1997). Ces études montrent que la macrofaune du sol peut présenter des structures spatiales sur des distances allant de 10 à 50 mètres, et que dans certains cas, elles pouvaient être stables dans le temps. D'autre part, s'il peut il y avoir une relation entre la distribution spatiale des propriétés physicochimiques du sol et la macrofaune du sol (Nuutinen et al. 1998; Phillipson et al. 1976), ce n'est pas toujours le cas (Rossi et al. 1997; Fromm et al. 1993). Dans le cas de la macrofaune de litière, la quantité et la qualité de la litière, sont probablement plus importantes pour la faune que les propriétés du sol, du fait de son rôle trophique ainsi que de source d'habitats (Hansen & Coleman 1998 ; Loranger et al. 2002). La composition chimique des feuilles peut être très différente d'une espèce, à l'autre, ainsi que son aptitude à la décomposition par les micro organismes (Zimmer 2002). Or il est supposé que la plupart des organismes de la litière, et du sol de façon plus générale, ne peuvent attaquer la matière organique morte qu'à certains stages de dégradation de la litière, du fait de sa haute teneur en composés difficilement dégradable, et de potentiels enzymatiques spécialisés de la plupart des groupes (cf. par ex. : Caner et al. 2004 et Van Wensen et al. 1993). Cet état de fait suggère que la litière ne peut être entièrement dégradée que par le rassemblement d'un cortège important d'organismes, depuis la macrofaune jusqu'à la microflore, en passant par la mésofaune, agissant chacun à des points précis dans le processus de dégradation (cf. par ex. Tian et al. 1995 ; Bonkowski et al. 1998).

Les corrélations simples et de Mantel suggèrent une certaine relation, bien que faible. La visualisation des données montre que les densités totales de macrofaune de litière, ainsi que celles des diplopodes, présentent une certaine dépendance, mais plus complexe qu'une simple relation linéaire. Qu'il s'agisse de la densité totale de la macrofaune, ou de celle des diplopodes, celles-ci sont généralement maximales pour des volumes de litière intermédiaires (autour de 20 l. par m²). Lorsque le volume de litière se rapproche des extrêmes de son intervalle de valeurs, que ce soit vers les

valeurs faibles ou fortes, les densités de faune sont plus faibles, et sont généralement plus élevées que pour des volumes de litière intermédiaires. Cependant cela ne signifie pas qu'à volume de litière intermédiaire, la densité de faune soit obligatoirement plus élevée. D'autre part, les densités maximales de macrofaune sont généralement atteintes pour des valeurs intermédiaires de volume de litière. D'un point de vue pratique, dans un endroit donné, il faut qu'il y ait un minimum de litière pour qu'il y ait des animaux, mais en pas en excès. Cependant la présence de litière ne garantie pas de trouver des animaux. Il a déjà été montré que la quantité de litière et la densité de la macrofaune du sol pouvaient être très corrélées (Németh & Herrera 1982; Vohland & Schroth 1999), mais plusieurs études précédentes suggèrent que la qualité, c'est à dire les propriétés chimiques, de la litière, ou du sol, sont plus importantes que sa quantité, pour la macrofaune du sol (Gonzalez & Zou 1999; Phillipson et al. 1976).

4.2.2 Relations entre la diversité, la quantité de litière et la richesse spécifique de la faune, en forêt et jachère

La relation entre la diversité de la végétation et de la faune du sol occupe une place importante dans l'écologie des sols, du fait de ses implications dans les relations entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes (cf. introduction de la thèse). Ces relations ont déjà été formalisées d'un point de vue théorique, mais les données expérimentales permettant de les vérifier sont encore rares. Afin d'alimenter ce débat ("above ground – below ground relationships", ou "ag-bg"), nous avons étudié la relation entre la diversité de la faune et la quantité / diversité de la litière en forêt et jachère.

4.2.2.1 Matériel et méthode

Les points d'échantillonnage correspondent à ceux utilisés dans le chapitre 3.3 (p.60) afin d'étudier l'effet de l'occupation du sol sur la macrofaune. Au sein de 11 de ces transects, 6 de forêt, 5 de jachère, la litière a été prélevée en plus de la macrofaune du sol, au dessus de chacun des points échantillonnés (78 points, quelques échantillons de litière ayant été perdus). La litière a ensuite été lavée et séparée en feuilles, bouts de bois et racines, puis séchée et pesée. Les feuilles ont été identifiées à l'espèce. Au sein de ces transects, 8 (6 en forêt, 2 en jachère) ont été l'objet d'un suivi de la chute de litière pendant 2 mois (mai et juin). Au niveau de chaque transect la litière tombée au sol a été récoltée hebdomadairement sur 10 placettes de 1m². Par ailleurs, une étude de la diversité de la végétation a été réalisée sur ces même transects (Silva et al. 2004). La composition et la richesse spécifique de la végétation ont été déterminées autour des points d'échantillonnage de la macrofaune, sur une surface de 10 x 50 m. Nous avons réutilisé ces données afin de les coupler avec celle de richesse spécifique de la macrofaune par transect.

4.2.2.2 Analyses statistiques

Les relations entre la macrofaune de litière et la litière ont été étudiées en confrontant la richesse spécifique de la faune avec la biomasse et la richesse spécifique des feuilles de litière par point de collecte.

Les différences de richesse en macrofaune ou en litière entre forêt et jachère ont été analysées par test t pour échantillons indépendants. Ensuite, les relations entre macrofaune et litière ont été étudiées en 2 étapes. En premier lieu une analyse de covariance avec interactions ("ANCOVA"), a été réalisée afin de tester l'existence d'un effet litière sur la faune, et de tester si l'effet litière était différent selon le milieu. Ensuite les relations faune – litière significatives ont été caractérisées par régressions linéaires simples entre la richesse spécifique de la faune et la richesse spécifique ou la biomasse de la litière. Certains échantillons de litière ayant été perdus après la phase d'identification des feuilles, certaines données de biomasses ont été manquantes, nous avons réalisé les analyses séparément pour chaque effet de la litière. Les analyses ont été effectuées avec les modules "comparaison de moyennes", "GLM" et "régression linéaire" de SPSS.

4.2.2.3 Résultats

4.2.2.3.1 Différences entre forêt et jachère

La richesse spécifique de la macrofaune est plus élevée en forêt ($R=15,2$ espèces par point, Tableau 22) qu'en jachère ($R=11,7$ espèces par point) sur les points considérés (ce n'est pas le cas lorsque l'on prend en compte toutes les données, cf. chapitre 3.3 (p.60)). La diversité moyenne de la litière est du même ordre de grandeur que celle de la macrofaune, avec 18,0 espèces par point en forêt et 12,1 en jachère (Tableau 22). La biomasse sèche de feuilles est très similaire entre forêt et jachère, et s'élève respectivement à 193,7 et 196 g.m^{-2} . La biomasse en bois mort n'est pas différente entre forêt et jachère. Elle vaut 689,2 g.m^{-2} en forêt, et 848,9 en jachère. La biomasse de racines fines ne présente pas non plus de différence significative, bien que la moyenne soit 2 fois plus élevée en jachère ($\text{bm}=14,1$ contre 29,6 g.m^{-2}). La densité en turricules est identique entre forêt (35,3 ind.m^{-2}) et jachère (35,2 ind.m^{-2}).

variable	moyenne en forêt		moyenne en jachère		t	dl	p
richesse spécifique de la macrofaune	15,2	(13,5)	11,7	(13,8)	2,8	65	0,007 *
richesse spécifique de la litière	18,0	(13,5)	12,1	(17,9)	4,3	65	<0,001 *
biomasse des feuilles (g.m^{-2})	193,7	(19,6)	196	(30,5)	-0,06	51	0,95
biomasse du bois (g.m^{-2})	689,2	(166,7)	848,9	(309,5)	-0,5	64	0,63
biomasse de racines (g.m^{-2})	14,1	(3,0)	29,6	(9,8)	-1,1	64	0,28
densité en turricules (ind.m^{-2})	35,3	(5,6)	35,2	(16,5)	0,006	47	0,99

Tableau 22 : Différences entre forêt et jachère lors de l'échantillonnage de la faune

(Tests t, biomasses sèches, $\alpha=0,05$)

La chute en feuilles est équivalente entre les forêts et jachère. En forêt elle vaut $88,4 \text{ g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ et $117,5 \text{ g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ en jachère. La chute de bois mort est plus élevée en jachère ($350 \text{ g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$) qu'en forêt ($98,4 \text{ g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$, Tableau 23). La production de turricules en biomasse est équivalente entre forêt et jachère, et vaut respectivement $470 \text{ g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$ et $572 \text{ g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$. La production en nombre de turricules est plus élevée en jachère ($24 \text{ g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$) qu'en forêt ($13,5 \text{ g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$).

variable	moyenne forêt	moyenne jachère	t-value	df	p
biomasse de feuilles ($\text{g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$)	88,30 (6,6)	117,50 (11,5)	-1,76	65	0,08
biomasse de bois ($\text{g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$)	98,43 (17,8)	350,30 (222,3)	-2,52	64	0,01 *
biomasse de turricules ($\text{g.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$)	470,71 (78,4)	572,60 (142,2)	-0,54	60	0,59
densité de turricules ($\text{ind.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$)	13,50 (1,5)	24,20 (9,6)	-2,00	60	0,05 (*)

Tableau 23 : Différences de productivité entre forêt et jachère

(Tests t, $p=0,05$, moyennes mensuelles sur 2 mois, biomasses sèches, $\alpha=0,05$)

4.2.2.3.2 Relation entre la richesse spécifique de la végétation et de la macrofaune du sol, au niveau du transect

La richesse spécifique de la macrofaune au niveau du transect n'est pas influencée par la richesse spécifique de la végétation, ni par le type de milieu, ni par l'interaction milieu x richesse spécifique de la végétation (Tableau 24).

facteur	richesse spécifique en arbres			richesse spécifique en arbustes (<2m)			richesse spécifique de la végétation totale		
	F	p		F	p		F	p	
milieu	0,17	0,69	<i>n.s.</i>	0,11	0,74	<i>n.s.</i>	0,02	0,90	<i>n.s.</i>
richesse spécifique	1,72	0,22	<i>n.s.</i>	0,32	0,58	<i>n.s.</i>	1,45	0,26	<i>n.s.</i>
milieu x richesse spécifique	0,43	0,53	<i>n.s.</i>	0,80	0,39	<i>n.s.</i>	0,23	0,64	<i>n.s.</i>

Tableau 24 : Résumé de l'effet du milieu et de la richesse spécifique de la végétation sur la richesse spécifique de la macrofaune du sol par transect

(ANCOVA avec interaction, $\alpha=0,05$)

La richesse spécifique de la macrofaune par transect n'est pas du tout corrélée avec celle de la végétation, quelle que soit la strate de végétation ou le groupe faunistique que l'on considère (Tableau 25).

groupe	richesse spécifique en arbres			richesse spécifique en arbustes (<2m)			richesse spécifique de la végétation totale		
	r	p		r	p		r	p	
Termites	0,32	0,28	<i>n.s.</i>	-0,11	0,71	<i>n.s.</i>	0,21	0,50	<i>n.s.</i>
Fourmis	-0,16	0,60	<i>n.s.</i>	-0,51	0,08	<i>n.s.</i>	-0,53	0,06	<i>n.s.</i>
Vers de terre	0,15	0,62	<i>n.s.</i>	-0,23	0,44	<i>n.s.</i>	-0,06	0,86	<i>n.s.</i>
Coléoptères	0,08	0,79	<i>n.s.</i>	0,22	0,48	<i>n.s.</i>	0,31	0,30	<i>n.s.</i>
Araignées	0,27	0,38	<i>n.s.</i>	-0,20	0,51	<i>n.s.</i>	0,09	0,76	<i>n.s.</i>
Chilopodes	0,09	0,76	<i>n.s.</i>	-0,50	0,08	<i>n.s.</i>	-0,25	0,41	<i>n.s.</i>
Diplopodes	-0,37	0,21	<i>n.s.</i>	0,31	0,30	<i>n.s.</i>	-0,11	0,71	<i>n.s.</i>
Blattes	0,21	0,49	<i>n.s.</i>	-0,22	0,47	<i>n.s.</i>	-0,16	0,60	<i>n.s.</i>
Hémiptères	-0,19	0,53	<i>n.s.</i>	-0,18	0,56	<i>n.s.</i>	-0,35	0,24	<i>n.s.</i>
Cloportes	0,20	0,52	<i>n.s.</i>	0,04	0,89	<i>n.s.</i>	0,05	0,88	<i>n.s.</i>
Larves	0,34	0,26	<i>n.s.</i>	-0,40	0,18	<i>n.s.</i>	0,04	0,89	<i>n.s.</i>
Total	0,19	0,54	<i>n.s.</i>	-0,33	0,27	<i>n.s.</i>	-0,09	0,77	<i>n.s.</i>

Tableau 25 : Corrélations entre la richesse spécifique de la macrofaune et de la végétation au niveau du transect, en forêt et jachère

4.2.2.3.3 Relations entre la macrofaune du sol et la litière

L'effet milieu ("forêt" ou "jachère") sur la richesse spécifique de la macrofaune n'est pas significatif lorsque l'effet de la richesse spécifique ou de la biomasse de la litière est pris en compte ($F=0,1$, $p=0,75$, et $F=2,68$, $p=0,11$ respectivement, Tableau 26). L'effet diversité de litière sur la richesse de la macrofaune, lorsque l'effet milieu est enlevé, est très significatif ($F=11,1$, $p=0,001$). En revanche la biomasse de la litière n'influence pas de manière significative la richesse spécifique de la faune, lorsque l'effet milieu est contrôlé ($F=0,8$, $p=0,38$). Il n'y a aucune interaction entre l'effet milieu et l'effet diversité de la litière, sur la richesse spécifique de la macrofaune, que l'on considère la biomasse ou la richesse spécifique de la litière.

a) effet	SCEm	F	p
effet milieu	2,19	0,10	0,75
effet diversité litière	243,55	11,13	0,001 *
interaction milieu * diversité litière	0,31	0,01	0,9

b) effet	SCEm	F	p
effet milieu	56,9	2,68	0,11
effet biomasse litière	16,9	0,79	0,38
interaction milieu * biomasse litière	34	1,6	0,21

Tableau 26 : Tests des effets de la litière sur la macrofaune, en forêt

(Effet de la richesse spécifique **a**) et de la biomasse **b**) de la litière (feuilles uniquement) sur la richesse spécifique de la macrofaune, ANCOVA avec interactions, $\alpha=0,05$)

Ceci signifie que l'influence de la richesse spécifique de la litière sur la richesse spécifique de la macrofaune du sol est la même que l'on soit en forêt ou en jachère. La richesse spécifique de la macrofaune augmente de 1 espèce pour 0,45 espèce de feuilles (Tableau 27, Figure 49).

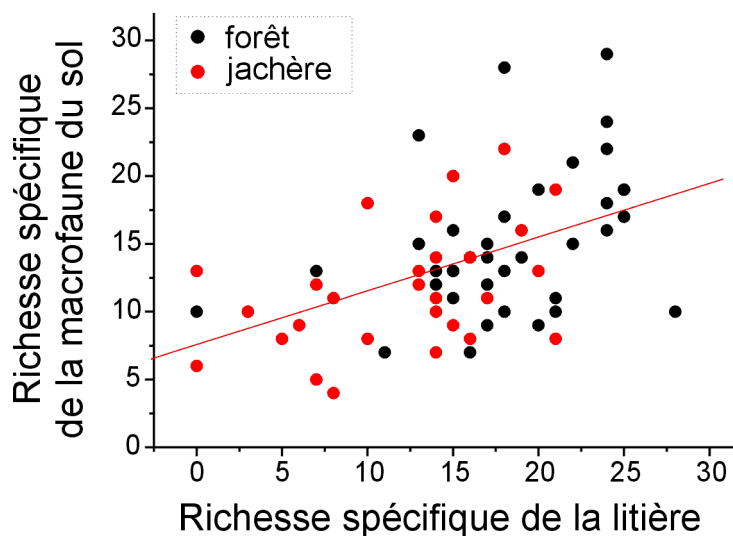


Figure 49 : Relation entre la richesse spécifique de la litière et de la macrofaune du sol

équation de régression	r	r ²	F	P
div MF = 7,6 + 0,40 . div feuilles	0,45	0,20	16,69	< 0,001 *

Tableau 27 : Equation de régression entre la richesse spécifique de la faune et la litière, $\alpha=0,05$

L'analyse groupe par groupe montre que les richesses spécifiques des fourmis, des coléoptères, des diplopodes, des cloportes et des larves sont positivement corrélées avec celle la litière (Tableau 28). Cependant la variance expliquée est toujours inférieure à 13 %, valeur maximale atteinte pour les fourmis.

La richesse spécifique des hémiptères et des cloportes est significativement corrélée avec la biomasse sèche de la litière (Tableau 29). Aucun autre groupe ne présente de corrélation significative avec la biomasse de litière, et certaines relations sont mêmes négatives, mais non significatives (termites, araignées et blattes).

groupe	beta	r²	F	p
Termites	0,03	0,00	0,06	0,81
Fourmis	0,36	0,13	9,49	< 0,005 *
Vers	0,04	0,00	0,11	0,74
Coléoptères	0,31	0,09	6,81	0,01 *
Araignées	0,22	0,05	3,41	0,07
Chilopodes	0,22	0,05	3,19	0,08
Diplopodes	0,26	0,07	4,82	0,03 *
Blattes	0,16	0,03	1,73	0,19
Hemiptères	0,23	0,05	3,64	0,06
Cloportes	0,27	0,07	5,07	0,03 *
Larves	0,26	0,07	4,78	0,03 *
Total	0,45	0,20	16,69	< 0,001 *

Tableau 28: Résumé des régressions linéaires entre la richesse spécifique de la litière et celle de la macrofaune du sol, $\alpha=0,05$

groupe	beta	r²	F	p
Termites	-0,08	0,01	0,37	0,55
Fourmis	0,01	0,00	0,00	0,95
Vers	0,03	0,00	0,06	0,81
Coléoptères	0,10	0,01	0,58	0,45
Araignées	-0,03	0,00	0,05	0,82
Chilopodes	0,16	0,03	1,34	0,25
Diplopodes	0,04	0,00	0,10	0,75
Blattes	-0,10	0,01	0,55	0,46
Hemiptères	0,30	0,09	4,99	0,03 *
Cloportes	0,29	0,08	4,70	0,03 *
Larves	0,12	0,02	0,83	0,37
Total	0,21	0,04	2,39	0,13

Tableau 29 : Résumé des régressions linéaires entre la biomasse sèche de la litière et celle de la macrofaune du sol, $\alpha=0,05$

Au sein des points d'échantillonnage présentant une richesse spécifique de la macrofaune élevée, 5 espèces de feuilles sont plus particulièrement présentes que dans les points ayant une faune moins diverse (Figure 50). Il s'agit des feuilles d'une plante lianescente (*Bauhinia acreana* Harms, dit "capabodge" localement), de 2 espèces de laurier (*Lauraceae*, *Ocotea caudata* Mez et *Ocotea* sp.), ainsi que de 2 espèces d'arbuste fort répandues et non identifiées actuellement, connus localement sous le nom de "birou de breijo" et "gogo de guariba"

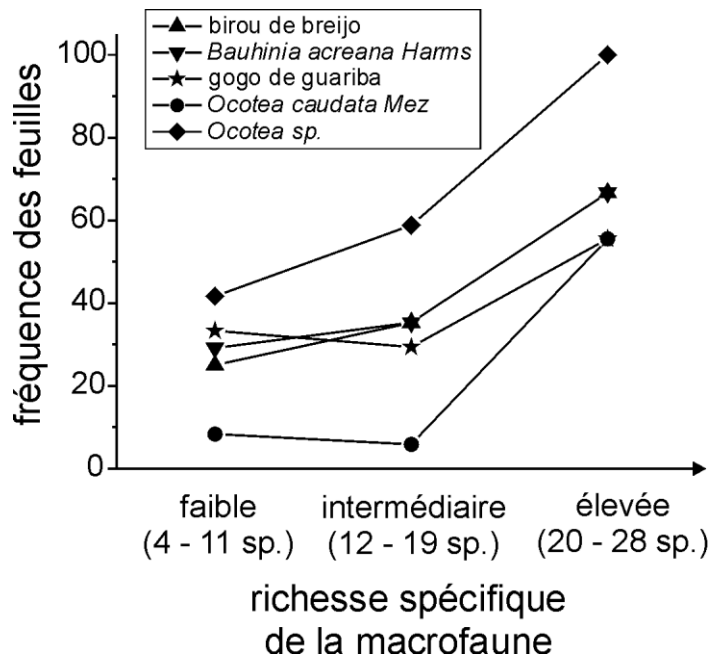


Figure 50 : Espèces végétales plus fréquentes dans les points d'échantillonnage avec forte richesse spécifique de la macrofaune que dans les points avec faible richesse spécifique

Par ailleurs aucune espèce végétale n'était plus fréquente dans les milieux à richesse spécifique de macrofaune faible que dans les endroits à richesse spécifique de macrofaune forte.

4.2.2.4 Discussion

Les résultats suggèrent que les forêts et la jachère ne se différencient pas autant que ce que l'on aurait pu attendre, tant au point de vue végétale que du point de la faune du sol. La richesse spécifique de la litière et la productivité y sont comparables. La richesse spécifique de la faune n'est pas différente lorsque l'on considère toutes les données disponibles (Chapitre 3.2.1 p.54), ou lorsque l'on ne considère que les données de cette étude, en prenant en compte l'effet richesse spécifique de la litière.

La richesse spécifique de la macrofaune du sol n'est pas du tout corrélée avec celle de la végétation, au niveau du transect. En revanche la richesse spécifique totale de la litière, (mais pas la biomasse), est corrélée avec la richesse spécifique de la macrofaune du sol, au niveau du point d'échantillonnage. Les richesses spécifiques de plusieurs groupes qui ne se nourrissent pas nécessairement de dérivés de végétaux sont corrélées avec la richesse spécifique de la litière (fourmis, coléoptères, diplopodes, cloportes et larves). Ceci conforte la théorie de la diversité emboîtée, qui prédit que la diversité d'un groupe est influencée par celle des groupes intervenant plus en amont dans la chaîne de décomposition de la matière organique (Lavelle 1987 ; Hooper et al. 2000 ; Miyashita et al. 2003). Une telle corrélation a déjà été observée dans plusieurs études, en particulier avec les araignées (Baldissera et al. 2004), avec des communautés entières d'insectes (Murdoch et al. 1972 ; Haddad et al. 2001 ; Andow 1991), en microcosmes (Naeem et al. 1995 ; Hansen & Coleman 1998) ou en milieu naturel (Siemann 1998 ; Siemann et al. 1998 ; Southwood et al. 1979), mais jamais sur la macrofaune du sol. Ces résultats sont d'autant plus remarquables qu'il s'agit de relations majoritairement indirectes, étant donné que la nourriture assimilée par la macrofaune du sol, c'est à dire la partie organique du sol, a été préalablement transformée par de nombreux autres organismes, essentiellement de plus petite taille. Malgré ces étapes intermédiaires, nous trouvons une relation significative entre la richesse spécifique de la litière et celle de la macrofaune du sol. Ceci suggère qu'il existe une relation très forte, et dans une certaine mesure, un peu inattendue, entre ces 2 grandeurs. Les mécanismes potentiellement responsables de ce type de relation ont été recensés (Hooper et al. 2000), et font majoritairement intervenir l'idée que la diversité de la litière augmente l'hétérogénéité des ressources disponibles aussi bien en termes de nourriture que d'habitat, dans le

temps et dans l'espace (Bardgett et al. 1998). Cette théorie repose fortement sur l'hypothèse que les animaux présentent des niches écologiques ou des régimes alimentaires très différenciés et spécifiques, ou que la compétition interspécifique est très faible dans le sol. Ces hypothèses semblent plausibles d'après certaines études qui montrent que les insectes herbivores épigés (et donc pas du sol), présentent des régimes alimentaires très spécialisés par espèces de plantes (Basset et al. 2001 ; Barone 1998). Cependant une telle spécificité n'a pas encore été démontrée sur la macrofaune du sol, bien que certaines études le suggèrent (Van Wensen et al. 1993 ; Taylor 1982 ; Byzov et al. 1998), et pourrait être évaluée avec les techniques de description des profils enzymatiques, comme celles utilisées dans le chapitre 3.4.2 (p.80). Notons d'autre part que plusieurs études montrent que les relations de mutualisme ou au moins de complémentarité fonctionnelle, semblent être très développées dans le sol (Tian et al. 1995 ; Lavelle 1986 ; Bonkowski et al. 1998 ; Naeem et al. 1995).

Par ailleurs la biomasse de la litière n'est corrélée significativement qu'avec la richesse spécifique des cloportes et des hémiptères, organismes par excellence se nourrissant de matière végétale. Dans plusieurs études, dont celle du chapitre précédent, l'importance de la quantité de litière apparaît comme secondaire pour la macrofaune du sol (Phillipson et al. 1976 ; Sanchez-de Leon & Zou 2004; Gonzalez & Zou 1999) ou la mésofaune (Salamon et al. 2004). Ce peu de relation entre la biomasse de la litière et la richesse spécifique de macrofaune du sol renforce d'autant plus la relation observée entre les deux diversités.

Il faut noter cependant qu'au sein des points d'échantillonnage présentant une plus forte richesse spécifique de la macrofaune du sol, 5 espèces de feuilles étaient plus fréquentes qu'au sein des points présentant une richesse spécifique plus faible. De ce fait, l'influence de ces espèces ne peut-être strictement isolée de l'effet diversité (Huston 1997), et peut constituer un fameux "sampling effect", qui a généré tant de controverses dans le débat sur les relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (Hector 1998 ; Tilman 1997; Van der Heidjen 1999 ; Wardle 1999). Pour confirmer nos résultats, qui ne sont que préliminaires, il faudrait donc évaluer l'influence de ces 5 espèces de feuilles. Au Costa Rica, une influence négative d'un autre type de feuille a

été signalée sur les vers de terre (Gonzalez & Zou 1999) , si bien que nous ne pouvons négliger cet aspect. Aucune des 5 plantes en question n'est connue pour des effets particulier sur la faune, ou comme plante médicinale, qui pourrait contenir des agents chimiques particuliers. Notons cependant que 2 des espèces appartiennent à la famille des Lauraceae (lauriers) qui comporte de nombreuses espèces aromatiques.

5 Effet de la diversité de la végétation sur la macrofaune : expérimentations

Nous avons vu au chapitre précédent que la richesse spécifique de la macrofaune du sol était corrélée de manière significative avec celle de la litière, en forêt et jachère. Ce résultat nous est apparu assez remarquable pour être étudié plus en détail par des expérimentations.

Pour ce faire, nous avons mené deux expérimentations sur des animaux dont les activités enzymatiques ont été étudiées au chapitre 3.4.2 p.80. La première a consisté à nourrir des diplopodes d'une espèce ("grand blanc") avec des litières de diversité croissante. Dans une deuxième expérience, des vers de terre endogé, spécialistes des pâturages, ont été inoculés dans des mésocosmes avec une diversité croissante de plante. Dans les deux expériences nous avons regardé l'effet du traitement sur la mortalité des individus et la quantité de structures biogéniques produites (pelotes fécales ou turricules).

5.1 Effet de la diversité de la litière sur les diplopodes

5.1.1 Matériel et méthode

Cette expérimentation a été menée pendant 60 jours, de mars à juin 2003, en début de saison sèche. Les diplopodes ont été nourris avec des litières contenant des feuilles d'une à trois espèces d'arbre. Ils ont été récoltés en 2 jours et font partie de l'ordre des Glomeridae. Après une semaine d'élevage, les individus juvéniles les plus vigoureux ont été sélectionnés, et répartis entre traitement de litière de manière à avoir des individus de chaque taille dans chaque traitement. Pour chaque traitement de litière, 10 individus ont été placés et nourris dans 10 boîtes de plastique translucides différentes, fermées par un couvercle percé de trous (dimensions des boîtes : 15x15x6 cm). Les individus ont été mis à jeûne pendant 7 jours avant le début de l'expérience, afin d'éliminer les éventuels biais dus à la nourriture consommée antérieurement. Dix jours après le début de l'expérimentation, les diplopodes ont été mis à jeûne pour 3 jours afin d'étudier la réponse des diplopodes par rapport à cette perturbation, en fonction de la diversité de la litière qui leur était offerte. Les boîtes ont été humidifiées régulièrement de manière à maintenir une certaine humidité à l'intérieur des boîtes. Les boîtes ont été vérifiées tous les jours à 8 heures du matin. Les pelotes ont alors été comptées et enlevées des boîtes, afin de les soumettre à une analyse par la NIRS (Near Infrared Reflectance Spectroscopy).

Des litières de 3 niveaux de diversité ont été utilisées pour l'expérimentation : 1, 2 ou 3 espèces de feuilles. Les feuilles utilisées appartenaient aux espèces suivantes : *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) K. Schum. (Cupuaçu), *Bertholletia Excelsa* (Castanha do para), et une espèce non identifiée appelée localement "barote". Les feuilles ont été récoltées en forêt, sur le sol. Seules les feuilles non encore attaquées par des animaux, et ne présentant aucun champignon apparent, ont été sélectionnées. Toutes les combinaisons d'espèces ont été utilisées pour l'expérimentation, soit : A, B, C, AB, AC, BC, ABC, avec 10 répétitions par combinaison, afin de prendre en compte les éventuels biais dus à l'effet d'une plante particulière (Huston 1997). Pour chaque traitement, 10 g de feuille (biomasse sèche) ont été attribués, et répartis équitablement

entre les espèces de feuille. Les nervures principales ont été enlevées au préalable. Les feuilles ont été changées 2 fois sur la durée de l'expérience.

Afin d'analyser les échantillons par la méthode de la NIRS, nous avons préalablement séché à l'étuve les pelotes fécales, puis les avons tamisées à 1mm. Les pelotes ont été enfin resséchées la nuit précédant les analyses, afin d'homogénéiser l'humidité entre les différents échantillons. La NIRS permet de caractériser un échantillon en faisant un spectre qui traduit sa composition en liaisons chimiques (Joffre et al. 1992 ; Gillon & David 2001). Chaque type de liaison chimique renvoie les infrarouges dans une gamme de longueur précise, avec une intensité précise, ce qui permet l'obtention d'un spectre de réflectance à la fois qualitatif et quantitatif. Cependant pris tel quel, le spectre ne donne pas d'information sur la nature des liaisons présentes. Pour cela il faut établir la relation entre le spectre et le type de liaison cherchée en étalonnant un modèle à partir d'échantillons de composition connue.

5.1.1.1 Analyses statistiques

L'effet du niveau de diversité de la litière sur les taux de mortalité et de mue a été testé par test de χ^2 entre les fréquences observées et une distribution théorique où il n'y aurait aucun effet des traitements, avec $p=0,05$.

L'effet du niveau de diversité sur la production de structures biogéniques a été testé par ANOVA à un facteur, à mesures répétées. Les spectres NIRS ont été étudiés après discrétisation du spectre en 25 classes de longueur d'onde. Parmi celles - ci, les 7 les moins corrélées ont été utilisées pour faire une ordination par ACP.

5.1.2 Résultats

5.1.2.1 Taux de survie et taux de mue

La litière n'a pas d'effet significatif sur le taux de mortalité, ni sur celui des taux de mue des diplopoies. Dans les litières avec une seule espèce de feuille, la mortalité est de 32 %, dans celle à 2 espèces de feuilles elle est de 36%, et dans les litières avec toutes les espèces (3 espèces), elle est de 40 % (Tableau 30).

L'identité des feuilles n'a pas d'effet sur le taux de mortalité et sur le taux de mue des diplopoies. Lorsque l'on considère l'effet de la feuille A indépendamment du niveau de litière respectif, le taux de mortalité est de 35%, avec la feuille B elle est de 37%, et avec la feuille C elle est de 36%.

diversité de la litière	taux de mortalité	taux de mue	feuilles présentes	taux de mortalité	taux de mue
1	0,32	0,24	A	0,35	0,28
2	0,36	0,32	B	0,37	0,29
3	0,40	0,20	C	0,36	0,24
chi2	0,009 n.s.	0,031 n.s.		< 0,001 n.s	0,003 n.s.

Tableau 30 : Taux de mortalité et de mue des diplopoies en fonction du traitement de litière

(Individus n'ayant pas subi de mue, $\alpha=0,05$)

Avec une espèce de feuille, le taux de mue est 24%, avec 2 espèces il est de 32%, avec 3 espèces, il est de 20%.

Dans les litières où la feuille A est présente, le taux de mue est de 28%, dans celles avec la feuille B il est de 29%, dans celles avec la feuille C, il est de 24%, lorsque l'on considère les litières avec tous les niveaux de diversité.

5.1.2.2 Productivité en structures biogéniques (pelotes fécales) par les diplopodes

La quantité de pelotes produites par jour par individu croît pendant les 5 premiers jours, quel que soit le traitement, et la production n'est pas différente selon le niveau de diversité de la litière. La production journalière atteint jusqu'à 18 (n sp = 1 et 3) et 26 (n sp = 3) pelotes par individu par jour.

La production de pelotes fécales diminue sensiblement entre le 6 et le 10^{ème} jours, en réponse à la mise à jeûne. Elle atteint 1 crotte par jour le 10^{ème} jour, quelque soit le niveau de diversité de la litière.

Après le 10^{ème} jour, les productions en pelotes augmentent, suite à la remise de nourriture. Elles atteignent toutes la productivité maximale de l'expérimentation entre le 12^{ème} ou 15^{ème} jour, quelle que soit la diversité en feuille de la litière, et est alors de 40 à 43 pelotes par jour par individu en moyenne.

Après ce pic, la productivité chute brusquement à 20 pelotes par jour par individu en moyenne le 16^{ème} jour, quel que soit le niveau de diversité de la litière.

Après le 16^{ème} jour la productivité en pelotes fécales diminue lentement jusqu'à la fin de l'expérimentation, et vaut alors 2 à 7 pelotes par jour. Pendant cet intervalle de temps, aucune différence de productivité n'est significative entre les différents niveaux de litière.

Dans l'ensemble les productivités sont très similaires entre niveau de diversité de litière jusqu'au 15^{ème} jour, puis elles présentent des variations indépendantes.

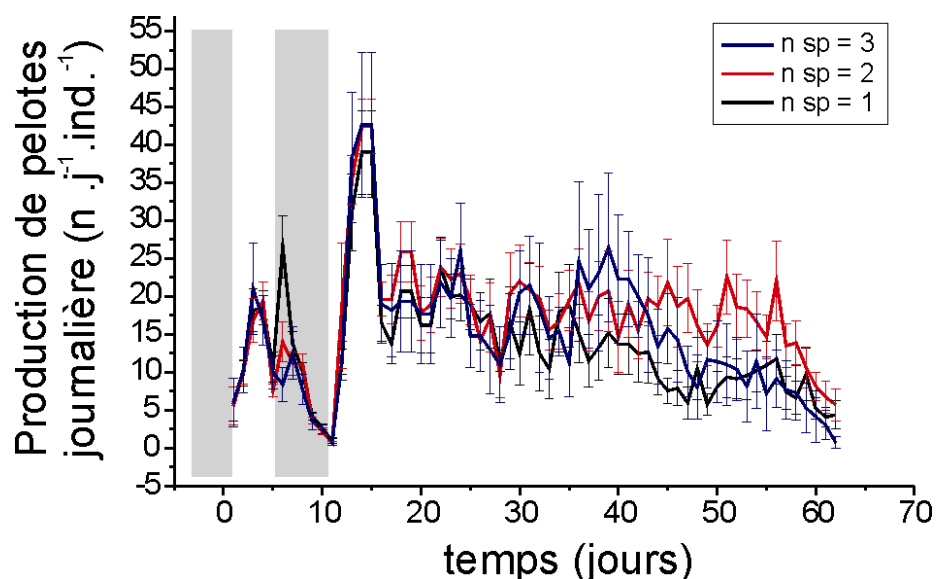


Figure 51 : Evolution de la production journalière de pelotes fécales pendant l'expérimentation

(Les 2 barres grises indiquent les périodes de jeûne imposées, n.sp. = nombre d'espèces de feuilles de litière, les barres d'erreurs standard correspondent aux variations inter traitement)

Les ANOVAs à mesures répétées montrent que le niveau de diversité de la litière n'affecte pas la production de structures biogéniques de manière significative, quelle que soit la période de l'expérimentation considérée (Tableau 31).

période	F	p
jours 1 à 6	0,99	0,56
jours 6 à 10 (jeune)	1,68	0,13
jours 10 à la fin	1,49	0,20

Tableau 31 : Effet de la richesse spécifique de la litière sur la production des pelotes fécales

(Anova à mesures répétées, seuil de $\alpha=0,05$)

Les 2 premiers axes de l'ordination par ACP des pelotes fécales d'après leur spectre NIRS explique 75 % de la variance (Figure 52). Les pelotes issues des traitements à diversité maximale sont concentrées au milieu du plan factoriel, alors que celle issues de litières à niveau de diversité intermédiaire (2 espèces) sont plutôt groupées au centre (à une exception près), mais de manière plus étalée et isotropique (dans toutes les

directions). Les pelotes issues d'une litière à 1 seule espèce sont majoritairement en périphérie du nuage de point, ou très éloignées dans le plan factoriel.

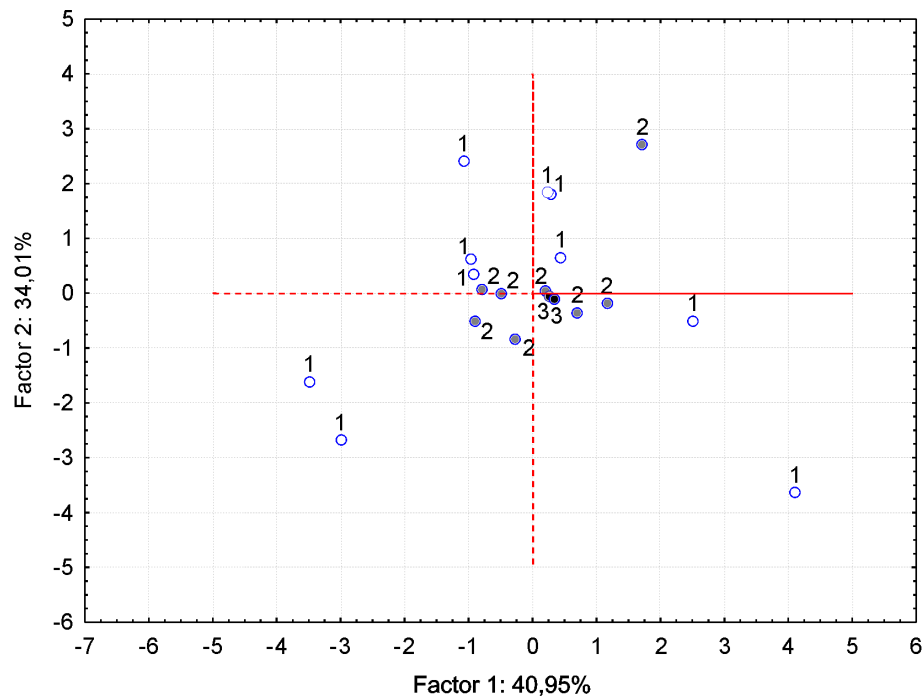


Figure 52 : Ordination des pelotes fécales dans un plan factoriel d'une ACP d'après leur spectre de NIRS

(Les chiffres indiquent les niveaux de diversité de la litière)

5.1.3 Discussion sur l'effet de la diversité spécifique de la litière sur les diplopodes

La diversité de la litière n'a affecté aucun paramètre comportemental des diplopodes, qu'il s'agisse des taux de mortalité, de mue, ou d'activité. L'hypothèse que la diversité des ressources influence les individus même n'est donc pas supportée par ces résultats. D'autre part l'espèce des feuilles n'a pas non plus d'effet sur les diplopodes. Ceci suggère que les diplopodes ne sont pas très sélectifs vis à vis des feuilles. Cependant, nos observations pendant l'élevage ou en milieu naturel, ainsi que la bibliographie (Dangerfield & Kaunda 1994 ; Kheirallah 1979), montrent que les diplopodes peuvent présenter des préférences pour certaines feuilles.

L'absence d'effet diversité de la litière dans notre étude peut également être expliquée par le protocole expérimental. En premier lieu, nous avons comparé des litières qui ne comportaient que 1 à 3 espèces de feuilles, c'est à dire bien peu par rapport aux 15 à 30 espèces de feuilles fréquemment trouvées dans la litière au dessus de chaque bloc TSBF à Benfica. D'autre part nous n'avons pas de chiffres décrivant les propriétés chimiques de ces feuilles, ce qui ne permet pas de savoir si les feuilles représentaient un gradient d'appétence ou d'aptitude à la décomposition. Par ailleurs, il est possible que l'espèce de diplopode utilisée pour l'expérimentation ne se nourrissent que rarement sur des feuilles dans le milieu naturel. Le spectre enzymatique de cette espèce (chapitre 3.4.2 p.80), (diplopode diBlc), montre que ces diplopodes présentent peu d'activités enzymatiques de manière générale (sur les substrats testés), et que ces dernières concernent plutôt les molécules facilement dégradables, c'est à dire les feuilles peu dégradées, mais aussi par exemple les fruits ou les champignons. Nous manquons d'observations afin de trancher sur ce point.

Par ailleurs, l'analyse des spectres NIRS montre très clairement que les pelotes fécales se ressemblent d'autant plus, du point de vue chimique, qu'elles ont été produites à partir de litière de richesse spécifique élevée. Cela signifie premièrement que les diplopodes ont mangé de toutes les espèces de feuilles, et deuxièmement que les diplopodes sont capables de brasser la litière et mettent en contact des matières organiques issues de feuilles d'espèces différentes. Dans le milieu naturel, de par leur action de sélection et

d'ingestion, ils peuvent fractionner et mélanger des composants de lieux divers, qui n'auraient jamais été réunis sans leur action. Cette action peut revêtir une importance majeure dans les processus de dégradation de la matière organique, de par cette mise en contact d'éléments hétérogènes, qui peuvent ainsi concentrer dans l'espace toute une gamme de qualités différentes de matière organique, à l'échelle d'une structure aussi petite qu'une pelote fécale. Cette proximité peut être indispensable pour les bactéries en particulier, qui sont immobiles, et a déjà été mis en évidence dans le sol avec l'action des vers de terre ("concept de la belle au bois dormant", Brown et al. 2000). D'autre part, ce mélange peut être bénéfique pour les animaux se nourrissant des dérivées des pelotes fécales. Bien que la question soit étudiée depuis longtemps, il n'est pas encore clair si le transit digestif des feuilles au sein des diplopodes active la microflore bactérienne ou fongique de la matière organique, et sur quelle durée. Certaines études montrent une augmentation de l'activité ou de la biomasse bactérienne (Anderson & Bignell 1980 ; Hanlon 1981a ; Hanlon 1981b), une réduction de la biomasse fongique (Hanlon 1981b), alors que d'autres ne montrent pas d'effet dû à l'ingestion de la litière (Nicholson & Bocock 1966 ; Maraun & Scheu 1996). Le processus serait apparemment différent selon le climat, et l'espèce considérée. Cependant aucune expérience, à notre connaissance, n'a été entreprise afin de vérifier si le brassage de feuilles d'espèces différentes augmentait l'activité microbienne ou la vitesse de décomposition.

5.2 Effet de la diversité végétale sur les vers de terre

Cette expérimentation eut lieu du mois de mars à juin 2003, pendant 70 jours. Une centaine de vers de terre endogés "spécialistes des pâturages", d'après nos analyses précédentes (chapitre 3.4.1.2 p.78), et une tonne de sol ont été récoltés en pâturage, près du site où l'expérimentation a été installée par la suite. Les vers adultes ont été pesés puis sélectionnés et répartis entre les différents traitements, à raison d'un ver de terre par pot, et de 5 pots par traitement (5 répétitions). Chaque traitement a reçu toutes les classes de masse de vers de terre (3,4 à 12,4 g). La terre, à raison de 25 kg par pot, a été séchée, tamisée à 5mm, puis réhumidifiée de manière homogène entre traitement. Les plantes ont été récoltées 1 mois avant l'expérimentation et repiquées dans un sol très meuble à mi-ombre. Deux semaines avant la mise en pot des vers de terre, les plantes les plus vigoureuses ont été transplantées dans les pots remplis du sol tamisé. Le fond des pots a été troué au préalable (trous de 1cm et 2 mm de diamètre Figure 53 a), recouvert par une moustiquaire très solide de 1mm de maille, et par une couche de 7 cm de cailloux de taille variable, afin d'assurer le drainage (Figure 53 b).



Figure 53 : Photo des différentes étapes de la mise en route de l'expérimentation sur les vers de terre

Afin d'éviter la fuite des vers de terre, un sac plastique épais transparent a été tendu à la surface de chaque pot, comme pour les membranes des tambours, et un disque a été découpé à l'intérieur, à 10 cm du bord des pots (Figure 53 c).

Les pots ont été stockés en bordure d'un chemin en forêt, en milieu assez ombragé, dans un abri construit pour l'occasion (Figure 53 d). Les pots ont été distribués au hasard au sein de l'abri. Afin d'éviter les contaminations par la faune du sol, la végétation a été coupée autour de l'abri dans un rayon de 3 mètres, ont été positionnés à 10 cm de hauteur du sol. Par ailleurs des grillages ont été installés latéralement et en hauteur, afin d'éviter la chute de feuilles dans les pots. Les pots ont été changés de place une fois pendant l'expérimentation, aléatoirement. D'autre part des pots remplis de sol tamisé défauné ont été positionnés aléatoirement au sein des pots de l'expérience, afin de vérifier pendant l'expérimentation les éventuelles contaminations.

Le traitement "plante" a été réalisé en faisant toutes les combinaisons possibles de 3 espèces de plantes (A, B, C, AB, AC, BC, ABC) et aucune plante. Au final il y avait donc 4 niveaux de diversité. Pour chaque traitement, 1 plante par espèce a été repiquée, et la biomasse de plante est restée constante entre traitement de plantes (60 g de plante fraîche). Les plantes utilisées présentaient des structures racinaires différentes, et une était légumineuse, si bien qu'elles peuvent être considérées comme autant de groupes fonctionnels.

<u>espèce</u>	<u>système racinaire</u>	<u>légumineuse</u>
<i>Arachis pintoï</i>	supercificiel, stolonifère	oui
<i>Brachiaria brizanta</i>	en touffe	non
<i>Solanum rugosum</i>	pivotant	non

Tableau 32 : Liste des espèces de plantes utilisées pour l'expérimentation

A la fin de l'expérimentation, les vers de terre et les plantes ont été pesés à nouveau, ainsi que les structures biogéniques produites en surface et dans le sol même, après séchage.

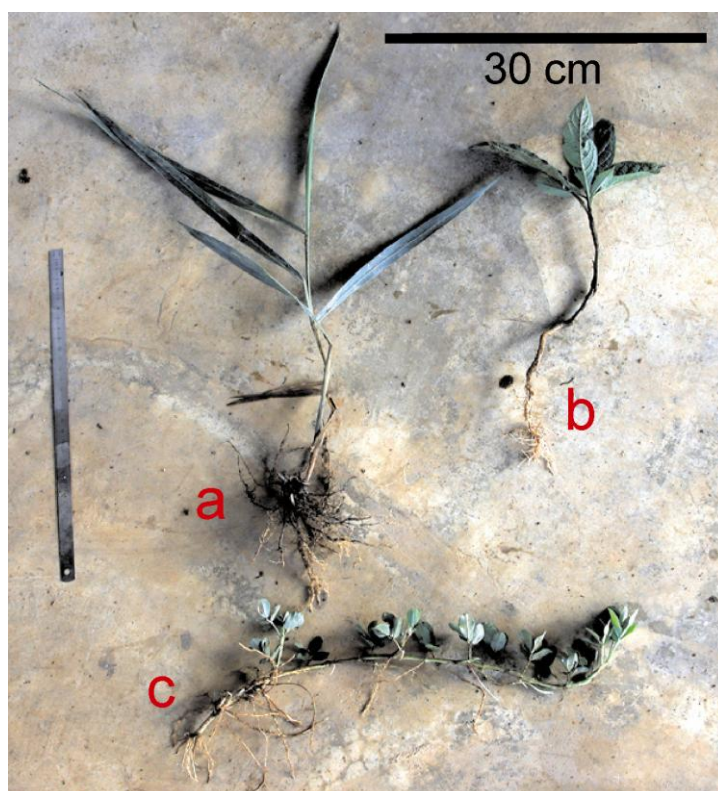


Figure 54 : Photo des différentes plantes utilisées pour l'expérimentation

(a : *Brachiaria brizantha*, b: *Solanum rugosum*, c: *Arachis pintoï*)

5.2.1 Analyses statistiques

L'effet de la diversité en plantes sur les vers de terre a été mesuré de plusieurs manières. Nous avons d'abord comparé les taux de survie en fonction du traitement végétal. Ensuite, nous avons mesuré les changements de masse de vers, calculés par le pourcentage de variation de masse de la masse initiale, ainsi que l'activité des vers, calculé par la masse de structure biogénique produite, divisée par la biomasse moyenne de l'individu entre le début et la fin de l'expérimentation. Ces derniers effets ont été testés par MANOVA, (analyse de variance multivariée) qui permet de tester simultanément l'effet d'une variable explicative sur plusieurs variables dépendantes. Ce type de test est plus sensible que les anovas univariées. Les tests de comparaison 2 à 2 ont été réalisés par test de Scheffé. La normalité des données a été vérifiée avant les analyses. Pour les tests statistiques, seules les données obtenues dans les pots où les vers

n'étaient pas en quiescence ont été utilisées. Ceci a réduit le nombre de répétitions par traitement, ce qui nous a conduit à ne pas inclure le traitement sans plante dans le modèle final. Les analyses ont été réalisées avec Statistica (modules tables de réponses multiples et GLM).

Résultats

5.2.1.1 Survie en fonction de la diversité végétale

La diversité en plante n'a pas d'effet significatif sur le taux de survie des vers ($\chi^2=0,16$, $p>0,05$). Le taux de survie le plus faible est observé en l'absence de plantes ($n=40\%$, Figure 55 a et b). Avec plantes, les taux de survie oscillent entre 60 et 100 %. Il est de 60 % pour les traitements feuille a et feuilles a+b, de 100% pour le traitement feuille c, et 80% pour toutes les autres combinaisons de feuilles, à tout niveau de diversité végétale. La composition en plante n'a pas d'effet non plu sur le taux de survie des vers ($\chi^2=0,32$, $p>0,05$).

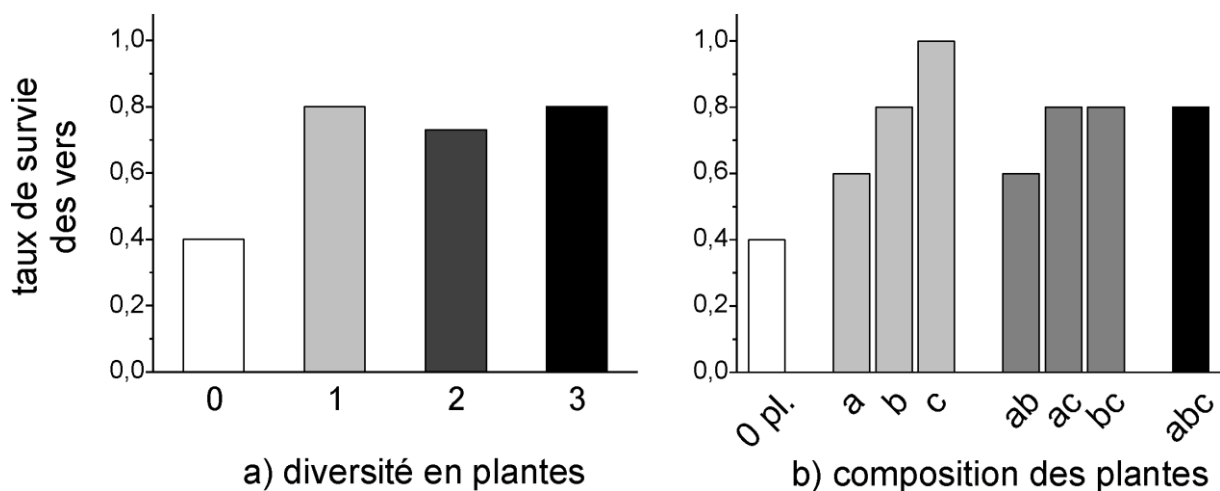


Figure 55 : Taux de survie des vers en fonction du traitement végétal

(a : *Brachiaria brizantha*, b: *Solanum rugosum*, c: *Arachis pintoï*)

5.2.1.2 Effet de la diversité sur l'activité et la biomasse de vers de terre

Le modèle global (multivarié) indique un effet significatif de la diversité végétale sur les vers de terre (Lambda de Wilks = 4,1, $p=0,01$, Tableau 33).

	Fm	p
effet global de la diversité végétale	4,1	0,01 *

Tableau 33 : Effet global de la diversité végétale sur les vers de terre

(Fm : Lambda de Wilks, ou "F multivarié", $\alpha=0,05$)

Le modèle décomposé indique un effet significatif sur l'activité des vers de terre ($F = 4,1$, $p=0,04$, Tableau 34), mais pas d'effet sur les variations de biomasse des vers. L'effet diversité végétale explique 26 % de la variance des activités des vers de terre.

	r² ajusté	F	p
variation de biomasse des vers	0,12	2,10	0,15
activité des vers	0,26	4,10	0,04 *

Tableau 34 : Effet détaillé de la diversité végétale sur les vers de terre

(r^2 ajusté pour cause de nombre de répétitions faible, $\alpha=0,05$)

Lorsque l'on considère l'effet de chaque espèce de plante indépendamment du niveau de diversité en plante du traitement, il apparaît qu'aucune espèce de plante n'a d'effet particulier, que ce soit sur les variations de biomasse ou sur l'activité des vers (Tableau 35).

a) effet sur la variation de biomasse des vers			b) effet sur l'activité des vers		
feuille	F	p	feuille	F	p
A	0,22	0,65	A	0,23	0,64
B	1,06	0,32	B	0,29	0,60
C	0,01	0,92	C	2,40	0,14

Tableau 35 : Effet spécifique de chaque espèce de plante sur les variations de biomasse et d'activité des vers de terre

(a : *Brachiaria brizantha*, b: *Solanum rugosum*, c: *Arachis pintoï*)

La variation de masse des vers de terre est positive uniquement dans les traitements à 2 espèces de feuilles, et correspond à un accroissement de 25% en moyenne (Figure 56). Dans les traitements à 1 et 3 espèces de feuilles, la biomasse décroît de 21 et 28 % en moyenne, respectivement.

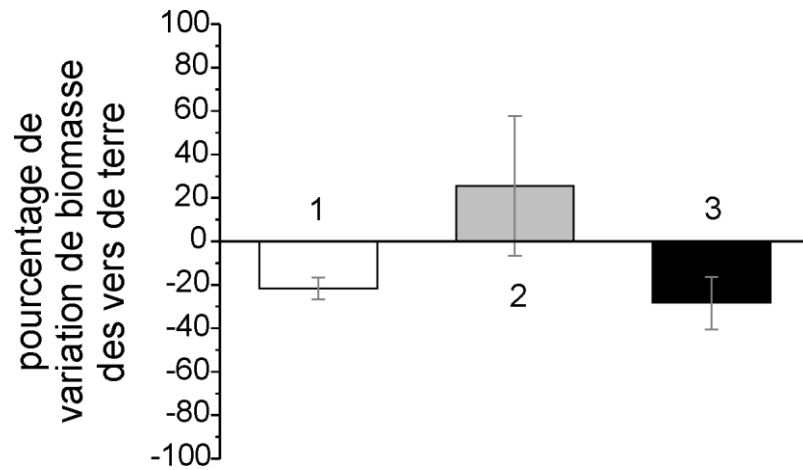


Figure 56 : Variations de biomasse des vers en fonction de la diversité végétale

L'activité des vers est significativement plus élevée dans les traitements à 2 espèces de plantes que dans ceux à une espèce, et s'élève à 38,4 contre 14,5 g. de turricules par individu par mois (Figure 57). Dans les traitements à 3 espèces de plantes, elle est intermédiaire (27,0 g. de turricules par individu par mois).

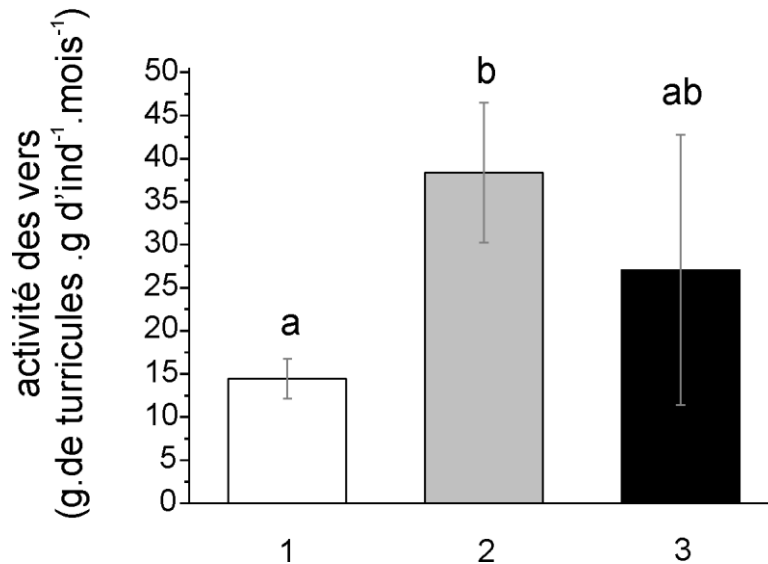


Figure 57 : Activité des vers en fonction de la diversité végétale

5.2.2 Conclusion

Dans cette expérience, le niveau de diversité en plante affecte de manière significative l'activité des vers, mesurée en terme de production de turricules. Cependant celle - ci est maximale à niveau de diversité intermédiaire (2 espèces de plantes), et non pas à un niveau de diversité en plantes maximal. Dans notre expérimentation, l'activité des vers n'est donc pas liée linéairement à la diversité des plantes.

6 Discussion méthodologique des résultats

6.1 Comparaison entre une modélisation par régressions multiples et par réseaux de neurones (perceptron)

Dans le chapitre 3.2, nous avons montré que les variations de la richesse spécifique de la macrofaune du sol au niveau du paysage peuvent être prises en compte à 80 % par un modèle basé sur les régressions linéaires multiples. Dans le présent chapitre, nous comparons les résultats de ce modèle avec celui que l'on aurait obtenu avec les mêmes données, mais en utilisant un perceptron multicouche (PMC), qui est un des modèles les plus classiques des réseaux de neurones. Ceux-ci ont déjà été utilisés de nombreuses fois en écologie, et leur intérêt prouvé à l'occasion, mais pas dans le domaine de l'écologie des sols, à notre connaissance. L'avantage de ceux-ci par rapport aux approches basées sur le modèle linéaire général (MLG ou GLM), réside dans le fait i) qu'ils peuvent modéliser facilement des phénomènes non linéaires, ii) qu'ils sont non linéaires par rapport aux paramètres du modèle (cf. détails en annexe), et d'autre part iii) qu'ils sont plus parcimonieux, c'est à dire qu'ils sont plus précis à nombre d'échantillons égal, ou nécessitent moins d'échantillons pour une même précision, que les modèles basés sur les GLM. Nous nous attendons donc à ce que la variance expliquée par le modèle basé sur les réseaux de neurones soit plus élevée que celle expliquée par le modèle de régression multiple.

6.1.1 Matériel et méthode

Nous avons utilisé les données de richesse spécifique (nombre d'espèce) par transect, et 4 variables environnementales: le type d'occupation du sol, le pourcentage de milieu arboré dans un rayon de 250 mètres autour de chaque point, la densité de lisière, et la richesse en occupation du sol (nombre de type d'occupation du sol), toujours dans un rayon de 250 mètres autour du point. Pour le perceptron, la variable type d'occupation du sol a été recodée en 4 variables binaires représentant chacune une occupation du sol. Nous avons choisi 250 mètres de rayon d'observation, étant donné que d'après nos analyses antérieures, la relation entre la structure du paysage et la faune semble la plus élevée à cette échelle d'observation.

Les données ont donc consisté en 4 ou 7 variables prédictives (respectivement : régressions multiples et perceptron multicouches), selon le modèle, et une variable à prédire, la richesse spécifique de la macrofaune par transect. Le nombre total d'observations s'élève à 35, soit un rapport de 8/1 ou 5/1 selon le modèle, entre le nombre de variables dépendantes et indépendantes. Le perceptron utilisé comporte 7 neurones cachés et un en sortie. Tous les neurones utilisent la fonction de transfert tangente hyperbolique. L'apprentissage est réalisé sur 1000 époques, avec rétropropagation pour estimer le gradient de la fonction de coût et selon la méthode du terme du moment pour ajuster les paramètres du modèle. L'apprentissage a été effectué sur toutes les observations. L'évaluation du modèle a été faite par validation croisée sur 70 % des observations, en comparant l'évolution de l'erreur quadratique moyenne d'apprentissage (EQMA) et de test (EQMT). Ceci permet d'apprécier le bon déroulement de l'apprentissage et de détecter les problèmes de sur-ajustement.

6.1.2 Résultats

6.1.2.1 Déroulement de l'apprentissage

L'erreur quadratique moyenne d'apprentissage (EQMA) et de test (EQMT) diminuent et se stabilisent rapidement, après 100 époques environs (Figure 58). On observe qu'après stabilisation, l'EQMT et l'EQMA sont faibles (0,06 et 0,004 respectivement).

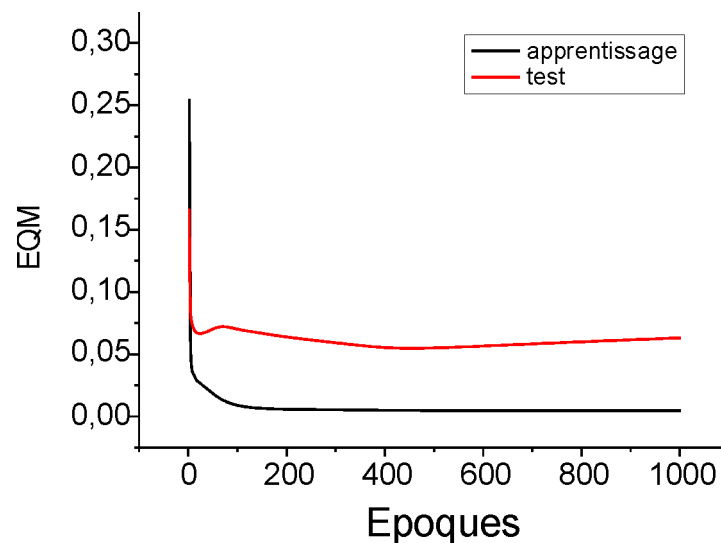


Figure 58 : Evolution des erreurs quadratiques moyennes d'apprentissage du modèle

Ligne noire : apprentissage sur 70 %, ligne rouge : test sur les 30 % des observations restantes (validation croisée)

6.1.2.2 Comparaison des valeurs prédites avec les valeurs observées, selon le modèle utilisé

Lorsque l'on utilise un modèle basé sur une anova simple avec uniquement l'effet type d'occupation du sol en entrée, le modèle explique 76 % de la variance (Figure 59 a).

Le modèle basé sur les régressions linéaires, en utilisant toutes les observations, explique 82 % de la variance (Figure 59 b).

Lorsque toutes les observations sont données en entrée au perceptron, le modèle explique 92,5 % de la variance (Figure 59 c).

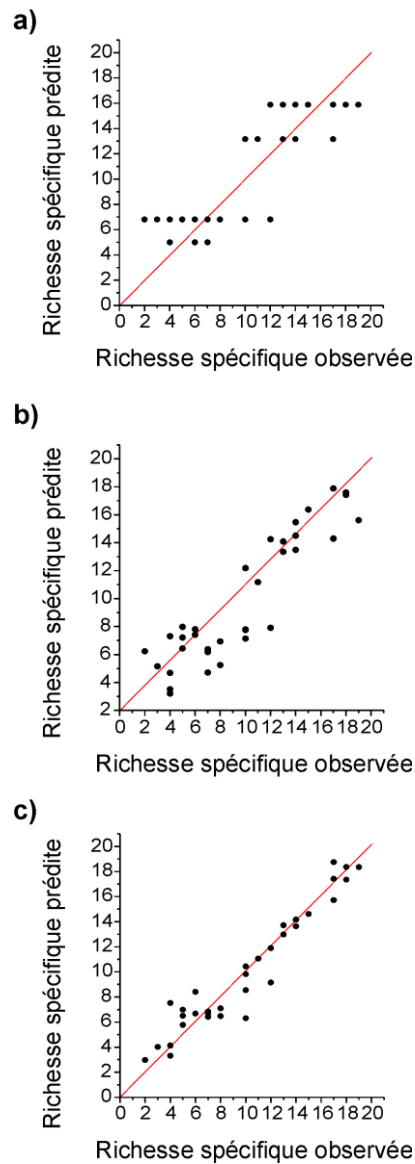


Figure 59 : Valeurs prédites et valeurs observées de la richesse spécifique de la macrofaune du sol en fonction du modèle utilisé

Ligne rouge : ligne où les valeurs prédites correspondrait exactement aux valeurs observées

a) modèle anova avec uniquement effet type d'occupation du sol, **b)** modèle GLM avec toutes les variables, **c)** modèle perceptron avec toutes les variables

6.1.3 Conclusion

Les 3 modèles expliquent une très grande part de la variance. Cependant le perceptron est légèrement plus performant de ce point de vue, en expliquant 92% de la variance, contre 82 % dans le cas des régressions multiples. Le réseau de neurones apporte donc un gain de 10% de variance expliquée, bien que la variance expliquée par le GLM était déjà très élevée.

Ces résultats montrent donc que les réseaux de neurones peuvent être appliqués avec succès sur les problématiques d'écologie du sol. Ces techniques ont déjà été utilisées abondamment en écologie aquatique, aussi bien dans le but de prédire une variable, comme nous l'avons fait (Brosse et al. 1999), que dans le but de décrire des communautés écologiques (Brosse et al. 2001; Park et al. 2004). Par ailleurs, si jusqu'à récemment il était difficile d'apprécier le poids des variables individuelles au sein des réseaux de neurones, plusieurs techniques permettant de le faire sont maintenant au point (Gevrey et al. 2003).

Dans cette partie du document, nous discutons de l'efficacité des plans d'échantillonnage que nous avons adoptés, et comment nous aurions pu optimiser l'échantillonnage, c'est à dire, comment nous aurions pu arriver aux mêmes conclusions avec un effort d'échantillonnage moindre.

La discussion suivante est orientée autour de deux grands axes :

1° Combien d'échantillons (de blocs TSBF en l'occurrence) sont nécessaires pour avoir une bonne perception de la faune du sol en un endroit donné ?

2° La taille du quadrat d'échantillonnage a-t-elle une influence sur notre perception de la communauté de la macrofaune du sol?

6.2 Optimisation de l'effort d'échantillonnage pour avoir une bonne perception de la faune du sol en un endroit donné

Le nombre d'échantillons détermine non seulement la puissance des tests statistiques, mais aussi le nombre d'espèces observées. En conséquence il est intéressant de caractériser ces relations, dans le but de définir l'effort d'échantillonnage minimal nécessaire et suffisant pour étudier un problème. Dans ce chapitre nous regardons d'abord comment le nombre de bloc TSBF modifie la probabilité de voir un l'effet « type d'occupation du sol » significatif sur la densité de la macrofaune du sol. Ensuite nous étudions comment la surface échantillonnée peut influencer notre perception de la ressemblance faunistique entre plusieurs sites.

6.2.1 Nombre minimal de points d'observation pour déceler une différence de densité de macrofaune significative avec une ANOVA

Les analyses par analyses de variance dépendent non seulement de la force de l'effet testé, mais aussi du nombre d'observations (Cochran & Cox 1950). Si l'effet est très fort, peu d'observations seront nécessaires pour le déclarer significatif. Au contraire, si l'effet est faible, beaucoup d'observations seront nécessaires pour le déclarer significatif (Krebs 1999 ; Sokal & Rohlf 1995). De ce fait, un nombre minimal d'observations devient crucial pour décider de la significativité d'un facteur.

Etant donné le coût en temps et en argent que représente un point TSBF supplémentaire (pour 1 point: environ 1 heures pour l'extraction de la faune, à 3 personnes, puis 15 à 45 min de tri en laboratoire), ce problème revêt une dimension particulière, dans les études de communautés de macrofaune du sol.

Dans ce chapitre nous étudions comment nous aurions pu minimiser le nombre de points tout en maximisant nos chances de déclarer significatif l'effet "type d'occupation du sol" sur la densité de la macrofaune du sol, au chapitre 3.3 (p.60).

Le test consiste à regarder la probabilité que l'hypothèse H1: "il y une différence significative" soit rejetée alors qu'elle est vraie, en fonction de l'effort d'échantillonnage (erreur de type de 2). Nous utilisons comme hypothèse H1: "l'occupation du sol, qui comporte 4 classes : "Forêt", "Jachère", "Pâturage", "Jachère", influence la variable "richesse spécifique de la faune du sol" à Benfica". Pour répondre à cette question, l'analyse de variance (anova) est probablement la démarche qu'adopterait la plupart des scientifiques, sous réserve que les données soient normales. L'anova procède par comparaison de la variance inter et intragroupe, et est donc de ce point de vue sensible à la dispersion des valeurs des mesures autour de la moyenne par classe : la variance intra. Or si l'estimation de la moyenne est théoriquement insensible au nombre d'observations, la variance intragroupe l'est, ainsi que la probabilité de déclarer significatif l'effet testé. Aussi en première approche, il peut-être intéressant d'évaluer le comportement de la variance, en fonction de l'effort d'échantillonnage. Ceci permet d'optimiser le rapport entre le nombre d'observations et la variance intra.

Pour cela, pour chaque milieu, nous avons tiré aléatoirement avec remise, pour des échantillons de taille croissante, 100 échantillons aléatoires, et observé l'évolution de l'écart type de la moyenne en fonction de la taille d'échantillonnage (Figure 60). (cf. détails des calculs en Annexe).

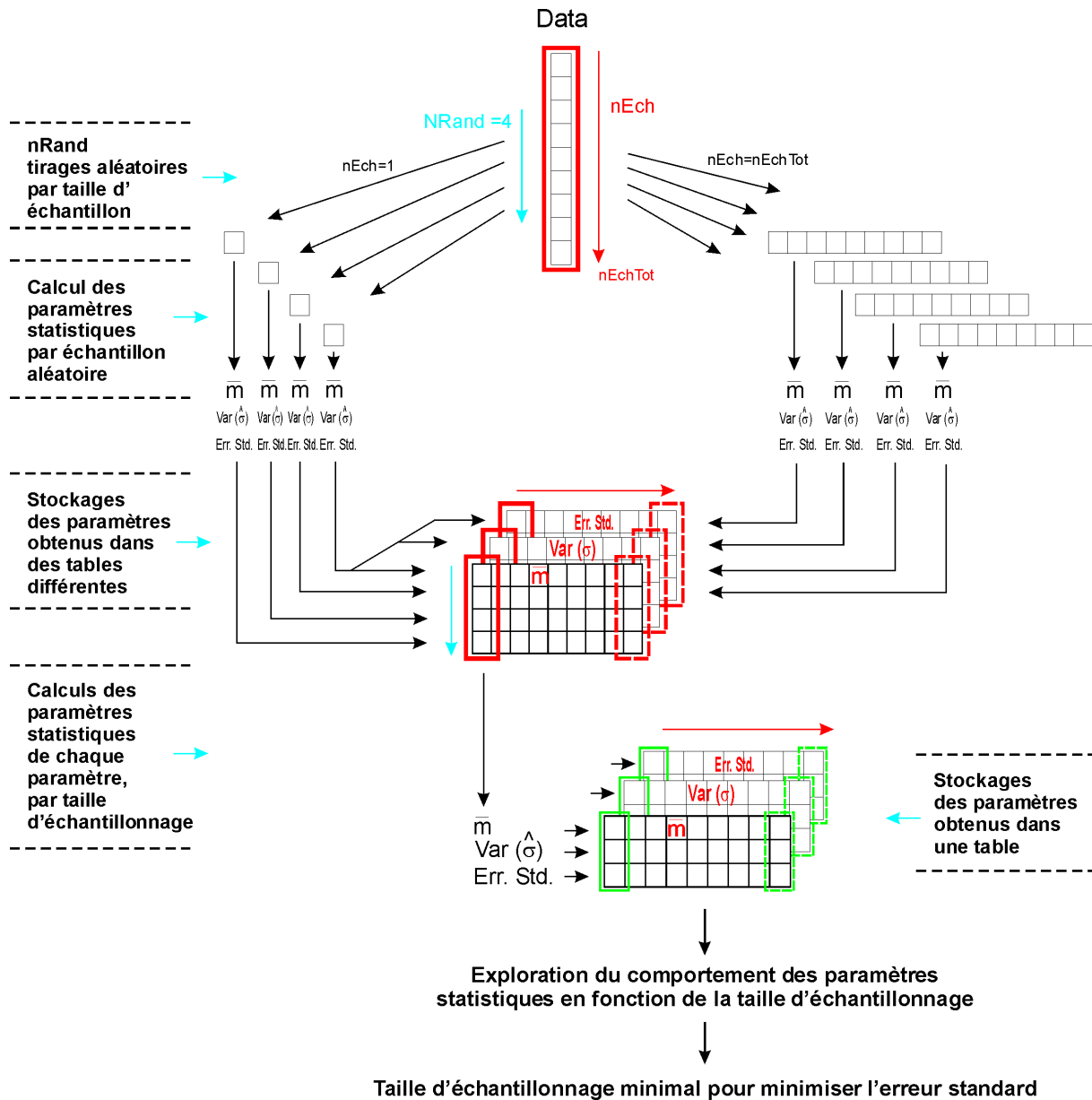


Figure 60 : Protocole pour étudier l'évolution des différents paramètres statistiques en fonction de l'effort d'échantillonnage (codes sources en Annexe)

Ensuite nous avons fait la même chose, mais en tirant simultanément des échantillons aléatoires pour chaque milieu puis en calculant le F et en le comparant au F théorique pour accepter l'hypothèse H_1 lors d'une anova. Nous avons également calculé l'évolution de la variance expliquée, afin de montrer que celle ci, au contraire, n'est pas influencée par la taille de l'échantillonnage. Les détails sont donnés en annexe.

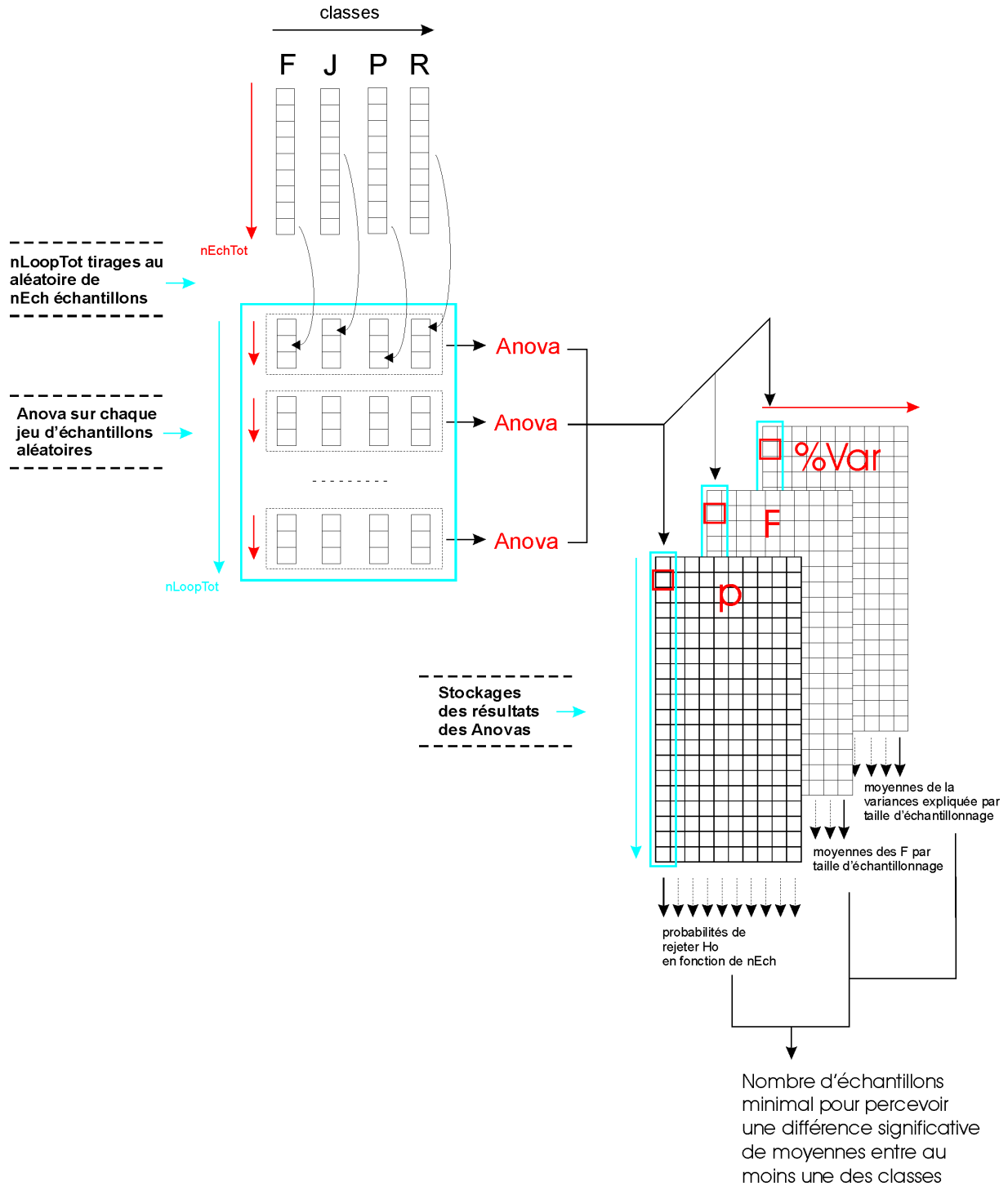


Figure 61 : Protocole pour déterminer le nombre minimal d'observation pour déceler une différence significative de densité de macrofaune avec une anova (codes sources en Annexe)

6.2.1.1 Résultats

Le pourcentage de l'écart type maximale enlevée augmente de façon identique et exponentielle quelle que soit l'occupation du sol.

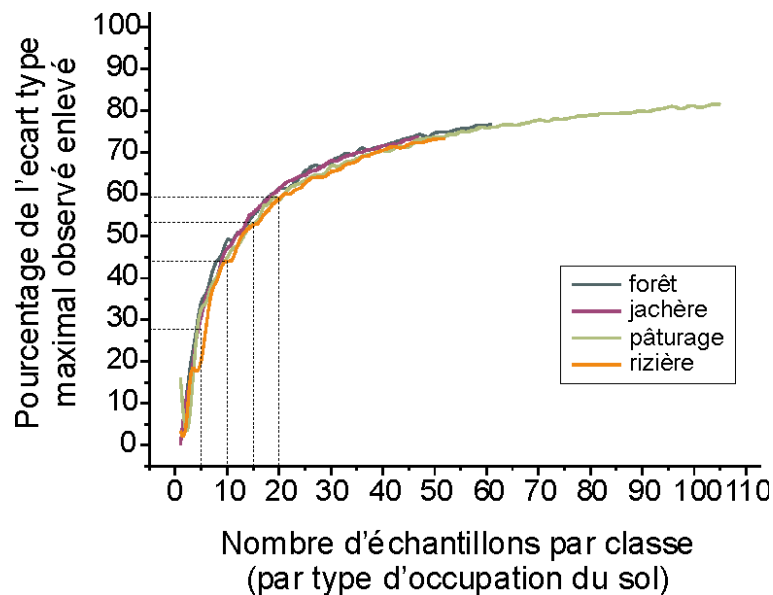


Figure 62 : Influence de la taille de l'échantillonnage sur l'écart type des valeurs

Avec 5 échantillons par occupation du sol, l'écart type maximale est diminuée de 27 %, à 10 échantillons elle est diminuée de 45% , à 15 elle est diminuée de 54 %, à 20 échantillons elle est diminuée de 60%.

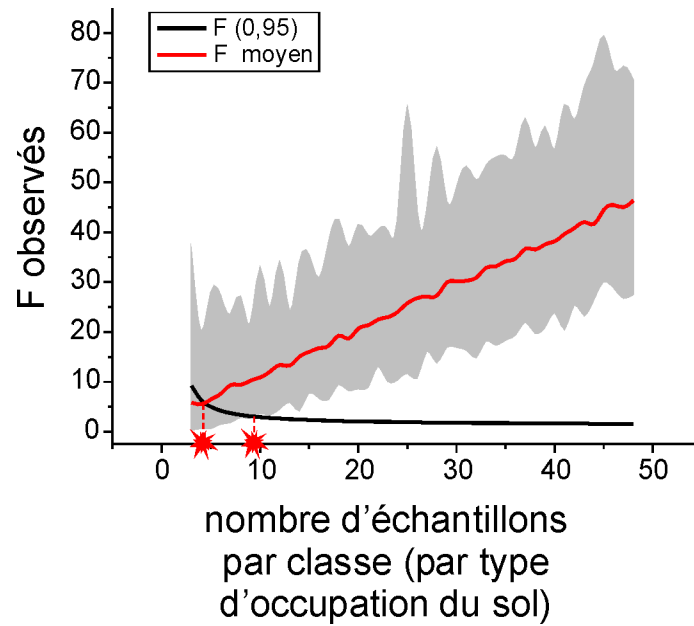


Figure 63 : Evolution des F observés par rapport aux F théoriques pour accepter H_1 sous l'hypothèse de la normalité des données par classe

(en gris : F observés, en rouge : F moyen, en noir : F théorique avec $\alpha=0,05$)

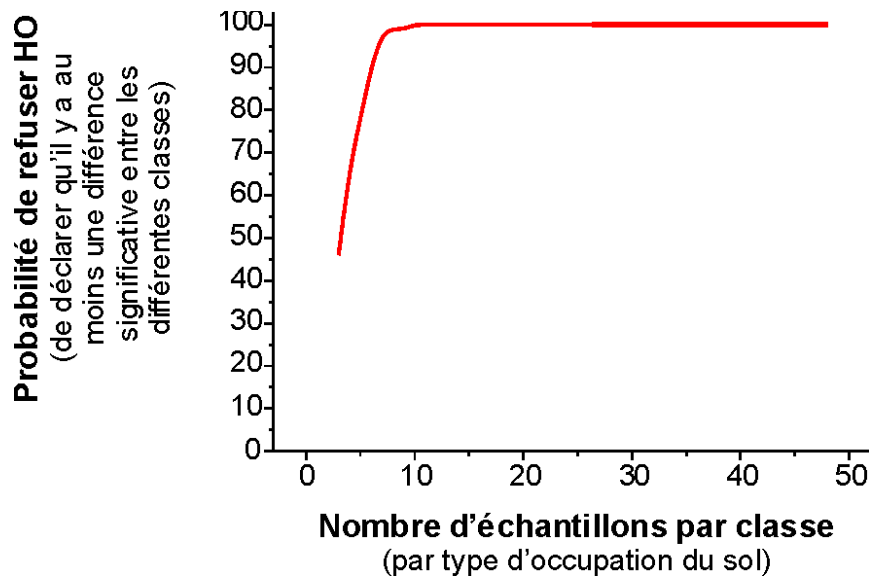


Figure 64 : Influence de la taille d'échantillonnage sur la probabilité de détecter une différence de richesse spécifique entre les occupations du sol, sous l'hypothèse que les données sont normales avec $\alpha=0,05$

La probabilité de déclarer H1 vraie, et donc de déclarer l'effet "occupation du sol" significatif, augmente très rapidement avec la taille d'échantillonnage. Pour un échantillonnage de 3 points par milieu, la probabilité est de 50%, à 5 points elle est de 78 %, à 10 points elle est de 100%. Remarquons qu'en dessous de 5 points par classe il est quasiment impossible d'avoir des données normales.

6.2.1.2 Conclusion

Ces résultats montrent qu'avec 5 points par classe, l'observateur a 78 % de chances de détecter une différence de richesse spécifique entre occupation du sol, mais que l'écart type est élevée (27% en dessous de l'écart type maximal). Le pourcentage de variance expliquée est alors de 50%.

A 10 échantillons par milieu, l'observateur a 100% de chances de détecter une différence, l'écart type est diminuée de 45%.

Au delà de 10 points, seule l'écart type change notablement, en continuant de diminuer. Les autres paramètres ne changent plus. Autrement dit dans notre cas 10 échantillons par occupation de sol auraient été nécessaires pour être sur de détecter une différence significative de richesse spécifique. Ce nombre correspond à celui préconisé par la méthode TSBF, ce qui montre qu'elle est bien adaptée à ce genre de problématique.

Notons cependant que l'effet étudié ici est très fort. Dans le cas d'un facteur ayant un effet moins marqué, il faudrait plus de points d'échantillonnage. Autrement dit, dans la plupart des cas, où l'effet ne sera pas aussi marqué que celui du type d'occupation du sol, 10 points par classe du facteur étudié semble plutôt le minimum convenable.

6.2.2 Importance de l'effort d'échantillonnage lors de comparaisons de communautés inter sites

6.2.2.1 Comparaison de richesses spécifiques

Il arrive fréquemment que l'on désire comparer plusieurs sites en termes de composition ou de richesse spécifique. Dans ces situations l'effort d'échantillonnage peut conditionner très fortement les résultats qui seront obtenus. Il est évident que plus on échantillonne, plus on trouve d'animaux et d'espèces différentes. Mais la relation gain d'information – effort d'échantillonnage est différente selon que l'on considère la densité ou la richesse spécifique (nombre d'espèces totale). La relation entre le nombre d'individus observés et l'effort d'échantillonnage est linéaire, alors que celle entre le nombre d'espèces trouvées et l'effort d'échantillonnage atteint théoriquement un plateau (Figure 65).

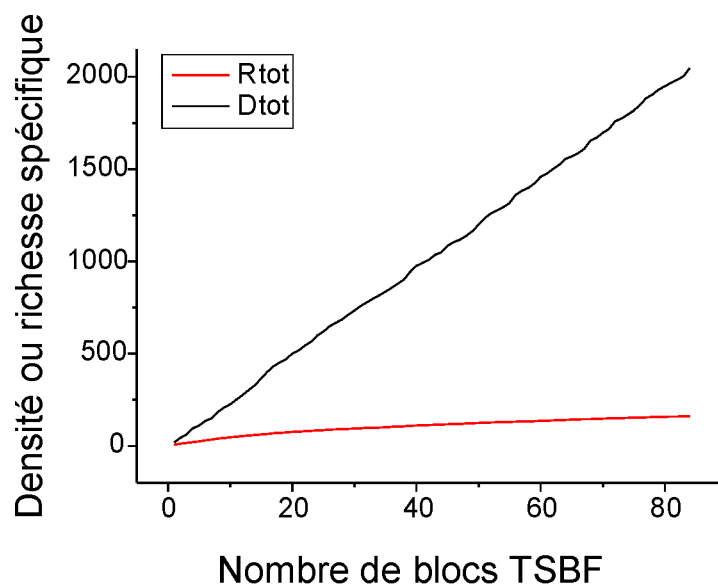


Figure 65 : Courbes d'accumulation obtenues à partir des données sur les pâturages

En rouge: Rtot, le nombre totale d'espèces observées

En noir: Dtot, le nombre total d'individus observés

Indépendamment du problème de la signification réelle des chiffres obtenus, dans le cas d'un effort d'échantillonnage différent entre sites, on ne pourra pas comparer

directement les densités ou richesses totale (il sera néanmoins possible de comparer directement les densités ou richesse moyenne par observation). Dans le cas des comparaisons de densités, il faudra faire une règle de trois pour exprimer le nombre total d'individus par site pour une même unité de surface. Dans le cas de la comparaison de richesses spécifiques totales, on aura besoin d'extrapoler le nombre d'espèces total en se basant sur la courbe d'accumulation d'espèces.

Cependant lorsque l'on désire comparer la composition faunistique de plusieurs sites, l'effort d'échantillonnage influence la probabilité de détecter les différentes espèces, et on l'imagine que nous avons de la composition des sites.

6.2.2.2 Comparaisons de composition

La probabilité de détecter une espèce dépend grandement de l'effort d'échantillonnage : plus on échantillonne, plus on aura de chance de la trouver.

Lorsque l'on fait des comparaisons de communautés, nous comparons espèce par espèce les différents sites. Dès lors, moins l'effort d'échantillonnage sera élevé, moins on aura de chance de trouver chaque espèce, et plus faible sera la probabilité de trouver des espèces communes aux différents sites. Cela augmente le risque β , à savoir de déclarer que les sites sont différents alors qu'ils ne le sont pas. L'étude sur les diplopodes illustre bien ce fait.

Lorsque l'on échantillonne $7,5 \text{ m}^2$ par site (121 quadrats de la taille TSBF), tous les sites ont les espèces 1 à 3 en commun, mais les sites 1 et 3 semblent bien plus riches, avec respectivement 3 et 4 espèces de plus que le site 2. Aussi chaque site semble présenter un profil faunistique bien différencié.

Lorsque l'on échantillonne $30,5 \text{ m}^2$ (121 quadrats de $0,5 \times 0,5 \text{ m}$), les sites présentent maintenant 5 espèces communes. Les sites 1 et 3 se distinguent toujours par une diversité plus forte, et des espèces différentes. Les trois sites apparaissent toujours assez différents les uns des autres.

Par contre, lorsque l'on échantillonne 121 m^2 (121 quadrats de $1 \times 1 \text{ m}$), un certain nombre d'espèces sont communes aux trois sites, mais par ailleurs 3 espèces sont communes aux sites 1 et 2 et pas au site 3, et ce dernier comporte toujours 3 espèces

absentes des autres sites. Les sites 1 et 2 paraissent donc maintenant similaires alors que le site 3 se démarque.

surface échantillonnée : 7,5 m²

	sp 1	sp 2	sp 3	sp 4	sp 5	sp 6	sp 7	sp 8	sp 9	sp 10	sp 11	sp 12	sp 13	sp 14
site 1	*	*	*	*	*		*							
site 2	*	*	*											
site 3	*	*	*			*					*	*	*	

surface échantillonnée : 30,5 m²

	sp 1	sp 2	sp 3	sp 4	sp 5	sp 6	sp 7	sp 8	sp 9	sp 10	sp 11	sp 12	sp 13	sp 14
site 1	*	*	*	*	*		*	*		*				
site 2	*	*	*	*	*						*			
site 3	*	*	*	*	*	*					*	*	*	*

surface échantillonnée : 121 m²

	sp 1	sp 2	sp 3	sp 4	sp 5	sp 6	sp 7	sp 8	sp 9	sp 10	sp 11	sp 12	sp 13	sp 14
site 1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*				
site 2	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*			
site 3	*	*	*	*	*	*				*	*	*	*	*

Tableau 36 : Présence des différentes espèces de diplopodes par site, en fonction de l'effort d'échantillonnage

Il apparaît donc clairement d'une part que plus on échantillonnera, plus on aura de chance de trouver des espèces communes, et d'autre part que plus l'effort d'échantillonnage sera différent d'un site à l'autre, et plus il sera difficile d'interpréter les données. A moins que l'on fasse abstraction des espèces rares, il est généralement nécessaire d'utiliser au minimum 100 observations pour avoir des estimations fiables, sous la réserve que l'information apportée par chaque point soit significative. Ce dernier point est délicat à apprécier, comme nous allons le voir dans le prochain chapitre.

6.3 Influence de la taille du quadrat d'échantillonnage sur notre perception de la communauté de la macrofaune du sol

La taille et la forme des support d'échantillonnage déterminent grandement la qualité de l'échantillonnage (Krebs 1999). Leurs valeurs optimales dépendent très fortement de la grandeur étudiée, et ne peuvent être prédites par une formule générale (Wiegert 1962 ; Hendricks 1956). Il faut donc les rechercher au cas par cas, afin d'obtenir le meilleur résultat, d'un point de vue à la fois statistique, écologique, et logistique.

Il est déjà bien connu que la taille unitaire du support de mesure influence la variance des paramètres statistiques estimés. Dans le cas d'échantillons indépendants et distribués de manière homogène dans l'espace, la variance diminue linéairement avec la taille du support d'échantillonnage (Bellehumeur & Legendre 1997). Lorsque les données présentent une structure spatiale, la taille du support d'échantillonnage peut également modifier la variance, et les paramètres de modélisation de la distribution spatiale des valeurs (Bellehumeur et al. 1997 ; Rossi & Nuutinen 2004). En revanche, dans un milieu homogène, la taille unitaire du support d'échantillonnage n'est pas sensée modifier la moyenne du paramètre étudié.

L'échantillonnage de la macrofaune du sol est très coûteux¹ et la plupart des études précédentes suivent le même protocole d'échantillonnage, avec des quadrats carrés de taille unitaire de $1/16 \text{ m}^2$. Il est habituel de rapporter les densités obtenues en ind. par $16^{\text{ème}}$ de m^2 en ind.m^{-2} , une unité standard. Ceci est généralement réalisé en extrapolant linéairement les densités, c'est à dire en multipliant par 16 (ou de manière générale par un facteur N, avec $1/N = \text{surface unitaire du support d'échantillonnage, inférieure au } \text{m}^2$, cf. Rohde 1976) les densités, ou plus rarement, en sommant les densités de 16 blocs, ce qui revient à faire 1 seul échantillon composite. Dans le premier cas, la variance est automatiquement multipliée par un facteur 16 (ou N), et on fait implicitement

¹ En moyenne, une dizaine de blocs TSBF ($1/16 \text{ m}^2$ sur 30 cm de profondeur), soit en tout $0,625 \text{ cm}^2$ de surface sur une profondeur de 30 cm, peut être échantillonnée en 1 journée par une équipe expérimentée de 3 personnes.

l'hypothèse, très forte, que les densités sont distribuées de manière homogènes dans l'espace. D'un autre point de vue, cela revient à faire l'hypothèse que la courbe d'accumulation des individus en fonction de la surface échantillonnée est linéaire et de coefficient directeur 16 (ou N). Dans le deuxième cas, il devient impossible d'estimer la variance de la densité sans avoir recours aux techniques de bootstrapping (Efron & Tibshirani 1993).

Dans ce présent chapitre, nous comparons les performances des plans d'échantillonnages basés sur des quadrats de taille variées. Nous regardons le biais et la précision² des estimations de la densité en fonction de la taille des quadrats d'échantillonnage, et de la méthode d'extrapolation des densités (extrapolation linéaire ou composite).

6.3.1 Matériel et méthode

Pour cette étude, nous avons utilisé un plan d'échantillonnage spécifique, afin de pouvoir tester l'effet de la taille unitaire des quadrats sur l'estimation de la densité de la macrofaune de litière. En trois sites de forêt, 121 points ont été distribués sur une grille régulière de 2 mètres de maille (11 lignes – 11 colonnes) (cf. p.127). À chaque point, la faune de la litière a été étudiée à l'aide de trois quadrats de taille croissante et agencés de manière concentrique, de manière à ce que le centre des trois quadrats coïncide avec le point de la grille. Nous avons choisi pour les tailles des quadrats celles du TSBF (25x25 cm), 0,5x0,5m, et 1x1 mètre. Au sein de chaque quadrat, la densité des animaux a été notée. Les densités des fourmis et les termites, ont été classées en trois classes d'abondance : absents, quelques individus (entre 1 et 20), beaucoup d'individus (plus de 20)

² Rappel (cf. Scherrer 1984 p.48) : **biais** = distance de l'estimation du paramètre à la vraie valeur du paramètre (ici la densité moyenne), = contraire de la justesse

précision = dispersion des valeurs des valeurs autour de la moyenne (variance)

6.3.2 Analyses statistiques

Nous avons procédé en deux grandes étapes.

- En premier lieu, nous avons réalisé les courbes d'accumulation d'individus pour chaque site, les avons comparé avec la courbe obtenue théorique dans l'hypothèse où les densités seraient distribuées de manière homogène. Rappelons que ces courbes sont obtenues en tirant aléatoirement et sans remise les échantillons, et en comptant le nombre d'individus cumulés. Le processus est répété une centaine de fois, et la courbe moyenne est présentée.
- Ensuite, nous avons fait des simulations d'échantillonnage par bootstrapping (Efron & Tibshirani 1993) avec les 3 différentes tailles de support utilisés. Ceci a été réalisé en estimant en chaque point la densité de la macrofaune par une seule taille de quadrat, tirée au hasard. Cette procédure a permis d'assurer l'indépendance entre les échantillons de taille différente. Afin de séparer le biais dû à l'extrapolation à celui dû à la taille même du support, nous avons rapporté en m² les densités obtenues de 2 manières différentes :
 - Nous avons dans un premier temps corrigé linéairement les densités, en les extrapolant par une règle de trois, comme cela est généralement fait dans la littérature (Figure 66).
 - En second temps, nous avons estimé les densités par m² par simulation d'échantillons composites au sein des échantillons simulés, c'est à dire en agrégeant aléatoirement les échantillons déjà tirés au hasard, afin d'obtenir des unités d'observation de 1 m² (soit 16 échantillons de 25x25 ou 4 de 50x50 cm). Le nombre d'échantillons étant élevé (121 par site) ceci nous a permis de simuler des estimations de la densité avec 6 répétitions.

Toutes les simulations ont été répétées 100 fois, et les échantillonnages composites simulés 50 fois par répétition. A chaque simulation, nous avons testé par test de Kruskal Wallis (anova non paramétrique) si il existait une différence de densité selon la taille unitaire des quadrats utilisé. Ce test, étant non paramétrique, permet de tester des différences de moyennes sans faire d'hypothèse sur la loi de distribution des données. Le protocole de simulation est résumé dans la figure (Figure 66).

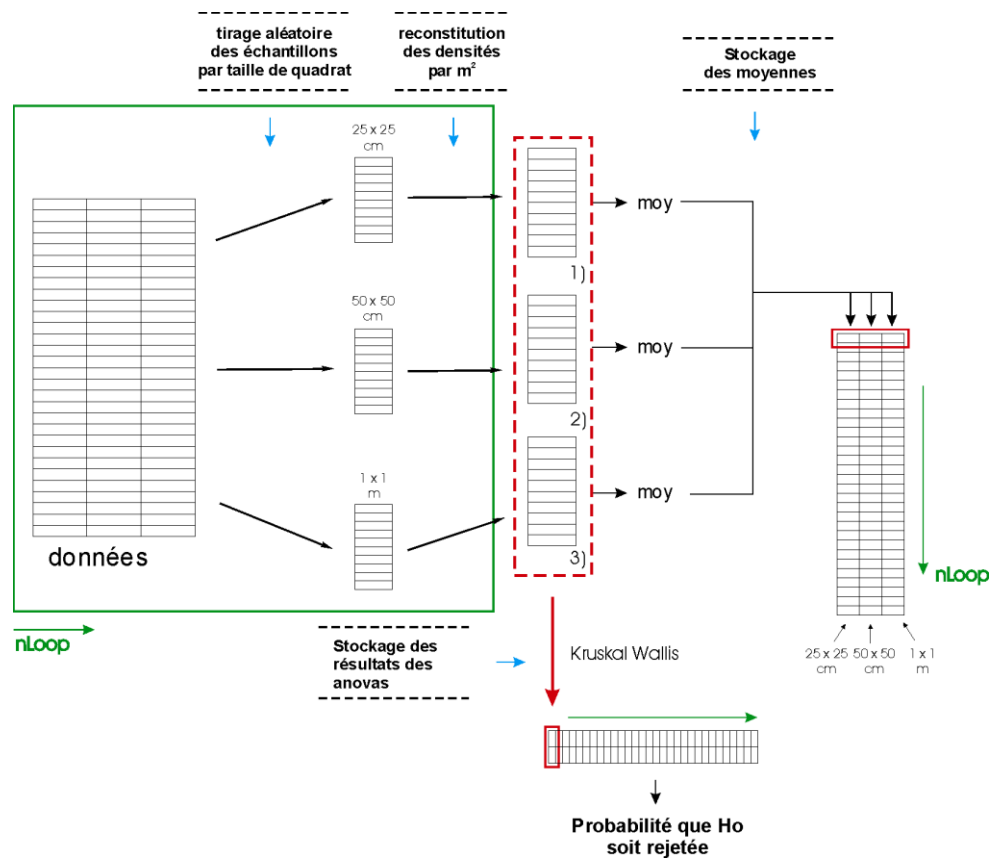


Figure 66 : Protocole pour tester l'effet de la taille du quadrat sur la densité observée et sa variabilité

(nLoop : nombre de tirages aléatoires, codes sources mis en Annexe)

6.3.3 Résultats

Les courbes d'accumulation d'individus sont toutes linéaires et de coefficient directeur plus faible que celui de la courbe théorique obtenue dans le cas où les densités seraient distribuées aléatoirement. La courbe des sites 1 et 2, en particulier, se démarquent de la courbe théorique, et les densités atteignent environ 70 individus pour 121 m² d'échantillonnage, alors que celle du site 3 atteint 110 individus.

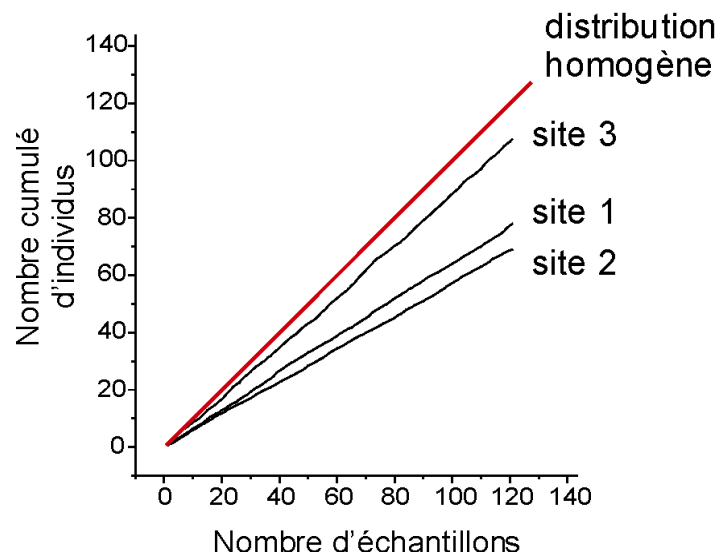


Figure 67 : Courbes d'accumulation des individus en fonction du nombre d'échantillons, pour les 3 sites, et celle théoriquement obtenue si les densités étaient réparties de manière homogène dans l'espace.

Quelle que soit la méthode pour rapporter les densités en m², la densité apparente augmente nettement lorsque la taille unitaire des quadrats diminue. Avec des quadrats de 1m², la densité est de 3,7 à 5,1 selon les sites, alors qu'elle est de 5 à 7,2 avec des quadrats de 50 cm de côté, et de 6,7 à 8,9 avec des quadrats de 25 cm de côté. Autrement dit, les densités sont presque systématiquement doublées lorsque la taille des quadrats passe de 25 cm à 1m de côté. Les analyses par anova non paramétriques montrent que dans 100% des simulations, les densités présentent au moins une différence significative selon la taille du quadrat d'échantillonnage.

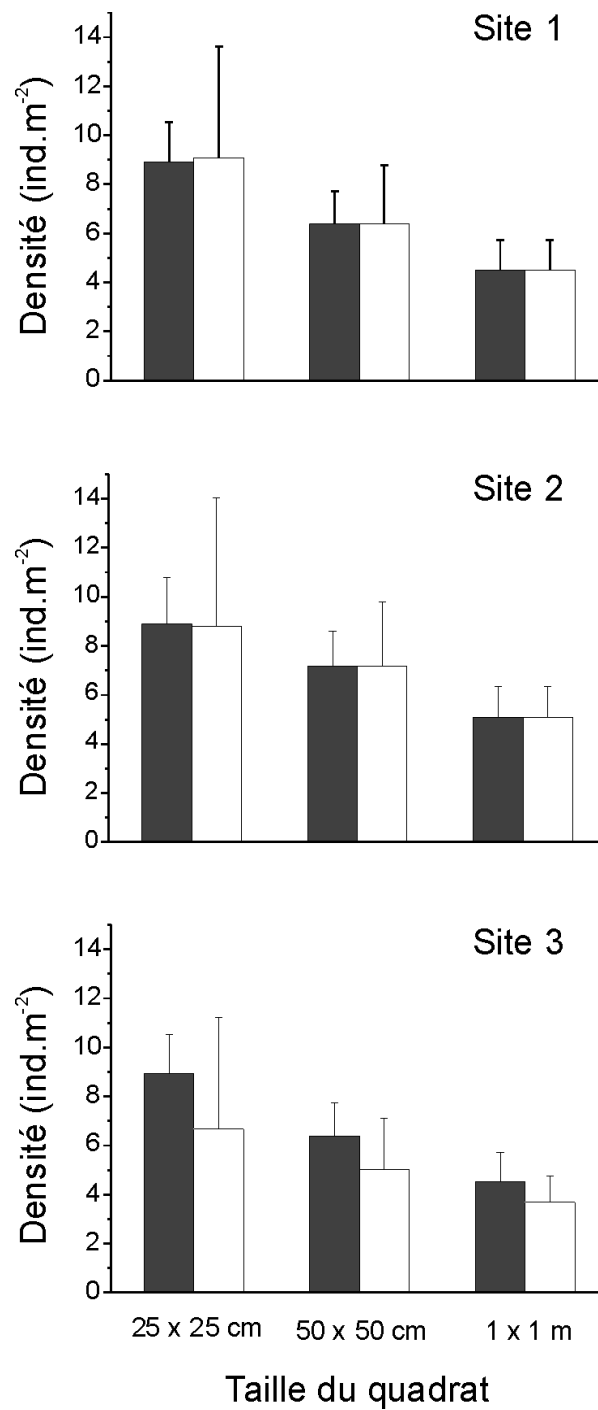


Figure 68 : Effet de la taille de l'échantillon sur la densité de la faune de la litière

Barre grises: densités obtenue par agrégation des observations en échantillons composites

Barres blanches : densités obtenues par extrapolation des observées

(Barres d'erreur : écart type)

L'écart type des densités augmente très fortement lorsque la taille des quadrats d'échantillonnage diminue, mais uniquement lorsque les densités ont été extrapolées. Dans les données obtenues par échantillonnage composite, l'écart type ne diffère pas selon la taille unitaire des quadrats.

Les densités obtenues par extrapolation et par échantillonnage composites sont très similaires dans les sites 1 et 2. Dans le site 3, les différences de densité selon la taille des quadrats ne sont pas aussi fortes avec les densités obtenues par extrapolation qu'avec les données obtenues par échantillonnage composite.

6.3.4 Discussion

La taille du quadrat d'échantillonnage influence très fortement les densités apparentes de la macrofaune de litière, quelque soit la manière de rapporter les densités en m^2 . Lorsque la taille des quadrats diminue de 1m à 25 cm de côté, l'estimation de la densité est quasiment doublée. Ceci constitue un biais, qui apparaît inversement proportionnel) la taille du quadrat. Par ailleurs, la variance augmente très fortement lorsque la taille des quadrats diminue, lorsque l'on extrapole les densités. Autrement dit l'extrapolation linéaire des données aboutit à des variances très élevées, ou autrement dit, à une précision très faible.

Les deux façons d'extrapoler les densités biaisent à peu près de la même manière les résultats. Notons cependant que dans le site où la courbe d'accumulation des individus est la plus proche de celle théoriquement obtenue si les densités étaient distribuées homogènement, le biais dû à la taille des quadrats ne paraît aussi élevé par extrapolation que par échantillonnage composite.

L'ensemble de ces résultats suggère que le biais serait en partie dépendant de la distribution spatiale des organismes, à fine échelle. S'il existe une micro hétérogénéité de la distribution spatiale de la faune en forêt sur une échelle inférieure au m^2 , elle serait "gommée" lorsque l'on échantillonne avec un quadrat de $1m^2$, (les variations de densité ont lieu au sein du quadrat), mais elle créerait de la variabilité lorsque l'on échantillonne avec des quadrats plus petits (Figure 69). Un tel exemple de microvariabilité a déjà été mis en évidence en pâturage au chapitre 4.1 p.99, du fait de là la présence de touffes et de branches mortes, et dans d'autres études (Rossi 2003; Rossi & Nuutinen 2004).

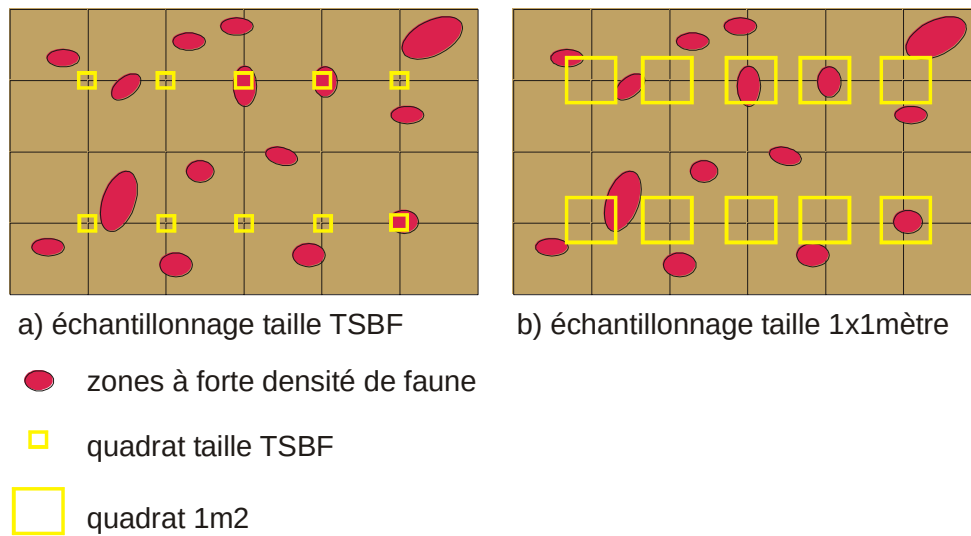


Figure 69 : Illustration du rôle possible de l'existence d'une microhétérogénéité spatiale de la faune du sol expliquant l'effet "taille" du quadrat d'étude.

Sous l'hypothèse d'une microhétérogénéité spatiale de la faune, il y a des petites zones de plus forte densité (patches). **a)** Lors d'un échantillonnage taille TSBF la surface recouverte par les quadrats ne comprendra généralement qu'un patch ou un inter-patch (gap), mais pas les 2. En conséquence la différence entre 2 quadrats pourra être élevée, ce qui augmentera la variabilité de la densité moyenne observée. **b)** lors d'un échantillonnage avec quadrat de taille supérieure, les carrés comprendront souvent une partie de patch et de gap, si bien qu'en moyenne les différences de densité entre quadrats sera moins élevée qu'en a), ce qui diminuera d'autant la variabilité potentielle de la moyenne.

6.3.5 Conclusion

Dans notre étude, les quadrats de taille inférieure au m² biaisent les densités de la macrofaune, en surestimant les densités. Avec un carré de 25 x 25 cm, les densités sont jusqu'à doublées. Si le biais semble à peu près identique selon la méthode d'extrapolation des données, la reconstitution des densités par échantillons composites simulés s'avère beaucoup plus précise que l'extrapolation linéaire, du fait de sa faible variance.

Il est donc important de prendre en compte la taille du support d'échantillonnage ainsi que la méthode d'extrapolation des données lors des communications ou lors des comparaisons inter – études. En particulier, dans le contexte de la constitution de bases de données regroupant les résultats de nombreuses études, il apparaît fondamental de présenter les données brutes, c'est à dire exprimée dans leur unité de mesure originelles, sans moyenner les valeurs.

7 Conclusion générale

En adoptant une approche multi-échelle, nous avons pu apporter des éléments de réponse aux trois questions fondamentales justifiant ce travail, en plus des aspects méthodologiques :

Quelle est l'influence de la coupe de la forêt sur la macrofaune du sol, à Benfica ?

Quels facteurs environnementaux, biotiques et abiotiques, influencent la macrofaune du sol ?

Quelles relations existe t-il entre la diversité végétale et la diversité de la macrofaune du sol ?

7.1 Influence de la coupe de la forêt sur la macrofaune du sol, à Benfica

Nos résultats montrent sans équivoque à quel point la coupe de la forêt, accompagnée de ses phases de brûlis, transforme radicalement la communauté de la macrofaune du sol. Celle - ci voit sa diversité et sa densité réduites de manière très importante. L'exploitation des nouvelles terres en pâturages extensifs ne fait apparemment que conforter cette tendance, sans réel espoir d'amélioration. Dans une optique de conservation des espèces, la mise en pâturage de la forêt apparaît donc comme très néfaste pour la macrofaune du sol.

Cependant la résilience de celle - ci en jachère nuance ce tableau. Les parcelles abandonnées sont très vite recolonisées par de nombreuses espèces végétales et faunistiques, et revêtent en dix ans seulement l'aspect de véritables forêts secondaires. La macrofaune du sol présente rapidement des communautés relativement similaires à celle de la forêt, tout au moins en termes de structure et de composition spécifiques.

L'ambivalence du devenir de la macrofaune du sol après la coupe de forêt, suggère que les modes de mises en valeur agricoles conservant au maximum la forêt, telle l'agroforesterie ou l'extractivisme, sont souhaitables dans une optique de conservation de la biodiversité (Leakley 1999).

7.2 Les facteurs qui influencent la macrofaune du sol à Benfica

En étudiant la macrofaune du sol avec des échelles d'observations variées, nous avons pu isoler des facteurs environnementaux qui semblent gouverner celle-ci sur des échelles spatiales distinctes. Cette approche "multi-scalaire", ou "multi-échelle", chère à l'écologie du paysage, nous a montré qu'un même facteur, tel l'humidité du sol ou la diversité végétale, pouvait agir sur la macrofaune du sol à une certaine échelle, mais pas à une autre. Ceci illustre bien l'importance des choix d'échelle d'observation. En considérant l'ensemble des résultats obtenus, nous pouvons dresser un schéma synthétique des facteurs influençant la macrofaune du sol à Benfica (Figure 70).

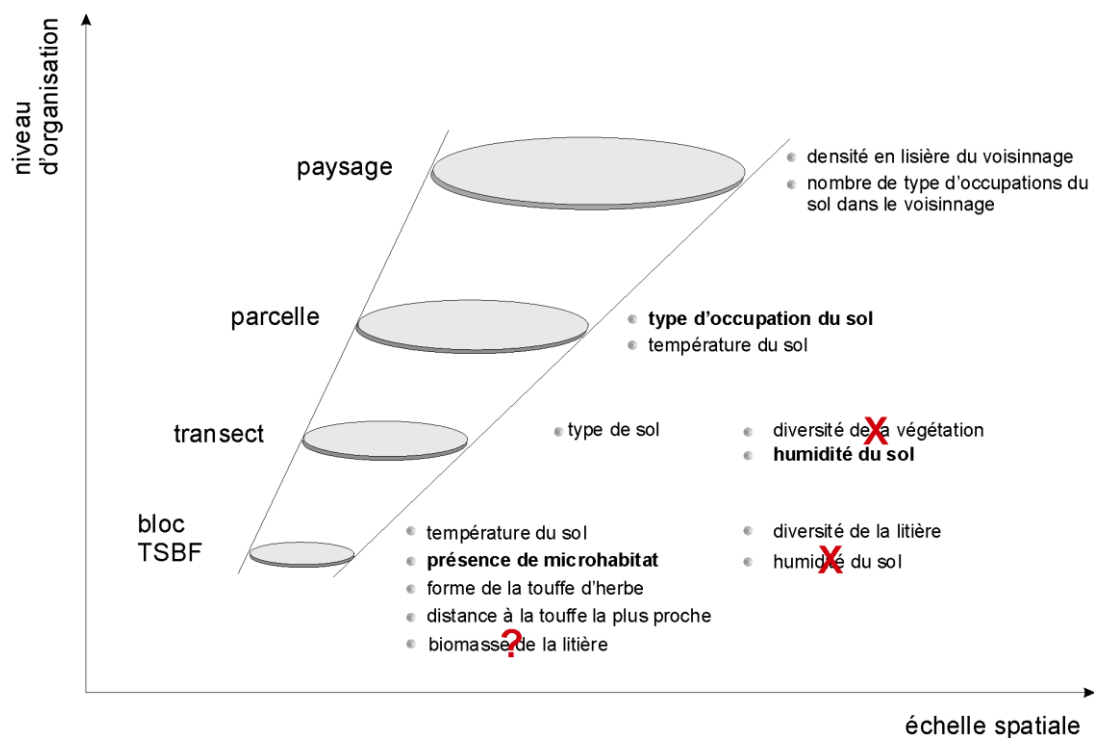


Figure 70 : Bilan des facteurs étudiés au sein de l'approche multi-échelle

(Les facteurs principaux sont en gras, les facteurs barrés d'une croix n'ont pas d'influence, les points d'interrogations indiquent les relations ambiguës)

Nous avons ainsi trouvé qu'à petite échelle, les microhabitats, tels les touffes d'herbe et les troncs au sol, abritaient une faune beaucoup plus riche que le sol nu, en pâturage. Au niveau du transect, nous avons remarqué que la richesse spécifique de la macrofaune était relativement bien corrélée à l'humidité du sol. Au niveau de la parcelle, le type d'occupation du sol est apparu comme un facteur déterminant la richesse et la densité de la macrofaune du sol. Au niveau du paysage, la richesse de la macrofaune présente une relation significative avec la diversité en occupation du sol et la densité en lisières, considérées dans un rayon de 250 mètres.

L'ensemble de ces résultats permet d'avoir une vision plus globale qu'une approche mono scalaire. Elle offre par ailleurs un cadre pour les futures études de la macrofaune du sol à Benfica.

7.3 Relations entre la diversité végétale et la diversité de la macrofaune du sol

Les relations entre la diversité épigée et endogée (Figure 71, rond 1) sont souvent considérées isolément de leur incidence sur le fonctionnement de l'écosystème, ou du moins du sol. Pourtant en étudiant les travaux portant sur la diversité et le fonctionnement des écosystèmes, il apparaît que le problème est presque systématiquement abordé d'un point de vue purement épigé et souvent sous la forme diversité végétale – productivité, et que la plupart de ces études ne proposent pas de mécanismes causaux, si bien qu'elles se résument finalement à des corrélations entre grandeurs qui ne peuvent interagir qu'indirectement (Figure 71, rond 3) (voir typiquement : Hooper & Vitousek 1998 ; Haddad et al. 2001 ; Andow 1991 ; Murdoch et al. 1972 ; Siemann 1998 ; Southwood et al. 1979 ; Tilman et al. 1996 ; et au contraire : Bardgett & Shine 1999 ; Degens 1998 ; Loreau 2001 ; Hooper et al. 2000 ; Mikola & Setälä 1998 ; Naeem et al. 1994b). Dès que l'on essaie de dégager les mécanismes pouvant entrer en jeu, l'importance du compartiment sol devient primordiale et incontournable, si bien que l'importance des relations entre diversité épigée et endogée revêt une autre dimension.

Dans ce travail, nous avons étudié ces relations par corrélations entre données de terrain ainsi que par expérimentations. La première approche (Figure 71, rond 4) nous a montré que la diversité de la macrofaune était corrélée avec la diversité de la litière, lorsque l'on raisonne au niveau du point d'échantillonnage. En revanche, lorsque l'on raisonne au niveau du transect, la relation avec la diversité de la végétation n'est pas du tout significative. Ceci suggère que c'est la diversité "réalisée" ou "locale", c'est à dire celle avec laquelle la macrofaune du sol est directement en contact, qui va l'influencer, et non pas la diversité "environnante" (ceci souligne à nouveau l'intérêt des approches multiscalaires). Cependant ces résultats ne peuvent être que le fruit d'interactions indirectes, et ne fournissent pas d'indications sur les mécanismes mis en jeu.

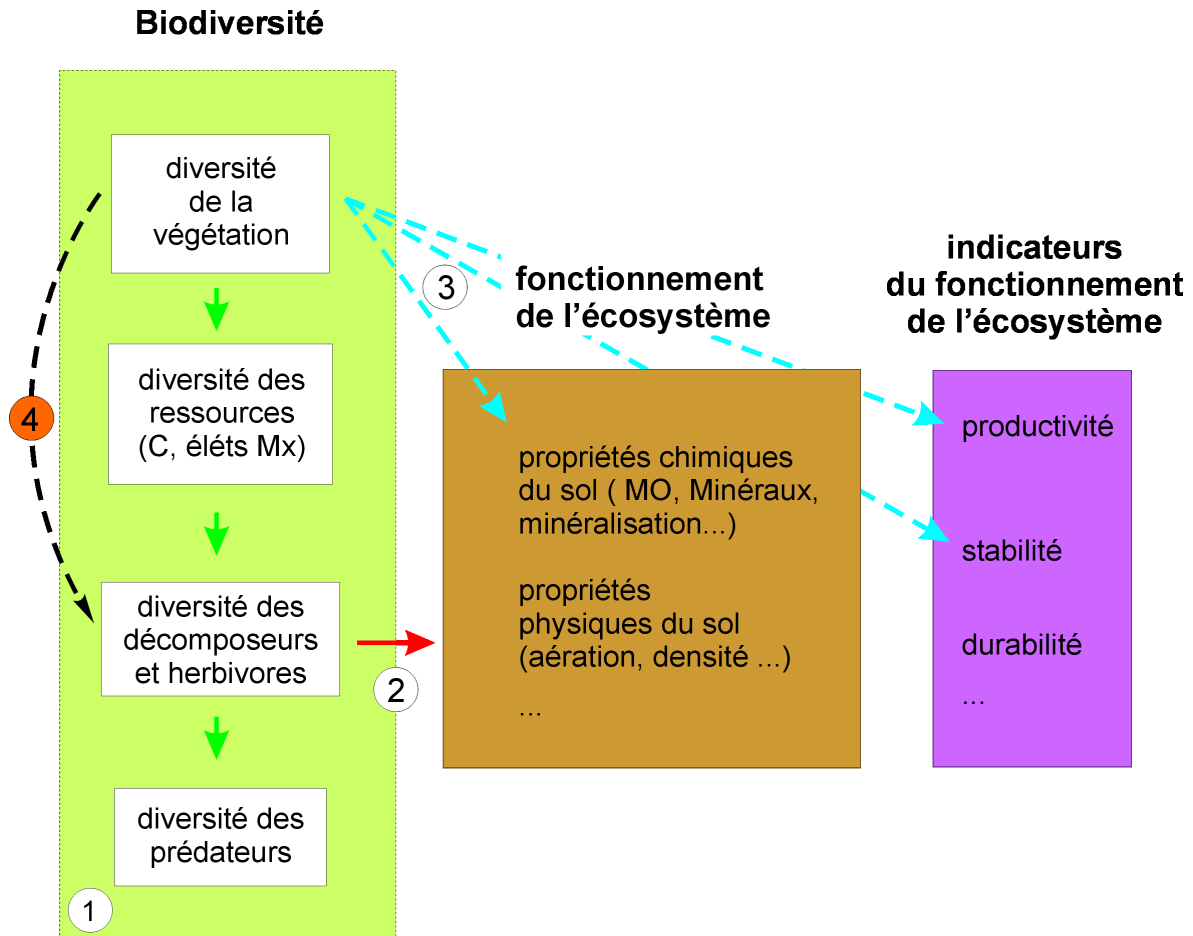


Figure 71 : Schéma conceptuel conciliant les approches corrélatives et mécanistes sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes

Les études précédentes sur le sujet ont déjà montré des exemples de relation significative entre les deux diversités, mais ce n'est pas une règle générale. Dans la plupart des modèles conceptuels, la possibilité d'une relation entre les deux diversités est finalement expliquée par un jeu de complémentarité entre la diversité des ressources et la spécificité des consommateurs. De cette manière, les espèces n'entrent pas en compétition pour les ressources, et la diversité peut être maximisée. Cette hypothèse demeure tributaire de la deuxième supposition, celle de la spécificité des régimes alimentaires, et ouvre en grand la porte aux détracteurs de l'hypothèse, qui font remarquer que si les espèces ont des contributions véritablement différentes au fonctionnement de l'écosystème, alors c'est l'identité des espèces qui est primordiale, et non pas la diversité, ou au moins pas de manière directe (Grime 1997). Face à ce débat, il apparaît plus que jamais nécessaire d'explorer les mécanismes possibles pouvant

entrer en jeu, et de déterminer le degré de spécificité des régimes alimentaires des organismes. Nous avons abordé ces dernier thèmes d'une manière originale par rapport à la plupart des expérimentations précédentes, en étudiant d'une part l'effet de la diversité végétale sur la "vitalité" des individus, et non pas sur la diversité de la faune, et d'autre part en étudiant les capacités digestives enzymatiques des animaux, qui reflètent d'une certaine façon leur spécificité trophique.

Nous avons ainsi voulu savoir si un régime alimentaire plus diversifié serait bénéfique pour les individus, ou s'il n'a aucune incidence. Cela permet d'adresser de manière détournée le problème de la spécificité des régimes alimentaires. Les deux expérimentations menées ne montrent pas d'effet significatif de la diversité ou de l'identité des espèces végétales sur la "vitalité" de la macrofaune. Ces résultats ne supportent donc pas le mécanisme que nous avons voulu tester. L'étude des spectres enzymatiques de plusieurs espèces suggère que les activités de dégradation diffèrent beaucoup entre les grands groupes zoologiques étudiés, mais pas entre les espèces au sein de ceux - ci (termite, vers de terre ou diplopode, en l'occurrence), ce qui conforte les théories basées sur la redondance des espèces et sur les groupes fonctionnels.

7.4 Perspectives

Il pourrait être intéressant d'étudier si l'effet de la coupe de la forêt observé dans Benfica se retrouve dans des zones d'Amazonie situées sur des systèmes pédologiques différents, ou ayant adopté des options de gestion ou des mises en valeur du sol différentes. En couplant de telles approches à des études agro – économiques, les liens entre la macrofaune du sol et les performances des exploitations pourraient être explorés.

L'étude au niveau du paysage suggère que la structure du paysage peut avoir une certaine influence sur la richesse spécifique de la macrofaune. Afin de conforter ces résultats assez prometteurs, il serait également utile d'étendre ce type d'étude à des zones différentes, pour vérifier si cette relation se retrouve. Afin de mieux comprendre les mécanismes sous jacents, il apparaît nécessaire de caractériser les flux d'organismes, en particulier en fonction de leurs traits d'histoire de vie. Cela permettrait en particulier de déterminer si les espèces qui se développent en pâturage viennent d'autres pâturages, de la forêt, où si elles correspondent uniquement à des espèces ayant survécu à la coupe de la forêt. Sans cette connaissance, il paraît difficile de proposer des options de gestion bénéfiques pour la macrofaune du sol.

La relation significative observée entre la biodiversité de la litière et de la végétation suggère que la diversité "épigée" influence la macrofaune du sol. Ces résultats confortent donc la thématique de la relation biodiversité épigée – endogée. Cependant le manque d'études similaires ne permet pas de discuter de la généralité du phénomène. Il pourrait donc être intéressant d'intégrer en routine l'étude de la diversité de la végétation au sein des protocoles standards d'échantillonnage de la macrofaune du sol. Enfin, il serait intéressant de mieux mesurer la contribution de la diversité de la faune du sol au fonctionnement du sol, en veillant à intégrer le rôle du compartiment "épigé".

8 Références bibliographiques

- Allen, T. F. H., R. V. O'Neill, et T. W. Hoekstra.** 1987. Interlevel relations in ecological research and management : some working principles from hierarchy theory. *Journal of Applied Systems Analysis* 14:63-79.
- Allen, T. F. H., et T. B. Starr** 1982. *Hierarchy : Perspectives for Ecological Complexity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Anderson, J. M., et D. E. Bignell.** 1980. Bacteria in the food, gut content and faeces of the litter feeding millipede *Glomeris marginata*. *Soil Biology and Biochemistry* 12:251-254.
- Andow, D. A.** 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36:561-586.
- Andresen, E.** 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26:87-97.
- Baar, R., M. D. R. Cordeiro, M. Denich, et H. Fölster.** 2000. Floristic inventory of secondary vegetation in agricultural systems of East-Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 13:501-528.
- Baldissera, R., G. Ganade, et S. B. Fontoura.** 2004. Web spider community response along an edge between pasture and *Araucaria* forest. *Biological Conservation* 118:403-409.
- Bardgett, R. D., et A. Shine.** 1999. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 31:317-321.
- Bardgett, R. D., D. A. Wardle, et G. W. Yeates.** 1998. Linking above-ground and below ground interactions: How plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1867-1878.
- Barone, J. A.** 1998. Host - specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 67:400-409.
- Barros, E., B. Pashani, R. Constantino, et P. Lavelle.** 2002. Effects of land-use system on the soil macrofauna in western Brazilian Amazonia. *Biology and Fertility of Soils* 35:338-347.
- Basset, Y., H.-P. Aberlenc, H. Barrios, G. Curtelli, J.-M. Bérenger, J.-P. Vesco, P. Causse, A. Haug, A.-S. Hennion, L. Lesobre, F. Marquès, et R. O'Meara.** 2001. Stratification and diel activity of arthropods in a lowland rainforest in Gabon. *Biological Journal of the Linnean Society* 72:585-607.
- Bellehumeur, C., et P. Legendre.** 1997. Aggregation of sampling units: an analytical solution to predict variance. *Geogr Anal* 29:258-266.
- Bellehumeur, C., P. Legendre, et D. Marcotte.** 1997. Variance and spatial scales in a tropical rain forest: Changing the size of sampling units. *Plant Ecology* 130:89-98.
- Bengtsson, J.** 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology* 10:191-199.
- Bond, E. M., et J. M. Chase.** 2002. Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters* 5:467-470.
- Bonkowski, M., S. Scheu, et M. Schaeffer.** 1998. Interactions of earthworms (*Octolasion lacteum*), millipedes (*Glomeris marginata*) and plants (*Hordelymus europeaus*) in a beachwood on a basalt hill: implications for litter decomposition and soil formation. *Applied Soil Ecology* 9:161-166.

- Bouché, M. B.** 1977. Stratégies lombriciennes. Pages 122-132. Soil Organism as Components of Ecosystems. Ecological Bulletin, Stockholm.
- Bowne, D. R., et M. A. Bowers.** 2004. Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape Ecology* 19:1-20.
- Brosse, S., J. L. Giraudel, et S. Lek.** 2001. Utilisation of non-supervised neural networks and principal components analysis to study fish assemblages. *Ecological Modelling* 146:159-166.
- Brosse, S., J.-F. Guegan, J.-N. Tourenq, et S. Lek.** 1999. The use of artificial neural networks to assess fish abundance and spatial occupancy in the littoral zone of a mesotrophic lake. *Ecological Modelling* 120:299-311.
- Brown, G. G., I. Barois, et P. Lavelle.** 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology* 36:177-198.
- Brown, G. G., N. P. Benito, A. Pasini, K. S. Sautter, M. d. F. Guimaraes, et E. Torres.** 2003. No-tillage greatly increases earthworm populations in Parana state, Brazil. *Pedobiologia* 47:764-771.
- Bruckner, A., E. Kandeler, et C. Kampicher.** 1999. Plot-scale spatial patterns of soil water content, pH, substrate-induced respiration and N mineralization in a temperate coniferous forest. *Geoderma* 93:207-223.
- Brussaard, J., V. M. Behan-Pelletier, D. E. Bignell, V. K. Brown, W. Didden, P. Folgarait, C. Fragoso, D. W. Freckman, V. V. S. R. Gupta, T. Hattori, D. L. Hawksworth, C. Klopatek, P. Lavelle, D. W. Malloch, J. Rusek, B. Söderström, J. M. Tiedje, et R. A. Virginia.** 1997. Biodiversity and Ecosystem Functioning in Soil. *Ambio* 26:563-570.
- Buechner, M.** 1987. Conservation in Insular Parks: Simulation of Factors Affecting the Movements of Animal Across Park Boundaries. *Biological Conservation* 41:57-76.
- Bunnell, F. L., et D. J. Huggard.** 1999. Biodiversity across spatial and temporal scales: problems and opportunities. *Forest Ecology and Management* 115:113-126.
- Burel, F., et J. Baudry** 1999. *Ecologie dy paysage. Concepts, méthodes et applications.* Tec & Doc, Paris.
- Burel, F., J. Baudry, P. Clergeau, P. Constant, et M. Eybert, C.** 1992. Approche spatiale des phénomènes écologiques : échelles et hiérarchie. *Bulletin d'écologie* 23:93-101.
- Burrough, P. A.** 1987. Spatial aspects of ecological data. Pages 213-251 in R. H. G. Jongman, C. J. F. Ter Braak, et O. R. R. Van Tongeren, editors. *Data analysis in community and landscape ecology.* Pudoc Wageningen.
- Byzov, B. A., A. V. Kurakov, E. B. Tretyakova, V. N. Thanh, L. N.D.T., et Y. R. Rabinovich.** 1998. Principles of the digestion of microorganisms in the gut of soil millipedes: specificity and possible mechanisms. *Applied Soil Ecology* 9:145-151.
- Callham, M. A., J. M. Blair, T. C. Todd, D. J. Kitchen, et M. R. Whiles.** 2003. Macroinvertebrates in North American tallgrass prairie soils: effects of fire, mowing, and fertilization on density and biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 35:1079-1093.

- Caner, L., B. Zeller, E. Dambrine, J.-F. Ponge, M. Chauvat, et C. Llanque.** 2004. Origin of the nitrogen assimilated by soil fauna living in decomposing beech litter. *Soil biology & Biochemistry* 36:1861-1872.
- Carvalho, K. S., et H. L. Vasconcelos.** 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation* 91:151-157.
- Castano-Meneses, G., et J. G. Palcios-Vargas.** 2003. Effect of fire and agricultural practices on neotropical ant communities. *Biodiversity and Conservation* 12:1913-1919.
- Chapin, F. S. I., E. S. Zavaleta, V. T. Eviners, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, et M. C. Mack.** 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- Charrier, S., S. Petit, et F. Burel.** 1997. Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: a radio-tracing study. *Agriculture Ecosystems and Environment* 61:133-144.
- Chust, G., J. L. Pretus, D. Ducrot, A. Bedos, et L. Deharveng.** 2003. Identification of landscape units from an insect perspective. *Ecography* 26:257-268.
- Cochran, W. G., et G. M. Cox** 1950. *Experimental designs*. John Wiley & Sons.
- Collet, N. G.** 1998. Effects of two short rotation prescribed fires in autumn on surface-active arthropods in dry sclerophyll eucalyptus forest of west-central Victoria. *Forest Ecology and Management* 107:253-273.
- Collinge, S. K., et T. D. Palmer.** 2002. The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. *Landscape Ecology* 17:647-656.
- Curry, J. P.** 1987. The invertebrate fauna of grassland and its influence on productivity. III. Effects on soil fertility and plant growth. *Grass and Forage Science* 42:325-341.
- Dangerfield, J. M., et S. K. Kaunda.** 1994. Millipede behaviour in a savanna woodland habitat in south-east Botswana. *African Journal of Ecology* 32:337-341.
- De Deyn, G. B., C. E. Raaijmakers, H. R. Zoomer, M. P. Berg, P. C. de Ruiter, H. A. Verhoef, T. M. Bezemer, et W. H. van der Putten.** 2003. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422:711-713.
- Decaëns, T., J. J. Jiménez, A. Chauvel, E. Blanchart, C. Fragoso, et P. Lavelle.** 2004. Soil macrofauna communities in permanent pastures derived from tropical forest or savanna. *Agriculture Ecosystems and Environment* 103:301-312.
- Decaëns, T., P. Lavelle, J. J. Jiménez, G. Escobar, et G. Rippenstein.** 1994. Impact of land management on soil macrofauna in the Oriental Llanos of Colombia. *European Journal of Soil Biology* 30:157-168.
- Decaëns, T., L. Mariani, et P. Lavelle.** 1999. Soil surface macrofauna communities associated with earthworm casts of the Eastern Plains of Colombia. *Applied Soil Ecology* 13:87-100.
- Decaëns, T., et J.-P. Rossi.** 2001. Spatio-temporal structure of earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture. *Ecography* 24:671-682.
- Degens, B. P.** 1998. Microbial functional diversity can be influenced by the addition of simple organic substrates to soil. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1981-1988.
- Deschaseaux, A., et J.-F. Ponge.** 2001. Changes in the composition of humus profiles near the trunk base of an oak tree (*Quercus petraea* (Mattus.) Liebl.). *European Journal of Soil Biology* 37:9-16.

- Desjardins, T., E. Barros, M. Sarrazin, C. Girardin, et A. Mariotti.** 2004, in press. Effects of forest conversion to pasture on soil carbon content and dynamics in Brazilian Amazonia. *Agriculture Ecosystems and Environment*.
- Dias, C. D.** 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 11:326-330.
- Didham, R. K.** 2001. The Influence of Edge Effects and Forest Fragmentation on Leaf Litter Invertebrates in Central Amazonia. Pages 55-70 in R. O. Bierregaard, C. Gascon, T. E. Lovejoy, et C. G. Mesquita, editors. *Lessons From Amazonia. The ecology and conservation of a fragmented forest*. Yale University Press, New Haven & London.
- Didham, R. K., P. M. Hammond, J. H. Lawton, P. Eggleton, et N. E. Stork.** 1998. Beetle species response to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68:295-323.
- Dobson, A.** 1995. Biodiversity and human health. *Trends in Ecology and Evolution* 10:390-391.
- Dufrêne, M., et P. Legendre.** 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.
- Dungan, J. L., J. N. Perry, M. R. T. Dale, P. Legendre, S. Cistrion-Poustry, M.-J. Fortin, A. Jakomulska, M. Miriti, et M. S. Rosenberg.** 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* 25:626-640.
- Dunn, R. R.** 2004. Managing the tropical landscape: a comparison of the effects of logging and forest conversion to agriculture on ants, birds, and lepidoptera. *Forest Ecology and Management* 191:215-224.
- Edwards, C. A.** 1998. *Earthworm Ecology*. St. Lucie Press, LEWIS, Boca Raton, Boston, London, New York, Washington D.C.
- Efron, B., et R. J. Tibshirani** 1993. *An introduction to the Bootstrap*. Chapman & Hall, New York.
- Eggleton, P., D. E. Bignell, S. Hauser, L. Dibog, L. Norgrove, et B. Madong.** 2002. Termite diversity across an anthropogenic disturbance gradient in the humid forest zone of West Africa. *Agriculture Ecosystems and Environment* 90:189-202.
- Eggleton, P., D. E. Bignell, W. A. Sands, N. A. Mawdsley, J. H. Lawton, T. G. Wood, et N. C. Bignell.** 1996. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B - Biological Sciences* 351:51-68.
- Ettema, C. H., et D. A. Wardle.** 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17:177-183.
- Flegel, M., S. Schrader, et H. Zhang.** 1998. Influence of food quality on the physical and chemical properties of detritivorous earthworm casts. *Applied Soil Ecology* 9:263-269.
- Fragoso, C., P. Lavelle, E. Blanchart, B. Senapati, J. J. Jiménez, M. de los Angeles, T. Decaëns, et J. Tondoh.** 1999. Earthworm Communities of Tropical Agroecosystems: Origin, Structure and Influence of Management Practices. Pages 27-55 in P. Lavelle, L. Brussard, et P. Hendrix, editors. *Earthworm Management in Tropical Agroecosystems*. CAB International, Wallingford, UK.

- Fromm, H., K. Winter, J. Filser, R. Hantschel, et F. Beese.** 1993. The influence of soil type and cultivation system on the spatial distributions of the soil fauna and microorganisms and their interactions. *Geoderma* 60:109-118.
- Gascon, C., G. B. Williamson, et G. A. B. da Fonseca.** 2000. Receding Forest Edges and Vanishing Reserves. *Science* 288:1356-1358.
- Gevrey, M., I. Dimopoulos, et S. Sek.** 2003. Review and comparison of methods to study the contribution of variables in artificial neural networks. *Ecological Modelling* 160:249-264.
- Giller, P. S.** 1984. *Community structure and the Niche*. Chapman & Hall, London.
- Gillon, D., et J.-F. David.** 2001. The use of near infrared reflectance spectroscopy to study chemical changes in the leaf litter consumed by saprophagous invertebrates. *Soil Biology and Biochemistry* 33:2159-2161.
- Gimeno-Garcia, E., V. Andreu, et J. L. Rubio.** 2004. Spatial patterns of soil temperatures during experimental fires. *Geoderma* 118:17-38.
- Givnish, J. T.** 1994. Does diversity beget stability? *Nature* 371:113-114.
- Goldsbrough, C. L., D. F. Hochuli, et R. Shine.** 2003. Invertebrate biodiversity under hot rocks: habitat use by the fauna of sandstone outcrops in the Sydney region. *Biological Conservation* 109:85-93.
- Gonzalez, G., et X. Zou.** 1999. Plant and Litter Influences on Earthworm Abundance and Community Structure in a Tropical Wet Forest. *Biotropica* 31:486-493.
- Gotelli, N. J., et A. M. Ellison.** 2002. Biogeography at regional scale: determinant of ant species density in New England bogs and forests. *Ecology* 83:1604-1609.
- Gourbière, F., et D. Debouzie.** 1995. Spatial distribution and estimation of forest floor components in a 37-years-old *Casuarina equisetifolia* (Forst.) plantation in coastal senegal. *Soil biology & Biochemistry* 27:297-304.
- Grime, J. P.** 1997. Biodiversity and Ecosystem Function: The Debate Deepens. *Science* 277:1260-1261.
- Haddad, N. M., D. Tilman, J. Haarstad, M. Ritchie, et M. H. Knops.** 2001. Contrasting Effects of Plant Richness and Composition on Insect Communities: A Field Experiment. *American naturalist* 158:17-35.
- Hanlon, R. D. G.** 1981a. Some factors influencing microbial growth on soil animal faeces. I. Bacteria and fungal growth on particulate oak leaf litter. *Pedobiologia* 21:257-263.
- Hanlon, R. D. G.** 1981b. Some factors influencing microbial growth on soil animal faeces. II. Bacteria and fungal growth on soil animal faeces. *Pedobiologia* 21:265-270.
- Hansen, R. A., et D. C. Coleman.** 1998. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (Acari: Oribatida) in litterbags. *Applied Soil Ecology* 9:17-23.
- He, F., et P. Legendre.** 1996. On species-area relations. *American naturalist* 148:719-737.
- He, F., et P. Legendre.** 2002. Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology* 83:1185-1198.
- Hector, A.** 1998. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos* 82:597-599.
- Hendricks, W. A.** 1956. *The Mathematical theory of Sampling*. The Scarcecrow Press, New Brunswick, USA.

- Höfer, H., W. Hanagarth, M. Garcia, C. Martius, E. Franklin, J. Römbke, et L. Beck.** 2001. Structure and function of soil fauna communities in Amazonian anthropogenic ecosystems. *European Journal of Soil Biology* 37:229-235.
- Hooper, D. U., D. E. Bignell, V. K. Brown, L. Brussard, J. M. Dangerfield, D. H. Wall, D. A. Wardle, D. C. Coleman, K. E. Giller, P. Lavelle, W. H. Van der Putten, P. C. de Ruiter, J. Rusek, W. H. Silver, J. M. Tiedje, et V. Wolters.** 2000. Interactions between Aboveground and Belowground Biodiversity in Terrestrial Ecosystems: Patterns, Mechanisms, and Feedbacks. *Bioscience* 50:1049-1061.
- Hooper, D. U., et P. M. Vitousek.** 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68:121-149.
- Humphrey, J. W., C. Hawes, A. J. Peace, R. Ferris-Kaan, et M. R. Jukes.** 1999. Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. *Forest Ecology and Management* 113:11-21.
- Huston, M. A.** 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110:449-460.
- James, F. C., et N. O. Wamer.** 1982. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology* 63:159-171.
- James, S. W.** 1982. Effects of fire and soil type on earthworm population in a tallgrass prairie. *Pedobiologia* 24:37-40.
- Jimenez, J. J., J.-P. Rossi, et P. Lavelle.** 2001. Spatial distribution of earthworms in acid - soil savannas of the eastern plains of Colombia. *Applied Soil Ecology* 17:267-278.
- Joffre, R., D. Gillon, P. Dardenne, R. Agneessens, et R. Biston.** 1992. The use of near-infrared reflectance spectroscopy in litter decomposition studies. *Annales des Sciences Forestières* 49:481-488.
- Johnson, K. H., K. A. Vogt, H. J. Clark, O. J. Schmitz, et D. J. Vogt.** 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 11:372-377.
- Jokimäki, J., E. Huhta, J. Itämes, et P. Rahko.** 1998. Distribution of arthropods in relation to forest patch size, edge, and stand characteristics. *Canadian Journal of Forest Research - Revue Canadienne de Recherche Forestière* 28:1068-1072.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, et M. Shachak.** 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- Kheirallah, A. M.** 1979. Behavioural preference of *Julus scandinavus* (Myriapoda) to different species of leaf litter. *Oikos* 33:466-471.
- Krebs, C. J.** 1999. *Ecological Methodology*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, USA.
- Laurance, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin-de Merona, et S. G. Laurance.** 1998. Rain Forest Fragmentation and the Dynamics of Amazonian Tree Communities. *Ecology* 79:2032-2040.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance, et E. Sampaio.** 2001. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-year Investigation. *Conservation Biology* 16:605-618.
- Lavelle, P.** 1986. Associations mutualistes avec la microflore du sol et richesse spécifique sous les tropiques : l'hypothèse du premier maillon. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences série III - Sciences de la vie - Life Sciences T. 302, Sér. III*:11-14.

- Lavelle, P.** 1987. Interactions, hiérarchies et régulations dans le sol : à la recherche d'une nouvelle approche conceptuelle. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 24:219-229.
- Lavelle, P.** 2002. Functional domains in soils. *Ecological Research* 17:441-450.
- Lavelle, P., D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P. Roger, P. Ineson, O. W. Heal, et S. Dhillon.** 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33:159-193.
- Lavelle, P., et B. Pashanasi.** 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia* 22:283-291.
- Lavelle, P., et A. V. Spain** 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Scientific Publications, Amsterdam.
- Leakley, R. R. B.** 1999. Potential for novel food products from agroforestry trees: a review. *Food Chemistry* 66:1-14.
- Legendre, P., et L. Legendre** 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam, Boston, London, New York, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo.
- Leroy, C., F. Toutain, et P. Lavelle.** 1992. Variations des caractéristiques de l'humus forestier d'un sol ferrallitique (Guyane) selon l'essence arborée considérée. Résultats préliminaires. *Cahier de l'Orstom, Série Pédologique* 27:37-48.
- Levin, S. A.** 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967.
- Levins, S. A.** 1970. Extinctions. Pages 77-107. *Some mathematical questions in biology*. American Mathematics Society, Providence, Rhode Island.
- Loranger, G., J.-F. Ponge, E. Blanchart, et P. Lavelle.** 1999. Influence of agricultural practices on arthropod communities in a vertisol (Martinique). *European Journal of Soil Biology* 34:157-165.
- Loranger, G., J.-F. Ponge, D. Imbert, et P. Lavelle.** 2002. Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. *Biology and Fertility of Soils* 35:247-252.
- Loreau, M.** 2001. Microbial diversity, producer-decomposer interactions and ecosystem processes: a theoretical model. *Proceedings of the Royal Society of London series B-Biological sciences* 268:303-309.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, et D. A. Wardle.** 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294:804-808.
- Manly, B. F. J.** 1997. *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, New York.
- Marasas, M. E., S. J. Sarandon, et A. C. Cicchino.** 2001. Changes in soil arthropod functional group in a wheat crop under conventional and no tillage systems in Argentina. *Applied Soil Ecology* 18:61-68.
- Maraun, M., et S. Scheu.** 1996. Changes in microbial biomass, respiration and nutrient status of beech (*Fagus sylvatica*) leaf litter processed by millipedes (*Glomeris marginata*). *Oecologia* 107:131-140.
- Margerie, P., T. Decaëns, F. Bureau, et D. Alard.** 2001. Spatial distribution of earthworm species assemblages in a chalky slope of the Seine Valley (Normandy, France). *European Journal of Soil Science* 37:291-296.
- Mariani, L., N. Bernier, J. J. Jimenez, et T. Decaëns.** 2001. Régime alimentaire d'un vers de terre anécique des savannes colombiennes: une remise en question des

- types écologiques. Comptes rendus de l'Académie des Sciences série III - Sciences de la vie - Life Sciences 324:733-742.
- Martin, M., F. Bastardie, D. Richard, et F. Burel.** 2001. Studying boundary effects on animal movement in heterogeneous landscapes: the case of *Abax ater* (Coleoptera: Carabidae) in hedgerow network landscape. Comptes rendus de l'Académie des Sciences série III - Sciences de la vie - Life Sciences 324:1029-1035.
- Mc Garigal, K., et W. C. McComb.** 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range. Ecological Monographs 65:235-260.
- McBratney, A. B., et R. Webster.** 1986. Choosing functions for semi-variograms of soil properties and fitting them to sampling estimates. Journal of Soil Science 37:617-639J.
- McGrath, D. A., C. K. Smith, H. L. Gholz, et F. de Assis Oliveira.** 2001. Effects of Land-Use Change on Soil Nutrient Dynamics in Amazônia. Ecosystems 4:625-645.
- Mesquita, R. C. G., P. Delamônica, et W. F. Laurance.** 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. Biological Conservation 91:129-134.
- Mikola, J., et H. Setälä.** 1998. Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web. Oikos 83:180-194.
- Miyashita, T., M. Takada, et A. Shimazaki.** 2003. Experimental evidence that aboveground predators are sustained by underground detritivores. Oikos 103:31-36.
- Mrzljak, J., et G. Wiegand.** 2000. Spider colonization of former brown coal mining areas - time or structure dependent? Landscape and Urban planning 51:131-146.
- Murdoch, W. W., F. C. Evans, et C. H. Peterson.** 1972. Diversity and pattern in plants and insects. Ecology 53:819-828.
- Naeem, S.** 1998. Species Redundancy and Ecosystem Reliability. Conservation Biology 12:39-45.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton, et R. M. Woodfin.** 1994a. Biodiversity in model ecosystems. Nature 371:565.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton, et R. M. Woodfin.** 1994b. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. Nature 368:734-737.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton, et R. M. Woodfin.** 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B - Biological Sciences 347:249-262.
- Neary, D. G., C. C. Klopatek, L. F. DeBano, et P. F. Ffolliott.** 1999. Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. Forest Ecology and Management 122:51-71.
- Németh, A., et R. Herrera.** 1982. Earthworm populations in a Venezuelan tropical rainforest. Pedobiologia 23:437-443.
- Nicholson, P. B., et K. L. Bockock.** 1966. Studies on the decomposition of the faecal pellets of a millipede (*Glomeris marginata*). Journal of Ecology 54:755-766.

- Novotny, N., et Y. Basset.** 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89:564-572.
- Nuutinen, V., J. Pitkänen, E. Kuusela, T. Widbom, et H. Lohilahti.** 1998. Spatial variation of an earthworm community related to soil properties and yield in a grass-clover field. *Applied Soil Ecology* 8:85-94.
- Ortiz-Ceballos, A., et C. Fragoso.** 2004. Earthworms populations under tropical maize cultivation: the effect of mulching with velvetbean. *Biology and Fertility of Soils* 39:438-445.
- Ovaskainen, O., et I. Hanski.** 2003. The species-area relationship derived from species-specific incidence functions. *Ecology Letters* 6:903-909.
- Park, Y.-S., C. R., A. Compin, et S. Lek.** 2004. Applications of artificial neural networks for patterning and predicting aquatic insect species richness in running waters. *Ecological Modelling* 2004:265-280.
- Pena, N. M., A. Butet, Y. Delettre, P. Morant, et F. Burel.** 2003. Landscape context and carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture Ecosystems and Environment* 94:59-72.
- Perry, J. N.** 1998. Measures of spatial pattern for counts. *Ecology* 79:1008-1017.
- Perry, J. N., E. D. Bell, R. H. Smith, et I. P. Woivod.** 1996. SADIE: software to measure and model spatial pattern. *Aspects Appl Biol* 46:95-102.
- Petit, S., et F. Burel.** 1998. Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture Ecosystems and Environment* 69:243-252.
- Phillipson, J., R. Abel, J. Steel, et S. R. J. Woodell.** 1976. Earthworms and the factors governing their distribution in an English beechwood. *Pedobiologia* 16:258-285.
- Pimm, S. L.** 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307:321-326.
- Ponge, J.-F.** 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil biology & Biochemistry* 35:935-945.
- Puig, H.** 2001. La forêt tropicale humide. Belin, Paris.
- Purvis, A., et A. Hector.** 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405:212-219.
- Radford, B. J., A. C. Wilson-Rummenie, G. B. Simpson, K. L. Bell, et M. A. Fergusson.** 2001. Compacted soil affects soil macrofauna populations in a semi-arid environment in central Queensland. *Soil Biology and Biochemistry* 33:1869-1872.
- Rohde, C. A.** 1976. Composite Sampling. *Biometrics* 32:273-282.
- Rossi, J.-P.** 1996. Statistical tool for soil biology 11. Autocorrelogram and Mantel test. *European Journal of Soil Biology* 32:195-203.
- Rossi, J.-P.** 2003. Clusters in earthworm spatial distribution. *Pedobiologia* 47:490-496.
- Rossi, J.-P., et P. Lavelle.** 1998. Earthworm aggregation in the Savannas of Lamto (Côte d'Ivoire). *Applied Soil Ecology* 7:195-199.
- Rossi, J.-P., P. Lavelle, et A. Albrecht.** 1997. Relationships between spatial pattern of the endogeic earthworm *Polypheretima elongata* and soil heterogeneity. *Soil Biology and Biochemistry* 29:485-488.
- Rossi, J. P., P. Lavelle, et J. E. Tondoh.** 1995. Statistical tool for soil biology 10. Geostatistical analysis. *European Journal of Soil Biology* 31:173-181.
- Rossi, J.-P., et V. Nuutinen.** 2004. The effect of sampling unit size on the perception of the spatial pattern of earthworm (*Lumbricus terrestris* L.) middens. *Applied Soil Ecology* 27:189-196.

- Salamon, J. A., M. Schaefer, J. Alphei, B. Schmidt, et S. Scheu.** 2004. Effects of plant diversity on Collembola in an experimental grassland ecosystem. *Oikos* 106:51-60.
- Sanchez-de Leon, Y., et X. Zou.** 2004. Plant influences on native and exotic earthworms during secondary succession in old tropical pastures. *Pedobiologia* 48:215-226.
- Scherrer, B.** 1984. Biostatistiques. Gaëtan Morin, Montréal, Canada.
- Schroth, G., S. A. D'Angelo, G. Teixeira, D. Haag, et R. Lieberei.** 2002. Conversion of secondary forest into agroforestry and monoculture plantations in Amazonia: consequences for biomass, litter and soil carbon stocks after 7 years. *Forest Ecology and Management* 163:131-150.
- Schwartz, M. W., C. A. Brigham, J. D. Hoecksema, K. G. Lyons, M. H. Mills, et J. D. van Mantgem.** 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: implication for conservation ecology. *Oecologia* 122:297-305.
- Siemann, E.** 1998. Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79:2057-2070.
- Siemann, E., D. Tilmann, J. Haarstad, et M. Ritchie.** 1998. Experimental Tests of the Dependence of Arthropod Diversity on Plant Diversity. *American naturalist* 152:738-750.
- Silva, M. A. L., I. C. G. Vieira, I. S. Miranda, et D. Mitja.** 2004. Análise florística e estrutural de florestas secundárias e fragmentos de floresta primária no município de Itupiranga, estado do Pará, Brasil. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.
- Simberloff, D.** 1972. Properties of the rarefaction diversity measurement. *American naturalist* 106:414-418.
- Similä, M., J. Kouki, M. Mönkkönen, et A.-L. Sippola.** 2002. Beetle species richness along the forest productivity gradient in northern Finland. *Ecography* 25:45-52.
- Sizer, N. C., et E. V. J. Tanner.** 1999. Responses of woody plant seedling to edge formation in a woodland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation* 91:135-142.
- Sizer, N. C., E. V. J. Tanner, et I. D. K. Ferraz.** 2000. Edge effects on litterfall mass and nutrient concentrations in forest fragments in central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 16:853-863.
- Soberon, J. M., et J. Llorente.** 1993. The Use of Species Accumulation Functions for the Prediction of Species Richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Sokal, R. R., et F. J. Rohlf.** 1995. Biometry : the principles and practice of statistics in biological research. Freeman W.H. and Company, New York.
- Southwood, T. R. E., V. K. Brown, et P. M. Reader.** 1979. The relationships of plant and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnean Society* 12:327-348.
- Spehn, E., J. Joshi, B. Schmidt, J. Alphei, et C. Körner.** 2000. Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems. *Plant and soil* 224.
- Strehlow, K., J. S. Bradley, J. Davis, et G. R. Friend.** 2002. Short term impacts of logging on invertebrate communities in jarrah forests in south-west Western Australia. *Forest Ecology and Management* 162:165-184.
- Sulkava, P., et V. Huhta.** 1998. Habitat patchiness affects decomposition and faunal diversity a microcosm experiment on forest floor. *Oecologia* 116:390-396.

- Taylor, E. C.** 1982. Fungal preference by a desert millipede *Orthoporus ornatus* (Spirostrepsidae). *Pedobiologia* 23:331-336.
- Tian, G., L. Brussaard, et B. T. Kang.** 1995. Breakdown of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions: effects of earthworms and millipedes. *Soil Biology and Biochemistry* 27:277-280.
- Tilman, D.** 1997. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. *Oikos* 80:185.
- Tilman, D., D. Wedin, et J. Knops.** 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379:718-720.
- Tischendorf, L., U. Irmeler, et R. Hingst.** 1998. A simulation experiment on the potential of hedgerow as movement corridors for forest carabids. *Ecological Modelling* 106:107-118.
- Turner, I. M., et R. T. Cortlett.** 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11:330-333.
- Van der Heidjen, G.** 1999. "Sampling effect", a problem in biodiversity manipulation? A reply to David A. Wardle. *Oikos* 87:408-410.
- Van Wensen, J., H. A. Verhoef, et N. M. Van Straalen.** 1993. Litter degradation stage as a prime factor for isopod interaction with mineralization processes. *Soil Biology and Biochemistry* 25:1175-1183.
- Vasconcelos, H. L.** 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 8:409-420.
- Vedder, B., C. Kampichler, G. Bachman, A. Bruckner, et E. Kandeler.** 1996. Impact of faunal complexity on microbial biomass and N turnover in field mesocosms from a spruce forest. *Biology and Fertility of Soils* 22:22-30.
- Vohland, K., et G. Schroth.** 1999. Distribution patterns of the litter macrofauna in agroforestry and monoculture plantations in central Amazonia as affected by plant species and management. *Applied Soil Ecology* 13:57-68.
- Volney, W. J. A., et R. A. Fleming.** 2000. Climate change and impacts of boreal forest insects. *Agriculture Ecosystems and Environment* 82:283-294.
- Wackernagel, H.** 1998. *Multivariate Geostatistics*. Springer, Berlin.
- Walker, H.** 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology* 6:18-23.
- Wardle, D. A.** 1999. Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos* 87:403-407.
- Webster, R., et M. A. Oliver.** 1992. Sample adequately to estimate variograms of soil properties. *Journal of Soil Science* 43:177-192.
- Wiegert, R. G.** 1962. The selection of an optimum quadrat size for sampling the standing crop of grasses and forbs. *Ecology* 43:125-129.
- Wiens, J. A.** 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385-397.
- Wiens, J. A., et B. T. Milne.** 1989. Scaling of 'landscapes' in landscape ecology, or landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology* 3:87-96.
- Yachi, S., et M. Loreau.** 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96:1463-1468.

- York, A.** 1999. Long-term effects of frequent low-intensity burning on the abundance of litter-dwelling invertebrates in coastal blackbutt forests of southeastern Australia. *Journal of Insect Conservation* 1:191-199.
- Zimmer, M.** 2002. Is decomposition of woodland leaf litter influenced by its species richness? *Soil Biology and Biochemistry* 34:277-284.

9 Annexes

9.1 Annexe 1 : principe général de la modélisation par réseaux de neurones

Les réseaux de neurones ont pour but général de mettre en relation plusieurs grandeurs, dans un but de prédire ou de classer l'une d'elles à partir des autres. En cela ils ne se distinguent pas de la modélisation traditionnelle. Leur spécificité vient du fait que le processus de modélisation ne se fait pas par paramétrisation d'un modèle mécanistique, établi à partir de connaissances du phénomène (modèle de connaissance), mais par ajustement d'un jeu de fonctions généralement non linéaires, interconnectables, le "réseau de neurones", qui ont pour seul but de reproduire le phénomène observé, indépendamment des mécanismes de celui-ci. Les paramètres obtenus n'ont aucune signification, ce qui a été la source de nombreuses critiques. Cependant, ils sont capables de reproduire une très grande variété de phénomènes, en particulier non linéaires, et avec une plus grande parcimonie. Ceci signifie qu'à précision égale, ils peuvent reproduire un même phénomène avec moins de variables ou d'observations en entrée. En écologie en particulier, ces dernières propriétés sont très intéressantes, dans la mesure où les observations coûtent souvent cher en temps et en argent.

Un réseau de neurones consiste en un jeu de neurones organisés en couches, et potentiellement interconnectés. Chaque neurone de la première couche est connecté à toutes les entrées du modèle, et correspond à une fonction de transfert, généralement non linéaire, activée lorsque la somme de ses entrées, modulée par un jeu de poids, dépasse un certain seuil (Figure 72). Lorsqu'il est activé, le neurone renvoie une valeur généralement bornée sur $[-1 \ 1]$.

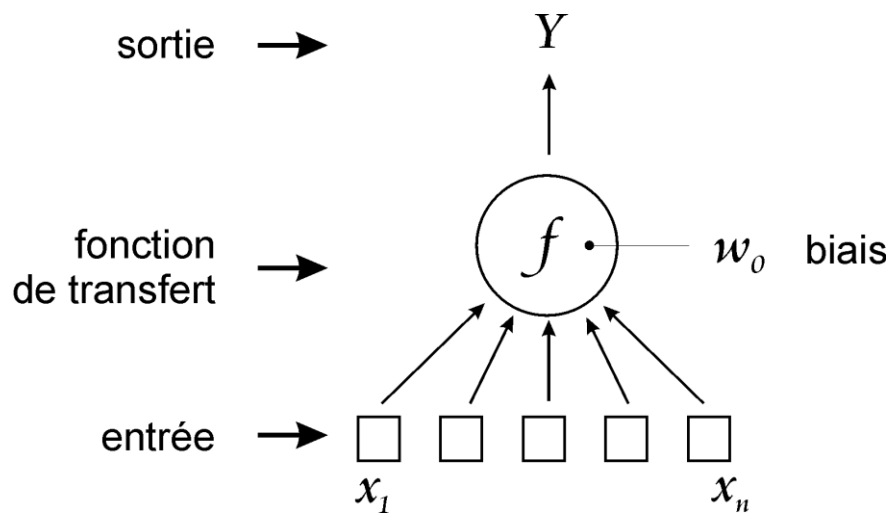


Figure 72 : schéma d'un neurone

un neurone réalise une fonction non linéaire f , bornée, $f(x_1, x_2, \dots, x_n; w_1, \dots, w_n)$, où les $\{x_i\}$ sont les entrées et les $\{w_i\}$, sont les paramètres

Les poids sont généralement fixés initialement de manière aléatoire. Le nombre et la nature des neurones ainsi que le nombre de couches de neurones dépend de la complexité du problème à résoudre, mais en général l'architecture la plus simple possible est recommandée. Dans les modèles à apprentissage supervisé, comme le perceptron, l'ajustement des paramètres du réseau de neurones se fait par itérations, en comparant les valeurs prédites par le modèle avec les valeurs observées, un peu à la manière de l'ajustement par la méthode des moindres carrés, utilisée dans les régressions. En fonction du comportement de ces écarts, les valeurs des poids sont modifiées. Du fait de leurs potentiels d'activation, les réponses des neurones ne sont pas linéaires par rapport aux entrées et aux paramètres, ce qui nécessite des algorithmes d'ajustement des poids (d'apprentissage) spécifiques. Les itérations d'apprentissage sont généralement arrêtées après un nombre fixé au préalable, ou lorsque le modèle ne peut plus être amélioré. Le modèle est alors testé en réinjectant des données dans le modèle, et en regardant l'erreur de prédiction (validation croisée). Si les performances du modèle sont jugées insuffisantes, l'architecture ou la nature des neurones est corrigée, jusqu'à obtention d'un bon compromis.

9.2 Annexe 2 : script pour découper la carte du paysage autour de chaque transects, sur des surface croissantes

(Code matlab)

```
% ----- permet de découper des sous parties d'une série d' images
% autour de points dont
% ----- les coordonnées sont spécifiées dans le fichier 'coords.txt'
% ----- sur des surfaces croissantes

% --- Auteur: ---
% Jérôme Mathieu, <jerome.mathieu@freesurf.fr>, mai 2004

clear;

%batch sur les rayons
for R=130:10:150

%définition des paramètres de la carte *****
    Ech=1;      %taille du pixel en unité métrique
    Rr=R;      %rayon de prospection réel
    Rpix=fix(Rr/Ech); %rayon en pixel correspond au rayon réel
                %(fix = arrondi vers 0)

    %batch sur les fichiers *****

    for f=1:10
        %nom du fichier à traiter
        if f==10
            Fin = sprintf('FR1_%d_centres_filtree.txt',f);
        else
            Fin = sprintf('FR1_0%d_centres_filtree.txt',f);
        end

        map= load (Fin);
        if f==10
            Fout = sprintf('FR1_%d_centres_R%d.txt',f,R);
        else
            Fout = sprintf('FR1_0%d_centres_R%d.txt',f,R); % nom du
fichier ou est stockée la vignette
        end

        %taille de la carte *****
        t=size(map);
        ncol=t(2);
        nlig=t(1);
    end
end
```

```

cadre    %liste des newcartes dont un bout a dépassé le bord du

listemap_pb = cell(1);
dehors=0;

%localisation de la cible *****
coord=load('coords.txt');
Xr=coord(f,1);           %position réelle
Yr=coord(f,2);

Xpix=fix(Xr/Ech);        %position en pixels sur la carte
Ypix=fix(Yr/Ech);

%création de la vignette de la taille Rpix *****
newmap=zeros((2*Rpix)+1,(2*Rpix)+1);

% recopie de la carte à l'echelle de la vignette
for i=1:(2*Rpix)+1
    for j=1:(2*Rpix)+1

        %si le rayon dépasse du cadre, on met 7 comme valeur
        if Ypix-Rpix+i-1>=nlig | Ypix-Rpix+i-1<=0 | Xpix-
Rpix+j-1>=ncol | Xpix-Rpix+j-1<=0
            newmap(i,j)=7;
            dehors=dehors+1;
        else
            %sinon on recopie la carte telle quelle
            newmap(i,j)=map(Ypix-Rpix+i-1,Xpix-Rpix+j-1);
        end
    end
end

% liste des cartes dont un bout du cercle
% de prospection sort du cadre
if dehors>1
    listemap_pb {f}= 'map';
end

% met la valeur 7 qd on est à une distance du centre de
% newmap supérieure au rayon d'investigation
for i=1:(2*Rpix)+1
    for j=1:(2*Rpix)+1
        if fix(sqrt((i-(Rpix+1))^2+(j-(Rpix+1))^2))>Rpix
            sprintf('%d',fix(sqrt((i-Rpix)^2+(j-Rpix)^2)));
            newmap(i,j)=7;
        end
    end
end

saveascii (Fout,newmap,'%3.0f');

end

end
sprintf('terminé')

```

9.3 Annexe 3 : Script pour automatiser les test de mantels entre les matrices de distance paysagères et faunistiques

(Code matlab)

```
% --- script pour automatiser les tests de mantels en fonction
% --- de la surface de paysage considérée autour de chaque transect

% --- Auteur: ---
% Jérôme Mathieu, <jerome.mathieu@freesurf.fr>, mai 2004

% --- Référence: ---
% Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical ecology. 2nd English ed.
% Elsevier Science BV, Amsterdam. xv + 853 pp.

% à utiliser avec la boîte à outil Fathom

clear;

% --- chargement des données de faune
X1=load('data_MF_Dtot.txt');

X2=X1'; % transposition de la matrice

% calcul de la matrice de distance euclidienne ou Bray Curtis
distX=f_euclid(X2);
%distX=f_braycurtis(X2);
posi=1;

Mout=zeros(10,1);

% --- batch sur les rayons
for R=50:50:500

    % - chargement des données paysage en fonction du rayon
    Min=sprintf('data_pays_R%d.txt',R);
    Y1=load (Min);
    Y2=Y1';

    % calcul de la matrice de distance paysagère
    distY=f_euclid(Y2);
    %distY=f_braycurtis(Y2);

    % - test de mantel et stockage des résultats dans la matrice Mout
    [Mout(posi,1),Mout(posi,2)]=f_mantel(distX,distY,0,1000);

    posi=posi+1;
end
```

9.4 Annexe 4 : réalisation d'un test de mantel partiel

(Code matlab)

```
% - Mantel partiel

% --- Entrées: ---
% MGeo : matrices de coords brutes
% MDep : matrice de var écologiques brutes, à expliquer (ex : faune)
% MIndep : matrice de var environnementales

% --- Sorties: ---
% Results : colonne 1 = rM, col 2 = p associé
% graphs des données

% --- Principe du test: ---
% calcul les 3 matrices de distances
% test de Mantel entre chaque paire de matrice de distance
% calcul des matrices de résidus de la regression de
% distMdep sur distMgeo : MdepGeo
% distMindep sur distMgeo: MIndepGeo
%
% puis test de mantel entre les 2 matrices de résidus
%
% rem : les données n'ont pas besoin d'etre standardisées
%
% à utiliser avec la boite à outlis Fathom

% --- Auteur: ---
% Jérôme Mathieu, <jerome.mathieu@freesurf.fr>, aout 2004

% ---- References: ----
% Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical ecology. 2nd English ed.
% Elsevier Science BV, Amsterdam. xv + 853 pp. (page 552 et 779)

% le code est fourni tel quel, sans aucune garantie de bon
fonctionnement

% -----

% clear; % efface toutes les variables

% lecture des données (fichiers txt avec tabulation, '.' à la place
des ',')
MGeo= load ('coord_c1.txt');
MDep = load ('Diplos_c1.txt');
MIndep = load ('L_c1.txt');

% transposition
MGeo = MGeo';
MDep = MDep';
MIndep = MIndep';

%calcul des matrices de distances
```



```

distMGeo = f_euclid(MGeo);
distMDep = f_euclid (MDep);
distMIndep = f_euclid (MIndep);

% obtentions des matrices de résidus -----

z=f_unwrap(distMGeo);          % dépliement de la matrice
oneee=ones(length(z),1);      % il faut rajouter une colonne de 1 pour
estimer l'intercept
z2=[oneee z];

% résidus de régression de la matrice Mdep et Mindep sur Mgeo
x=f_unwrap(distMDep);
subplot(2,3,2)
plot(z,x, '.');
title('dist dep vs dist geo');
xlabel('dist geo');
ylabel('dist var dep');
[bDep,bintDep,rDep,rintDep,statsDep] = regress(x,z2);
distMDepGeo=f_rewrap(rDep);

% résidus de régression de la matrice Mindep sur Mgeo
y=f_unwrap(distMIndep);
subplot(2,3,3)
plot(z,y, '.');
title('dist dep vs dist geo');
xlabel('dist geo');
ylabel('dist var indep');
[bIndep,bintIndep,rIndep,rintIndep,statsIndep] = regress(y,z2);
distMIndepGeo=f_rewrap(rIndep);

% tests de Mantels -----

[results(1,1),results(1,2)]=f_mantel(distMGeo,distMDep, '',1000);
[results(2,1),results(2,2)]=f_mantel(distMGeo,distMIndep, '',1000);
[results(3,1),results(3,2)]=f_mantel(distMDep,distMIndep, '',1000);
results(4,1)= 0; results(4,2)= 0;
[results(5,1),results(5,2)]=f_mantel(distMDepGeo,distMGeo, '',1000);
[results(6,1),results(6,2)]=f_mantel(distMIndepGeo,distMGeo, '',1000);
[results(7,1),results(7,2)]=f_mantel(distMDepGeo,distMIndepGeo, '',1000
);

% affichage des résultats -----

%plot de var dep vs var indep
subplot(2,3,1)
MDep=MDep';
MIndep=MIndep';
plot(MIndep,MDep, '.');
title('var brutes');
xlabel('var indep');
ylabel('var dep');

%plot de dist dep vs dist indep
subplot(2,3,4)
a=f_unwrap(distMIndep);
b=f_unwrap(distMDep);
plot(a,b, '.');

```

```
title('dist var dep vs dist var indep brut');
xlabel('dist var indep');
ylabel('dist var dep');

% plot de résidus dist dep vs dist indep avec composante spatiale
enlevée
subplot(2,3,5)
plot(rIndep,rDep,'.');
title('résidus dist var dep vs dist var indep');
xlabel('dist var indep');
ylabel('dist var dep');
hold off;

% signification des différentes lignes de Results -----
-----
Label{1} = 'mantel entre Var dep et coord géographiques';
Label{2} = 'mantel entre Var indep et coord géographiques';
Label{3} = 'mantel entre Var dep et var indep';
Label{4} = '';
Label{5} = 'mantel entre résidus Var dep et coord géographiques';
Label{6} = 'mantel entre résidus Var indep et coord géographiques';
Label{7} = 'mantel entre résidus Var dep et résidus var indep';
Label=Label';
```

9.5 Annexe 5 : script pour tester effet de la taille du quadrat d'échantillonnage sur la densité moyenne observée et la variance intra groupe

```
% ---- principe ----
% prend aléatoirement en chaque point une seule estimation de la
densité, en
% prenant en compte la taille du quadrat
%ensuite somme des observations élémentaires afin d'obtenir la densité
sur
%1m2

%attribue aléatoirement un chiffre 1 2 ou 3 à chaque obs, et fait
anova
%repete l'operation Nloop fois.

%script pour tester effet du carré d'échantillonnage sur densité
moyenne observée
% et la variance intra groupe

%
*****
**
clear;

% inclusion du chemin vers la boîte à outil Fathom dans le path
P1=path
path (P1,'C:\MATLAB6p5\toolbox\Fathom')

NsimulTot=50;          % nombre de simulations
Nloop=50;              % nombre de tirages par simulation
SurfSimulTot=6         % Surface d'échantillonnage simulée

TabTests=zeros (NsimulTot,2);      % définit une matrice de Nloop
lignes,2 cols, remplie de 0
data=xlsread ('data_Dtot_carte3.xls'); %lecture du fichier de données
.xls

MoutReconstit=zeros (Nloop,3,NsimulTot);
OutPoutMoyTot=zeros (NsimulTot*Nloop,3);

%
*****
***

clc;

%ré obtention de la matrice de données non extrapolées
*****

%prépare la matrice de division
regle3=ones (121,3);
```

```

regle3(:,1)=16;
regle3(:,2)=4;

% divise terme à terme les 2matrices
data2=data./regle3;

%
*****
***
for Nsimul=1:NsimulTot

    rand('state',sum(100*clock)); % ré-initialise le générateur de
nbres aléatoires
    BufferEchRdm1=zeros(100);
    BufferEchRdm2=zeros(100);
    BufferEchRdm3=zeros(100);

    EchSim1=zeros(SurfSimulTot,1);
    EchSim2=zeros(SurfSimulTot,1);
    EchSim3=zeros(SurfSimulTot,1);

    for n=1:Nloop

        % tirage au hasard de la taille de quadrat retenue en chaque
point
        rand('state',sum(100*clock)); % ré-initialise le générateur de
nbres aléatoires

        % remplit aléatoirement un vecteur de 121 lignes avec 1
chiffre entre 1 et 3
        Mrdm=unidrnd(3,121,1);

        % création du tableau de données reconstituées
        % Mout=zeros(121,1);

        rand('state',sum(100*clock)); % ré-initialise le générateur de
nbres aléatoires

        % stockage des densités tirées au hazard *****

        % creation des buffers pour stocker les données à chaque simul
        % on passe par un buffer parcequ'on sait pas à l'avance le
        % nbre d'observations par taille de quadrat

        BufferEchRdm1=zeros(100,1);
        BufferEchRdm2=zeros(100,1);
        BufferEchRdm3=zeros(100,1);
        Posi1=1; Posi2=1; Posi3=1;

        for i=1:121

            k=Mrdm(i,1);

            % compte le nbre d'ech par taille de quadrat
            % et stocke les données dans les différents buffers

```

```

        if k==1
            BufferEchRdm1(Posi1)=data2(i,k);
            Posi1=Posi1+1;
        elseif k==2
            BufferEchRdm2(Posi2)=data2(i,k);
            Posi2=Posi2+1;
        elseif k==3
            BufferEchRdm3(Posi3)=data2(i,k);
            Posi3=Posi3+1;
        end
    end
end

% création des tables de stockages des valeurs tirées au
hasard EchRdm1=zeros(Posi1,1);
EchRdm2=zeros(Posi2,1);
EchRdm3=zeros(Posi3,1);

%recopie les valeurs des obs dans des tab séparés
for a=1:Posi1
    EchRdm1(a)=BufferEchRdm1(a);
end
for b=1:Posi2
    EchRdm2(b)=BufferEchRdm2(b);
end
for c=1:Posi3
    EchRdm3(c)=BufferEchRdm3(c);
end

%
*****

% reconstitution des densités par m2 en additionnant les ech
% aléatoirement (tirages avec remise)

for (SurfSimul=1:SurfSimulTot)

    EchRdm1=f_shuffle(EchRdm1);
    EchSim1(SurfSimul,1)=sum(EchRdm1(1:16));

    EchRdm2=f_shuffle(EchRdm2);
    EchSim2(SurfSimul,1)=sum(EchRdm2(1:4));

    EchRdm3=f_shuffle(EchRdm3);
    EchSim3(SurfSimul,1)=EchRdm3(1);

end

```

```

%
*****

% remplissage de la tab de sortie (stockage des densités
moyennes reconstituées)
MoutReconstit(n,1,Nsimul)=mean(EchSim1);
MoutReconstit(n,2,Nsimul)=mean(EchSim2);
MoutReconstit(n,3,Nsimul)=mean(EchSim3);

% remplissage de la tab de sortie (stockage des densités
moyennes extrapolées)
MoutExtrapo(n,1,Nsimul)=mean(EchRdm1(1:16)*16);
MoutExtrapo(n,2,Nsimul)=mean(EchRdm2(1:4)*4);
MoutExtrapo(n,3,Nsimul)=mean(EchRdm3);

%
end
*****

% anova sur le tableau de données
[p,F,RSS,anovatab,stats] =
JM_anova2(MoutReconstit(:, :, Nsimul), '', 'off');

%recupère F et p et variance intra dans une matrice
TabTests(Nsimul,1)=F;
TabTests(Nsimul,2)=p;

Tab_krudkall(Nsimul,1)=kruskalwallis(MoutReconstit(:, :, Nsimul), '', 'off
');

%calcul et stockage de la variance de la densité pour chaque
simul
MoutVar(Nsimul,1)=var(MoutReconstit(:,1,Nsimul));
MoutVar(Nsimul,2)=var(MoutReconstit(:,2,Nsimul));
MoutVar(Nsimul,3)=var(MoutReconstit(:,3,Nsimul));

% anova sur le tableau de données simulées extrapolées
[pExtrapo,FExtrapo,RSSExtrapo,anovatabExtrapo,statsExtrapo]
= JM_anova2(MoutExtrapo(:, :, Nsimul), '', 'off');

%recupère F et p et variance intra dans une matrice
TabTestsExtrapo(Nsimul,1)=FExtrapo;
TabTestsExtrapo(Nsimul,2)=pExtrapo;

Tab_krudkallExtrapo(Nsimul,1)=kruskalwallis(MoutExtrapo(:, :, Nsimul), ''
, 'off');

%calcul et stockage de la variance de la densité pour
chaque simul
MoutVarExtrapo(Nsimul,1)=var(MoutExtrapo(:,1,Nsimul));
MoutVarExtrapo(Nsimul,2)=var(MoutExtrapo(:,2,Nsimul));

```

```

MoutVarExtrapo (Nsimul,3)=var (MoutExtrapo (:,3,Nsimul));

End

% tests *****

% densités reconstituées ***
pSigni=find(TabTests(:,2)<0.05);
Probadiiffm=length(pSigni)/size(TabTests,1)

pSigniKruskall=find(Tab_krudkall(:,1)<0.05);
ProbadiiffmKruskall=length(pSigniKruskall)/size(pSigniKruskall,1)

Fmoy=mean(TabTests(:,1))

%anova pour voir effet sur la variance intra
[p2,F2,anovatab,stats] =anova1(MoutVar,'','on');

% densités extrapolées ***

pSigniExtrapo=find(TabTestsExtrapo(:,2)<0.05);
ProbadiiffmExtrapo=length(pSigni)/size(TabTestsExtrapo,1)

pSigniKruskallExtrapo=find(Tab_krudkallExtrapo(:,1)<0.05);
ProbadiiffmKruskallExtrapo=length(pSigniKruskallExtrapo)/size(pSigniKruskallExtrapo,1)

FmoyExtrapo=mean(TabTestsExtrapo(:,1))

%anova pour voir effet sur la variance intra
[p2Extrapo,F2Extrapo,anovatabExtrapo,statsExtrapo]
=anova1(MoutVarExtrapo,'','on');

%*****
***

% stockage des valeurs simulées pour histogrammes
for CptrLoop=1:Nloop
    for Nsimul=1:NsimulTot
        OutPoutMoyTot (Nsimul+NsimulTot*(CptrLoop-1),1)=MoutReconstit(CptrLoop,1,Nsimul);
        OutPoutMoyTot (Nsimul+NsimulTot*(CptrLoop-1),2)=MoutReconstit(CptrLoop,2,Nsimul);
        OutPoutMoyTot (Nsimul+NsimulTot*(CptrLoop-1),3)=MoutReconstit(CptrLoop,3,Nsimul);
    end
end

for CptrLoop=1:Nloop
    for Nsimul=1:NsimulTot
        OutPoutMoyTotExtrapo (Nsimul+NsimulTot*(CptrLoop-1),1)=MoutExtrapo(CptrLoop,1,Nsimul);
        OutPoutMoyTotExtrapo (Nsimul+NsimulTot*(CptrLoop-1),2)=MoutExtrapo(CptrLoop,2,Nsimul);

```

```
        OutPoutMoyTotExtrapo (Nsimul+NsimulTot*(CptrLoop-  
1),3)=MoutExtrapo(CptrLoop,3,Nsimul);  
    end  
end  
  
% enregistrement des Oupout dans des fichier excel  
% colnames = {'CV_tsbf','CV_int','CV_m2'};  
% xlswrite(MoutVar,' ',colnames,'Mout_CV.xls','Feuill1');  
  
%save tabFetP.txt Results -ascii -tabs;  
  
% récupération de toutes les densités simulés dans des tabs séparés  
par  
% taille de quadrats (pour histogrammes)
```