Année 2019-2020
Mention : Biodiversité, écologie et évolution (BEE)
Finalité *: Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes (BioEffect)*

# Effets de l'altitude sur les communautés de vers de terre de Martinique : une comparaison sols-Broméliacées.

Photo : Mathieu Luce

Responsables pédagogiques : B. Talon, C. Fernandez, V. Baldy, I. Laffont-Schwob, M. Deschamps-Cottin, A. Millon et R. Gros

Année 2019-2020
Mention : Biodiversité, écologie et évolution (BEE)
Finalité : Gestion Adaptative de la Biodiversité

# Effets de l'altitude sur les communautés de vers de terre de Martinique : étude comparative sols-Broméliacées

**présenté par : Mathieu Luce**

Structure d'accueil : CIRAD (Antenne Martinique)
Encadrant dans la structure d'accueil : Mathieu Coulis

# Charte relative à la lutte contre le plagiat de d'Aix Marseille Université

Approuvée par le Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire de l'Université d'Aix-Marseille en date du 4 octobre 2012,
Approuvée par le Conseil Scientifique de l'Université d'Aix-Marseille en date du 16 octobre 2012,
Approuvée par le Conseil d'Administration de l'Université d'Aix-Marseille en date du 27 novembre2012,

**Préambule**
Afin de garantir la qualité des diplômes délivrés à ses usagers, l'originalité des publications pédagogiques et scientifiques de ses personnels enseignants et/ou chercheurs, et faire respecter les droits de propriété intellectuelle des auteurs, l'Université d'Aix-Marseille est engagée dans la lutte contre le plagiat.
Les travaux réalisés par les usagers et par les personnels de l'Université doivent répondre à l'ambition de produire un savoir inédit et d'offrir une lecture nouvelle et personnelle d'un sujet.
Les travaux concernés par cette obligation sont notamment : les thèses, les mémoires, les articles, les supports de cours, sans que cette liste soit exhaustive.

**Article 1**
Le plagiat consiste à reproduire un texte, une partie d'un texte, toute production littéraire ou graphique, ou les idées originales d'un auteur, sans lui en reconnaître la paternité
Tout plagiat, quel qu'en soit le support, constitue une faute.
Le plagiat constitue à la fois la violation la plus grave de l'éthique universitaire et un acte de contrefaçon. C'est un délit au sens de l'article L 335-2 du code la propriété intellectuelle.
En outre, le fait de commettre un plagiat dans un document destiné à être publié constitue une circonstance aggravante.

**Article 2**
Les usagers et les personnels de l'Université ne doivent pas commettre de plagiat dans leurs travaux.

**Article 3**
Les reproductions de courts extraits de travaux préexistants en vue d'illustration ou à des fins didactiques sont admises sans nécessité de demander le consentement de l'auteur, uniquement dans le strict respect de l'exception de courte citation.
Dans ce cadre, les usagers et les personnels de l'Université s'engagent, lorsqu'ils reproduisent de courts extraits de tels travaux, à identifier clairement qu'il s'agit d'un emprunt, en apposant des guillemets, et en indiquant le nom de l'auteur et la source de l'extrait.

**Article 4**
L'Université d'Aix-Marseille est attachée au respect des droits de propriété intellectuelle et se réserve la possibilité de rechercher les tentatives de plagiat, notamment par l'utilisation d'un logiciel adapté.
Article 5
Les cas présumés de plagiat feront l'objet de poursuites engagées par l'Université devant les instances compétentes, et leurs auteurs seront passibles de sanctions disciplinaires.
Ces violations des droits de propriété intellectuelle pourront également donner lieu à des poursuites judiciaires.

Je, soussigné-e, Mathieu Luce, certifie avoir pris connaissance de la présente charte et l'avoir respectée

Fait à Vert Pré le 15/08/2020 Signature :

**REMERCIEMENTS**

De la recherche d'un organisme d'accueil, à la rédaction de cet écrit, en passant par l'accès à certains sites d'échantillonnage, ce stage a constitué pour moi une réelle aventure qui n'aurait pu avoir lieu sans les personnes citées ci-dessous.

Tout d'abord, je remercie très sincèrement Mathieu Coulis, mon maître de stage, pour m'avoir permis de réaliser cette étude scientifique, une expérience qui manquait à ma formation professionnelle et qui marquera la suite de mon parcours. Son expertise, sa disponibilité, son ouverture d'esprit, et ses conseils, m'ont conduit à développer de nouvelles compétences dans des domaines variés, dans une ambiance amicale.

Je remercie toutes les personnes qui ont pu m'accompagner occasionnellement sur le terrain pour m'aider à réaliser les mesures et les prélèvements : Laura, Pascal, Meryem (merci aussi pour ton aide sur R et le traitement statistique), Lucas, Benjamin, Alice, Gwenael, Vincent, Nelly, Christiane, Céline, Sam, Béné et Laurent. Leur aide m'a permis de gagner un temps précieux sur place.

Je remercie spécifiquement les techniciennes du CIRAD Nelly, Christiane, et Eliane, qui m'ont aidé en laboratoire pour disséquer les Broméliacées ou préparer les sols pour analyses ultérieures.

Un grand merci à l'ensemble de l'équipe du CAEC de Martinique qui m'a permis de réaliser ce stage dans de très bonnes conditions matériels.

Enfin, je remercie ma famille, Céline, et mes trois enfants (Nino, Maya et Titouan) pour leur soutien et leur joie de vivre, alors que je me suis montré moins disponible pendant ces derniers mois.

Liste des figures et tableaux :


- Tableau 1 : Caractéristiques des stations sélectionnées pour cette étude……..…….p10

- Tableau 2 : Présentation de quelques traits de chaque morpho-espèces identifiées……... p19

- Figure 1 :Quelques données sur la Martinique. A) Carte de pluviométrie (Météo France, 2020). B) Carte du relief (Géoportail, 2020) …… ……..p2

- Figure 2 : Résultats de l'ACP. A) Cercle de corrélation montrant la qualité de la représentation de chaque variable et leur contribution à chaque axe de l'ACP (contrib). B) Graphique des «observations» montrant la position des échantillons de Broméliacées colorées en fonction de la station d'échantillonnage……..……..p16

- Figure 3 : Boites à moustache des variables DistSol (A), SurfF (B), Vol (C), PSMOMT (D), PSMOMA (E) selon les deux modalités de l'altitude. La valeur de p-value est indiquée au dessus de chaque boite……..…..p17

- Figure 4 : Graphique en barre représentant le pH selon le micro-habitat et l'altitude. BR B : Broméliacées du Bas. BR H : Broméliacées du Haut. SO B : Sols du Bas. SO H : Sols du Haut . Les lettres a, b, c et d, indiquent les groupes formées à la suite du test de Tukey. Les barres verticales représentent l'écart-type…… ……...……...……..p17

- Figure 5 : Graphiques en barre présentant l'abondance de vers selon les 2 modalités de l'altitude (B : Bas et H : Haut). A) Abondance de vers terre dans les Broméliacées (en nombre de vers par m² de surface foliaire). B) Abondance de vers de terre dans les sols (en nombre de vers par m² de sol). La valeur de la p-value, p, est indiquée au dessus de graphique. Les barres verticales représentent l'écart-type….……..……..p18

- Figure 6 : Graphiques en barre présentant la biomasse de vers selon les 2 modalités de l'altitude (B : Bas et H : Haut). A) Biomasse de vers terre dans les Broméliacées (en mg/m² de surface foliaire). B) Biomasse de vers de terre dans les sols (en mg/m² de sol). La valeur de p-value,p, est indiquée au dessus de graphique. Les barres verticales représentent l'écart-type…….…….……..…….…….p18

- Figure 7 : Distribution de la masse des vers en fonction du micro-habitat et de l'altitude (Pour une meilleure lisibilité, les données de masse ont subies une transformation log. BRB : Broméliacées du bas. BRH : Broméliacées du haut. SOB : Sols du bas. SOH : Sols du haut……...p19

- Figure 8 : Evolution de l'abondance de vers dans les Broméliacées en fonction de la surface foliaire, du volume d'eau, ou de la masse de MOM externe, selon deux modalités de l'altitude (Haut et bas). …….……..……..…...p20

- Figure 9 : Evolution de la biomasse de vers dans les Broméliacées en fonction de la surface foliaire, du volume d'eau, ou de la masse de MOM externe, selon deux modalités de l'altitude (Haut et bas)……..……..……..p21

- Figure 10 : Diagramme de Venn montrant la distribution des espèces en fonction des micro-habitats……...…...p21

- Figure 11 : Composition spécifique de chaque micro-habitat selon les deux modalités d'altitude. A) Broméliacées du haut. B) Broméliacées du bas. C) Sols du haut. D) Sols du bas…….…….…….…..p22

- Figure 12 : NMDS réalisée sur l'ensemble des échantillons. Les ellipses sont ici centrées sur les barycentres des points. Les cercles représentes les échantillons et les croix rouges, les morpho-espèces……...…….…….…….……..p22

- Figure 13 : Graphique en barre, présentant la richesse spécifique moyenne (A) et l'indice de Shannon moyen (B) par échantillon, selon le micro-habitat et l'altitude. BR B : Broméliacées du Bas. BR H : Broméliacées du Haut. SO B : Sols du Bas. SO H : Sols du Haut. Les lettres a, b, c et d, indiquent les groupes formées à la suite du test de Tukey. Les barres verticales représentent l'écart-type…….…...……...……....p22

- Figure 14 : Partitionnement de la diversité basé sur la richesse spécifique. A) Partitionnement alpha/beta. B) Partitionnement de la diversité beta (turnover/nestedness), selon l'altitude (Haut et bas). C) Partitionnement de la diversité beta (turnover/nestedness et balanced/gradient)…..……...…...p23

- Figure 15 : Courbes d'accumulation d'espèces pour les deux micro-habitats, sols (en noir) et Broméliacées (en vert)……..p24

Table des annexes


- Annexe I : Les 3 catégories de vers de terre
- Annexe II : Les Broméliacées
- Annexe III : Localisation des stations. PAB : Piton Alma Bas ; PAH : Piton Alma Haut ; PBB : Piton Boucher Bas ; PBH : Piton Boucher Haut ; PEH : Pelée Haut ; PEB : Pelée Bas
- Annexe IV : Le travail sur le terrain
- Annexe V : Traitement de l'eau du phytotelme
- Annexe VI : Mesures des surfaces de vers de terre et des feuilles de broméliacées
- Annexe VII : Détermination de la largeur (l) et la longueur (L) à partir des données de surface et de périmètre des vers de terre
- Annexe VIII : Un vers de terre trouvé à l'aisselle de l'inflorescence d'une Broméliacée
- Annexe IX : Les 12 morpho-espèces de vers de terre identifiées (extraction à partir des scans)
- Annexe X : Résultats des ANOSIM réalisées après l'analyse NMDS

# Table des matières

I. Introduction....1
1. Contexte de l'étude....2
1.1 La Martinique, un territoire contrasté....2
1.2 Le projet REBIOS, cadre de cette étude....3
2. Les communautés de vers de terre....4
2.1 Quelques caractéristiques des communautés de vers de terre....4
2.2 Les facteurs contraignant les communautés de vers de terre....6
3. Questions de recherche et hypothèses....9
II. Matériel et méthode....10
1. Choix des sites d'étude....10
2. Échantillonnage des vers et autres invertébrés....11
2.1 Prélèvement des spécimens....11
2.2 Mesures de biomasse et mise en collection....12
2.3 Identification....12
2. Caractérisation des habitats....13
3. Traitements des données....14
III. Résultats....16
1. Caractérisation des habitats....16
2. Effet de l'altitude sur l'abondance et la biomasse des communautés....18
3. Relations entre les caractéristiques des habitats et l'abondance et la biomasse des communautés....20
4. Structure et diversité des communautés de vers de terre....21
IV. Discussion....23
1 Composition et diversité des communautés de vers de terre....23
2. Effets de l'altitude sur les communautés de vers de terre et liens avec quelques facteurs abiotiques....27
2.1 Effet de l'altitude sur l'abondance et la biomasse des vers de terre....27
2.2 Effet de l'altitude sur la diversité des vers de terre....28
3. Biais et perspectives de cette étude....29
V. Conclusion....30

# I. Introduction

En publiant son dernier ouvrage « La formation de la terre végétale par l'action des vers de terre avec des observations sur leurs habitudes » en 1881, Charles Darwin, d'abord sous le feu des critiques, modifiera durablement le regard que porte l'Homme sur les vers de terre (Blanchart et al., 2005). Généralement perçus comme nuisibles aux cultures avant cette date, ils furent dès lors considérés comme bénéfiques et dignes d'intérêt, entraînant l'accumulation de recherches scientifiques sur ces organismes, d'abord en Europe, puis dans d'autres régions du monde (Blanchart et al., 2005). Cependant, malgré la somme considérable de connaissances acquises sur ce groupe et la reconnaissance de leur rôle central dans le fonctionnement des sols (Satchell,1967 ; Bouché, 1972), de nombreuses espèces restent encore à décrire et de multiples questions sont encore sans réponses. Actuellement, environ 4000 espèces sont recensées dans le monde, mais leur richesse spécifique est estimée à près de 10 000 (Supagro, 2020). La plupart des espèces inconnues se trouvent dans les zones tropicales humides (Decaens, 2010), chaque nouvelle étude permettant de décrire plusieurs nouvelles espèces pour la Science (Csuzdi et Pavlicek, 2009 ; Sherlock et al., 2011 ; Sherlock et Csuzdi 2013 ; James et Gamiette, 2016). Par ailleurs, la nécessité d'améliorer la connaissance de la biodiversité des sols tropicaux notamment dans la Caraïbe est d'autant plus importante que la pression anthropique sur les écosystèmes y est très élevée. Effectivement, les îles de la Caraïbes constituent un des « hotspots » de biodiversité mondiale (Myers et al., 2000 ; Mittermeier et al., 2011), définies par deux critères principaux : le pourcentage d'espèces endémiques et le degré de menace sur les êtres vivants (représenté par le pourcentage de perte d'habitats). Notons cependant que cette notion de Hotspot de biodiversité ne prend pas en compte la diversité des invertébrés alors qu'ils constituent une très large majorité des espèces animales sur Terre.

En Martinique, les quelques recherches conduites sur les vers de terre jusqu'en 2018 étaient encore fragmentaires et ne concernaient pas les forêts tropicales humides du nord de l'île situées dans les massifs de la Montagne Pelée et des Pitons du Carbet. Pourtant ces dernières constituent de réels réservoirs de biodiversité comme en témoigne leur classement en RBI (Réserve de Biodiversité Intégrale), respectivement en 2007 et 2014, puis leur labellisation en « forêts d'exception » en 2019. Les données les plus récentes sont issues d'une courte mission menée en 2018 par S. James et M. Coulis, dans le cadre du projet FEDER-RDI AgroBioDev (Coulis, 2018). A l'issue de cet inventaire, dont 2 des 7 zones d'échantillonnage étaient localisées dans ces forêts, une liste de 27 morpho-espèces a été établie, chiffre comparable à celui obtenu en Guadeloupe (James et Gamiette, 2016). Une large proportion de ces groupes semble potentiellement nouvelle pour la science. Des analyses ultérieures permettront de le vérifier. Ces derniers résultats sur la richesse des sols martiniquais ont constitué un des arguments motivant la mise en place par le CIRAD du projet

REBIOS (Ressource Biologique du Sol), visant notamment à mettre au jour la diversité des vers de terre de Martinique.

Inscrite dans le cadre de ce projet, la présente étude a pour objectif principal d'approfondir la connaissance des communautés des vers de terre de la Martinique en milieu naturel, précisément dans des secteurs très peu inventoriés jusque là, à savoir les Pitons du Carbet et la Montagne Pelée.

## 1. Contexte de l'étude

### 1.1 La Martinique, un territoire contrasté

Au cœur de l'Archipel des Petites Antilles (14°40" N, 61°00" W), lui-même intégré aux îles de la Caraïbe, la Martinique est un territoire d'environ 1100 km² caractérisé par une importante diversité géologique, biologique et climatique dont découle une diversité paysagère remarquable.

La complexe histoire géologique de la région, liée à la subduction de la plaque nord-américaine sous la plaque Caraïbe, a entraîné la formation d'un territoire au relief extrêmement varié, par « agglomération » de plusieurs îles volcaniques, présentant maintenant des zones de plaines, au centre de l'île, et des zones extrêmement accidentées, dans les secteurs nord, avec la Montagne Pelée (1397 m) ou les Pitons du Carbet (un ensemble de sommets dépassants 1000 m), et sud caraïbe, avec le Morne Larcher (459 m) par exemple (Germa, 2008) (Figure 1).

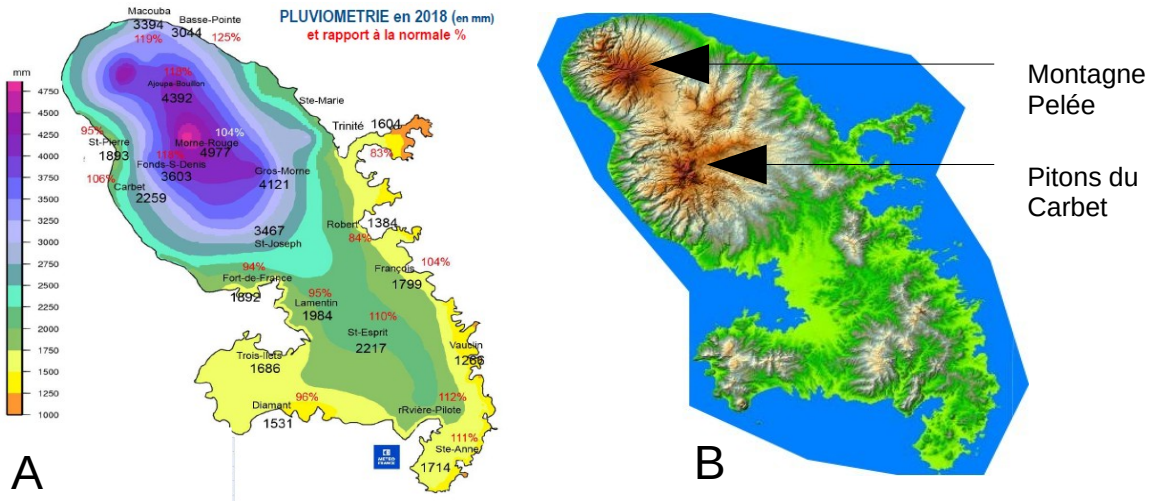



Figure 1 : Quelques données sur la Martinique. A) Carte de pluviométrie (Météo France, 2020). B) Carte du relief (Géoportail, 2020)

De plus, cette histoire essentiellement volcanique a conduit à la mise en place de roches majoritairement volcaniques de natures variées, ainsi qu'à des formations de roches sédimentaires calcaires, dans l'extrême sud et la pointe est de l'île.

Avec une température moyenne d'environ 26°C, une hygrométrie comprise entre 80 % et 90 %, une pluviométrie moyenne d'environ 2000 mm/an (Figure 1), et un ensoleillement moyenne de 189h, le climat est de type tropical humide. Celui-ci montre une alternance de deux saisons (humide et

sèche) en lien avec les variations saisonnières de la ZIC (Zone Intertropicale de Convergence) et de l'anticyclone des Açores. Ce climat est cependant sujet à de fortes variations locales, principalement en raison du relief très varié de l'île. Sous l'influence des Alizés, ces reliefs génèrent la formation de micro-climats caractérisés par une pluviométrie, une température et une ensoleillement variables. Ainsi par exemple, en raison de l'effet de foehn, de nombreux nuages viennent fréquemment se former au niveau des principaux sommets de l'île (Pitons du Carbet et Montagne Pelée), y générant une très forte humidité et de plus basses températures. Ces masses nuageuses restant bloquées sur les sommets, les versants ouest (« sous le vent ») présentent une très faible pluviométrie, un fort ensoleillement, et des températures élevées, alors que le versant est, exposés aux vents, se caractérise par une très forte pluviométrie, et un plus faible ensoleillement du à la forte nébulosité.

D'autre part, en lien avec la diversité géologique, topographique et climatique, une richesse spécifique remarquable a été mise en évidence au sein de divers groupes aussi bien animaux que végétaux. Ces derniers constituent, dans l'état actuel des connaissances, la principale « source » de diversité, en particulier pour les espèces arborescentes avec près de 400 espèces d'arbres identifiées (Observatoire Martiniquais de la Biodiversité, 2020). Cette diversité d'essences forestières se traduit par la présence de formations végétales, elles aussi variées (Portécop, 1979 ; ONF, 2012). Notons enfin que cette diversité s'accompagne d'un nombre conséquent d'espèces endémiques (Fiard, 1994), phénomène fréquent en région tropicale (Philipps et al, 2019), contribuant ainsi au taux d'endémisme élevé des îles de la Caraïbe.

Ainsi, depuis les débuts de la formation de la Martinique entre 25 et 21 Ma (Germa, 2008), ces composantes n'ont eu de cesse d'interagir, aboutissant à la mise en place de la biodiversité actuelle de la Martinique, dont la connaissance est encore en construction. La présente étude, développée dans le cadre du projet REBIOS, vient donc contribuer à l'enrichissement de cette connaissance.

### 1.2 Le projet REBIOS, cadre de cette étude

Développé par le CIRAD de Martinique, ce projet vise globalement à identifier puis mobiliser les ressources biologiques du sol de la Martinique pour, in fine, favoriser le développement d'une agriculture durable. Plus précisément, il s'agit de développer l'utilisation de processus écologiques en substitution à l'utilisation d'engrais et de produits phytosanitaires traditionnellement utilisés en agriculture conventionnelle. Trois groupes fonctionnels d'organismes du sol jouant un rôle fondamental dans la fertilité des sol sont ciblés par ce projet : Les champignons mycorhiziens à arbuscules, les bactéries fixatrices d'azote du genre *Rhizobium*, et les vers de terre endémiques ou natifs de l'île. Pour chacun de ces groupes, le projet s'organise en trois phases:

A. Inventorier ces ressources biologiques et caractériser leurs communautés, dans les milieux naturels et cultivés. Pour compléter cet inventaire de la diversité des vers de terre, une étude sur la

connectivité entre les différentes populations est envisagée afin de préserver et valoriser au mieux cette biodiversité.

B. Caractériser les fonctions écologiques remplies par ces organismes. Concernant les vers, il s'agit finalement de développer la connaissance de leurs traits d'histoire de vie, dans le but de sélectionner les espèces susceptibles d'être utilisées en lombriculture en remplacement de l'espèce traditionnellement utilisée, *Eudrilus eugeniae*, originaire d'Afrique de l'ouest.

C. Mobiliser ces ressources du sol. Des essais de lombricompost seront réalisés avec les espèces sélectionnées dans le but ultime de les intégrer à des itinéraires techniques de cultures de plantes variées. Ici, l'objectif est de promouvoir le lombricompost en évitant la dissémination d'espèces exotiques envahissantes, problématique déjà rencontrée sur le continent nord-américain (Hendrix et al., 2006).

Ainsi, la présente étude s'intègre dans la première étape de ce projet, en apportant une contribution à la connaissance des communautés de vers de terre, en milieu naturel.

## 2. Les communautés de vers de terre

### 2.1 Quelques caractéristiques des communautés de vers de terre

Les vers de terre sont des Annélides de la macrofaune du sol possédant un clitellum, structure impliquée dans la reproduction apparaissant à l'état adulte, et en conséquence rassemblés dans la classe des Clitellata. La présence de soies (setae) réparties à la surface de leur corps leurs permet de se déplacer dans leur milieu, et à conduit à constituer le taxon des Oligochètes (« peu de soies »). Du reste, leur disposition constitue un critère d'identification. Tous les vers de terre sont regroupés dans l'ordre des Haplotaxida qui lui-même contient plus de 23 familles (Drilobase, 2020). Une spécificité notable des vers de terre fréquemment observés dans les îles des Caraïbes est qu'ils appartiennent à la famille des Acanthodrillidae pour une grande partie. En comparaison, en région tempérée, la famille des Lumbricidae est elle très représentée. Il est à noter par ailleurs que, comme pour d'autres groupes, la classification des vers de terre est complexe, encore en construction, et sujette à controverse, particulièrement en région tropicale (Da Silva, 2013 ; James, 1996 ; James et Gamiette, 2016).

Ces organismes nécessitant de l'eau pour leur développement, ils se rencontrent dans tous les milieux, tempérés et tropicaux, exceptés les milieux arides.

Par leurs actions mécaniques et chimiques sur leur environnement, les vers de terre participent aux cycles des nutriments et de la matière organique améliorant alors la fertilité des sols (Lavelle, 1988). Ils sont pour cette raison considérés comme des composants clés du fonctionnement des sols. Leur présence modifiant la structure même de leur milieu, ils sont qualifiés « d'ingénieurs » du sol (Jones et al, 1994, in Da Silva, 2013). Les stratégies adaptatives des vers de terre sont très diverses,

mais il est malgré tout possible de les regrouper en 3 principales catégories définies par Bouché (1977) : Epigés, anéciques et endogés. Ces catégories écologiques ont été déterminées principalement en fonction de leurs régimes alimentaires, leurs localisations dans le profil de sol, leurs stratégies de reproduction, leurs tailles, leurs pigmentations et leurs comportements (Annexe I). La proportion relative de ces catégories de vers varie fortement selon les régions. En zone tropicale par exemple, les espèces endogées sont signalées comme relativement plus fréquentes par rapport aux deux autres groupes, en raison notamment des températures plus élevées qui favoriseraient leurs fonctions digestives (Lavelle, 1988). Chez ce type de vers, l'efficacité de la digestion serait très fortement dépendante de l'activité de micro-organismes mutualistes présents dans leur tube digestif, activité elle-même impactée par la température de l'environnement. Inversement, les régions plus froides seraient dominées par les épigées et les anéciques (Lavelle, 1988). Du reste, les espèces des groupes anéciques et endogés sont généralement considérées comme celles qui présentent le plus grand intérêt agronomique (Cluzeau et al., 2009) et à ce titre, ont été considérablement étudiées.

Notons cependant que ces différentes catégories sont des concepts utilisés pour décrire ces organismes les uns par rapport aux autres, sur la base de certains critères et constituent en fait une « classification relative » pouvant prendre la forme d'un triangle où chaque sommet serait représenté par un de ces trois groupes (Bouché, 1977). Il existe une réelle variabilité à l'intérieur même de ces groupes. Par exemple, une recherche récente (Chatelain et Mathieu, 2017) a montré que les «capacités de dispersion » ne sont pas spécifiques à un groupe écologique donné.

Cela dit, le rôle des vers de terre dans le fonctionnement des écosystèmes naturels et cultivés est dépendant du groupe écologique auxquels ils appartiennent, de leur biomasse et de leur abondance (Philipps et al., 2019).

Les vers de terre sont particulièrement abondants dans les régions tempérées où il est fréquent d'observer des abondances de plus de 200 individus par m² de sol. La biomasse suit globalement la même distribution se montrant plus importante en région tempérée (Philipps et al., 2019). Ces récents résultats, obtenus à une échelle régionale, confirment d'autres plus anciens (Lavelle, 1988), mais sont cependant à nuancer au vu d'études menées en région tropicale à une échelle locale, où des biomasses comparables à celles de régions tempérées ont pu être observées au Mexique (Fragoso, 1985 in Lavelle, 1988) et plus récemment à Porto Rico ( Gonzalez et al., 2007), où des abondances de plus de 1000 individus par m² ont pu être observées dans certaines formations forestières.

A l'opposé du patron mondial de la distribution de la biodiversité «au dessus du sol» mis en évidence pour de nombreux organismes, les régions tempérées semblent montrer une richesse spécifique locale relativement élevée en comparaison avec les zones tropicales et subtropicales (Philipps et al.,2019). Le fort endémisme de ces dernières, expliquerait ce résultat. Celui-ci est, du

reste, corroboré par de récentes études menées en Guadeloupe (Csuzdi et Pavlicek, 2009 ; James et Gamiette, 2016) qui ont permis d'identifier avec certitude 13 espèces endémiques et qui soulignent que ce nombre est certainement sous-estimé au vu de l'incomplétude de l'échantillonnage. Par ailleurs il est important de souligner, une fois encore, l'importance de l'échelle utilisée pour décrire cette diversité. Effectivement, à l'échelle régionale, la diversité des vers de terre est plus élevée dans les régions tropicales (Philipps et al., 2019), pour la même raison que précédemment : le fort taux d'endémisme local entraîne une importante diversité beta à l'échelle de la région.

### 2.2 Les facteurs contraignant les communautés de vers de terre

Comparativement à d'autres communautés, les assemblages de vers de terre, leur abondance, leur biomasse et leur diversité, semblent davantage contraintes par les paramètres abiotiques que biotiques (Lavelle, 1988).

Déjà signalée par Lavelle (1988), de récentes études sont venues confirmer l'importance considérable des variables climatiques (température et précipitation principalement) sur ces communautés (Gonzalez et al., 2007 ; Philipps et al., 2019). En régions tempérées, une corrélation négative entre le nombre de semaines de températures négatives et la richesse spécifique a était mise en évidence (Lavelle, 1988). La température serait, du reste, le facteur limitant le plus important dans ces régions. En régions tropicales, diverses études menées localement soulignent cependant la difficulté d'attribuer les variations de richesse spécifique observées aux seules variations de températures (Richardson, 2005, 2013 ; Gonzalez et al., 2007). Par exemple, Gonzalez a mis en évidence à Porto Rico une augmentation de richesse spécifique de vers alors que la température de l'air diminuait, le long d'un gradient d'altitude. En lien avec leur squelette hydrostatique et leur respiration cutanée, les vers de terre sont très dépendants de l'eau (Lavelle, 1988). Ainsi, l'intensité des précipitations impacte nécessairement les populations de vers de terre. En zone tropicale, les périodes de sécheresse peuvent impacter fortement les populations de vers de terre en entraînant à la fois une forte élévation de mortalité, en dépit de l'entrée en quiescence d'une large proportion des ces organismes, et d'une migration en profondeur des espèces endogées (Lavelle, 1988).

En interaction avec ces variables climatiques, la quantité, la disponibilité et la qualité de la ressource alimentaire constituent d'autres paramètres impactant fortement la structure des communautés de vers de terre (Lavelle, 1988). Comme indiqué précédemment, la nature de la ressource varie selon le type écologique de l'espèce considérée. Cependant, Lavelle considère les litières de feuilles fraîches comme la meilleur ressource pour ces organismes (1988), en raison notamment de leur taux de glucides relativement élevé. Un lien existe entre disponibilité en nutriments et structure des communautés. Bien que pour la plupart des communautés une relation de type gaussienne est décrite entre productivité et richesse (Ricklef, 2019), des variations existent

selon les groupes concernés. Dans les forêts Mexicaines par exemple, abondance et diversité sont significativement plus faibles quand la disponibilité des sols en nutriments diminue (Fragoso, 1985 in Lavelle, 1988).

En lien avec ces paramètres trophiques, de nombreuses études ont montré que le type de végétation, par le biais de la production de litières, représente une autre variable déterminante pour la composition des communautés de vers (Wardle, 2002, in Decaens, 2010). A l'échelle mondiale, le couvert végétal exerce un rôle majeur sur la biomasse et la richesse spécifique de ces organismes (Philipps et al., 2019). La même observation semble vérifiée plus localement. A Porto Rico, par exemple, il a été mis en évidence que les variations de diversité des vers de terre, de leur biomasse et de leur abondance, étaient sous la dépendance du type de forêt.

Les propriétés physiques et chimiques du sol constituent elles aussi des facteurs essentiels contraignant la diversité des organismes du sol (Decaens, 2010). Le pH notamment est un paramètre corrélé avec les variations de certains paramètres des communautés de vers de terre (Lavelle, 1988 ; Edward et al., 1996 ; Gonzalez et al., 2007 ; Harish Kumar et al., 2018). Globalement, il est observé une diminution de l'abondance des vers quand le pH diminue. Notons cependant, que le pH est une variable qui en retour est influencée par l'activité des vers. Du reste, la structure du sol est elle aussi déterminante (Lavelle, 1988 ; Decaens, 2010). Finalement, un sol hétérogène favorisera la différenciation de niche écologique et donc une diversité locale élevée.

Enfin, plusieurs études ont mis en évidence des liens entre variation de l'altitude et communautés de vers de terre (Philipps et al., 2019). Ceci étant dit, les relations entre altitude et paramètres des communautés sont indirectes et font intervenir les facteurs cités précédemment. De plus, le type de corrélation positive ou négative, varie selon l'échelle d'observation et les secteurs géographiques étudiés. Même s'il est globalement admis que la diversité diminue avec l'altitude (Bouché, 1972 in Decaens, 2010) plusieurs études présentent des résultats contrastés localement, notamment en régions tropicales. A Porto Rico, par exemple, a été relevé une augmentation des différents paramètres des communautés de vers de terre (abondance, biomasse, richesse spécifique) le long d'un gradient altitudinal compris entre 0 et 1000 m (Gonzalez et al., 2007). Du reste, sur le même territoire, un pic de diversité aux altitudes intermédiaires a été relevé (Richardson, 2013) sur un ensemble plus vaste de communautés animales. En Martinique également, une tendance à l'augmentation de l'abondance de vers avec l'altitude a pu être repéré (Coulis, 2017).

Rappelons à ce stade que selon leur catégories écologiques, les vers de terre réagissent différemment aux facteurs évoqués précédemment, qui ne dessinent finalement que des tendances générales (Lavelle, 1988). De plus, au sein même de ces catégories, qui pour rappel ont été définies en région tempérées, existent aussi des variations selon les espèces. Cette remarque conduit certains auteurs à soulever la question de l'adaptation de ces catégories aux spécificités locales, aux zones tropicales notamment (Da Silva, 2013).

La présence d'une abondante végétation épiphyte constitue une des spécificités des forêts tropicales. Ainsi les troncs, les branches et les canopées de ces forêts abritent une importante diversité de végétaux et d'animaux vivant « suspendus » au-dessus du sol. Les vers de terre comme de nombreux autres invertébrés ont colonisé ces milieux de vie. Mais la réelle particularité des forêts du continent Américain est la présence au sein de cette végétation épiphyte d'une famille de plante jouant le rôle de support de la biodiversité (Ladino et al., 2019) : les Broméliacées (Annexe II). Ces végétaux, comptent plus de 3400 espèces (Ladino et al., 2019). La forme et la disposition des feuilles « en rosette », est à l'origine de la formation multiples réservoirs qui communiquent entre eux et forment un système aquatique (Phytotelme) pouvant contenir jusqu'à 10 L d'eau, conduisant à qualifier ces espèces de « plantes citernes » (Carrias et al., 2011) (Annexe II). Notons que généralement, la morphologie de ces plantes, associée à l'humidité ambiante, leurs permet de maintenir ce réservoir même en période sèche.

Les recherches en écologie se sont la plupart du temps intéressées à ces végétaux pour leur caractère « aquatique », car ils constituent de réels modèles de fonctionnement d'écosystèmes aquatiques d'eau douce (Dézérald et al., 2014 ; Leroy et al., 2017). En plus de ces communautés aquatiques, ces espèces hébergent une faune terrestre variée encore peu étudiée, dont des vers de terre. Effectivement, en plus de collecter l'eau météoritique, les Broméliacées interceptent les feuilles des végétaux sus-jacent. Il s'y forme alors une véritable litière que Paoletti (1991) désigne par l'expression « *sols aériens* » (Annexe II). Ces plantes, bien que physiquement isolées les unes des autres, sont interconnectées par un réseau très dense formé par d'autres espèces épiphytes grimpantes, constituant un système comparables à des « îles interconnectées » (Paoleti, 1991). En régions tropicales, la présence de vers de terre à l'intérieur de broméliacées a été signalée dès le début du 20$^{ème}$ siècle au Costa Rica (Picado, 1915 in Richardson, 2006). De plus, des vers de terre réalisant des « migrations » verticales sur le tronc des arbres ont été observés dans diverses régions tropicales (Adis, 1989 ; Lavelle, 1988) conduisant certains chercheurs à investiguer plus avant au sein même des broméliacées. Ainsi, une étude réalisée au Venezuela consistant à comparer les communautés d'animaux des « sols aériens », formés dans des broméliacées prélevés jusqu'à 23 m de haut, à celles des « sols terrestres », a permis de mettre en évidence 8 espèces de vers de terre vivant dans ces habitats originaux (Paoletti et al., 1991). Au Mexique, Fragoso (1996) a découvert 4 espèces de vers de terre vivant dans les sols de broméliacées prélevées à des hauteurs comprises entre 0 et 21 m. La même année, James identifia 5 nouvelles espèces de vers de terre, nouvelles pour la Science, vivant à l'intérieur de broméliacées en Guadeloupe, toutes appartenant au genre Dichogaster. Les résultats de cette étude furent ensuite complétés par Csuzdi et Pavlicek en 2009, qui ont pu décrire deux nouvelles espèces pour la Science trouvées dans les broméliacées de Guadeloupe, puis James et Gamiette, à nouveau en 2016, qui mirent au jour 6 nouvelles espèces vivant dans les broméliacées. D'autres observations menées dans les broméliacées de la Dominique

et de Porto Rico (Richardson, 2006) ont mis en évidence une seule espèce, très abondante, à la Dominique, et deux, peu abondantes, à Porto Rico. En Guyane française, Decaens (2016) met en évidence la présence de 17 MOTUs (Molecular Taxonomic Unit) dans des sols contenus dans des plantes épiphytes ou dans le creux des branches prélevés jusqu'à 40 m au dessus de la surface. Ainsi, dans ces territoires, les connaissances commencent à s'accumuler à propos des communautés de vers de terre des broméliacées, mais aucune étude spécifique n'a était menée à ce jour en Martinique. Par ailleurs, hormis ces données de richesse spécifique, et quelques données d'abondance, peu de choses sont finalement connues sur ces communautés de vers de terre et de nombreuses questions sont sans réponses : Quels liens entretiennent-elles avec les communautés du sol ? Comment se sont-elles mises en place ? Sont-elles permanentes ? Sont-elles différentes d'une région à l'autre ? Quels facteurs contraignent ces communautés ? Comment ces facteurs impactent les populations de vers de terre ?

A l'heure actuelle, seule une corrélation positive entre la taille des plantes et l'abondance de vers de terre a pu être mise en évidence (Fragoso et Rojas-Fernandez, 1996, Richardson, 2005).

La présente étude a pour objectif de contribuer à nourrir la réflexion autour de quelques-unes de ces questions, présentées ci-après.

## 3. Questions de recherche et hypothèses

Q1 : La composition des communautés de vers de terre des Broméliacées présente-t-elle des spécificités par rapport aux communautés de vers de terre du sol?

H1 : La diversité des communautés de vers de terre et leur composition spécifique diffèrent dans les sols et dans les broméliacées. Il existe des espèces de vers de terre spécialistes des broméliacées même si certaines espèces du sol peuvent être observées dans les Broméliacées (Decaens, 2016), car cet habitat constitue un « refuge » en cas d'inondation notamment (Richardson, 2006).

Q2 : Quels paramètres environnementaux pourraient influencer la structure des communautés pour ces deux micro-habitats ?

H2: Quelque soit le micro-habitat, l'abondance et la biomasse sont plus faibles en altitude (Bouché, 1972 ; Richardson, 1999 et 2013). De même, la diversité des vers de terre diminue suivant les patrons standards de biodiversité (Richardson, 2013 ; Veintimilla et Ngo Bieng, 2018).

H3 : Il existe une corrélation positive entre l'abondance/la biomasse de vers de terre et les paramètres suivants : la taille des Broméliacées (Richardson, 1999), le volume d'eau contenu dans le phytotelme, et la quantité de ressource trophique disponible (Lavelle, 1988).

H4 : Un pH plus élevé dans le sol des broméliacées de Martinique permet aux vers de terre d'altitude de fuir des conditions défavorables (Lavelle, 1988 ; Edward, 1996 ; Gonzalez, 2007 ; Harish Kumar, 2018) dues aux sols acides qui se développent généralement sur les roches volcaniques des sommets de la Martinique.

## II. Matériel et méthode

### 1. Choix des sites d'étude

Afin de répondre aux questions soulevées, 3 sites ont été retenus (Le piton Alma, Le piton Boucher, La Montagne Pelée), subdivisés chacun en 2 stations dans le but d'étudier l'effet de l'altitude sur la composition des communautés: une station de basse altitude située entre 400 et 600m, et une de haute altitude située entre 1000 et 1150m (Annexe III).

La faible pente, ainsi que la présence de peuplements de Broméliacées aisément accessibles et d'un sentier, ont déterminé le choix des stations. Du reste, l'ensemble des stations possèdent un sol de type andosol à allophane formé à partir de roches issues d'un volcanisme andésitique.

Chaque site présentant une station basse et une station haute, 6 zones d'échantillonnage ont été déterminées. Les coordonnées de chacun de ces sites ont été relevées à l'aide d'un GPS de terrain Garmin 64s. Chaque secteur présente une surface accessible d'environ 400 $m^2$. Les principales caractéristiques de ces zones sont présentées dans le tableau 1.

Tabeau 1 : Caractéristiques des stations sélectionnées pour cette étude.

| Station | Coordonnées GPS | Altitude (m) | Formation végétale dominante |
|---|---|---|---|
| PAB | 14,688102//-61,088909 | 578 | Forêt hygrophile |
| PAH | 14,697675/-61,103919 | 995 | Pelouse altimontaine |
| PBB | 14,71975/-61,1000 | 650 | Forêt hygrophile |
| PBH | 14,711664/-61,106279 | 1006 | Pelouse altimontaine |
| PEB | 14,833706/-61,163678 | 656 | Forêt hygrophile |
| PEH | 14,820982/-61,165888 | 1068 | Pelouse altimontaine |

L'exposition à l'Est, face aux Alizés, garanti un régime de pluie et un ensoleillement globalement comparables sur ces trois sites. Chaque point bas est localisé dans la zone inférieure du niveau « forêts humides », alors que les points hauts sont tous représentatifs du niveau « pelouse altimontaine » (Atlas des formations végétale de Martinique, 2017).

L'échantillonnage s'est déroulé du 17/02/2020 au 04/06/2020, en période sèche dite de « Carême ».

## 2. Échantillonnage des vers et autres invertébrés

### 2.1 Prélèvement des spécimens

Afin de comparer les communautés de vers de terre du sol à celles des Broméliacées, un échantillonnage a été réalisé pour chaque station dans chacun de ces micro-habitats. Concernant le sol, le mode opératoire du « Test bêche » (Annexe IV), permettant une analyse quantitative, a été suivi : un bloc de sol de 30*30 sur 30 cm de profondeur est prélevé à l'aide d'une bêche, puis disposé sur une bâche pour éviter la contamination avec le sol sous-jacent. Une « chasse à vue » est ensuite mise en œuvre sur ce bloc afin de récolter tous les vers de terre repérés. Les individus entiers ont été conservés vivant jusqu'au laboratoire dans un récipient contenant de la tourbe humide et les fragments de vers ont été placés en alcool à 70° pour éviter leur dégradation. Par ailleurs, afin d'obtenir une image plus complète de la communauté du sol, les macro-invertébrés observés durant le test bèche ont été collectés et mis en alcool à 70°.

Concernant les Broméliacées, une récolte de plantes entières a été réalisée en suivant la règle suivante : à un « Test bêche » sont associées deux plantes voisines du prélèvement (à moins de 4m). Certaines stations montrant un peuplement très riche en Broméliacées, 2 critères de sélection ont été définis : Les plantes ont un diamètre « moyen » (adapté au transport sur des sentiers parfois escarpés) ; elles sont accessibles (à une hauteur comprise entre 0 et 3m du sol). Malgré tout, pour chaque station, les Broméliacées prélevées devaient présenter une certaine diversité de diamètre et de hauteur par rapport au sol, tout en respectant les deux critères précédents, afin de limiter les biais d'échantillonnage. Les broméliacées du genre *Pitcairnia* ont des feuilles très étroites et n'ont pas de réservoir d'eau en leur centre. Elles ont donc des communautés biotiques et un fonctionnement très différent des broméliacées à phytotelme. Pour ces raisons, elles ont été volontairement écartées des prélèvements, notamment dans les sites les plus en altitude ou elles étaient abondantes. Pour les sites de basse altitude, les broméliacées ont été choisies indépendamment de l'espèce. Les plantes entières ont été ensuite placées dans des sacs étanches pour le transport jusqu'au laboratoire. Préalablement, le contenu du phytotelme avait été prélevé par aspiration à l'aide d'une seringue (Annexe IV) puis stocké dans une bouteille afin de mesurer le volume d'eau contenu dans la plante.

Ainsi, chaque station a été visitée entre 2 et 3 fois, selon la difficulté de l'accès, sur l'ensemble de la durée de l'échantillonnage. Afin de garantir une couverture homogène de chaque station d'échantillonnage et ne pas échantillonner deux fois le même emplacement, une marque a été disposée systématiquement à l'emplacement de chaque prélèvement de plantes. Pour chaque station, 5 « Tests bêche » ont été réalisés et 10 Broméliacées ont été prélevées, soit finalement 30 « Tests bêche », et 60 Broméliacées pour l'ensemble de l'étude.

Les vers prélevés dans le sol (entiers ou non) par « Test bêche » ont été nettoyés, sacrifiés par ajout d'alcool à 70°, puis immédiatement scannés à l'aide d'un scanner de bureau dans le but de

déterminer par la suite leur abondance, leur biomasse, et de conserver une image de leur couleur lorsqu'ils sont « vivants ». Ils ont été ensuite stockés en alcool à 90° et au congélateur à -20°C pour d'éventuelles futures analyses moléculaires.

Le traitement en laboratoire des plantes a globalement suivi celui d'études réalisées précédemment sur d'autres îles des Antilles (Richardson, 1999). Après retrait du mat racinaire, chaque plante prélevée a fait l'objet d'une chasse à vue : elles ont été disséquées feuille par feuille, de l'extérieur vers l'intérieur ; chaque feuille étant inspectée à l'œil nu. Les vers ainsi que le reste de la macrofaune ont été récoltés et conservés séparément. Pour compléter la recherche de vers, chaque feuille a été rincée à l'eau au-dessus d'un ensemble de deux tamis (de 4 $mm^2$ puis 500 $\mu m^2$). L'ensemble des vers récoltés a ensuite été nettoyé, sacrifié, scanné puis conservé de la même façon que les vers du sol. L'eau prélevée dans les broméliacées a été préservée afin d'étudier la faune aquatique des Broméliacées (Annexe V). Les données issues de ces prélèvement ne sont pas présentées dans ce rapport mais feront l'objet d'une étude séparée.

### 2.2 Mesures de biomasse et mise en collection

Pour chaque échantillon prélevé, l'abondance et la biomasse des vers ont été déterminées à partir des scans obtenus couplés à l'utilisation d'un logiciel libre d'analyse d'image (ImageJ, version 1.52a). Après calibration de l'échelle et détermination d'un seuillage, le logiciel identifie par un nombre chaque objet reconnu sur l'image, les dénombre, puis estime la surface et le périmètre de chacun de ces objets (Annexe VI). Ces données de surface et de périmètre ont ensuite été utilisées pour déterminer la longueur et la largeur de chaque vers, en approximant la forme d'un vers à celle d'un cylindre, en résolvant l'équation suivante : $X^2 - P.L/2 + S = 0$

Avec X, la longueur ou la largeur ; P, le périmètre et S la surface. Les deux solutions possibles correspondent à la longueur et la largeur du cylindre, donc du vers (Annexe VII). Finalement, après calcul du volume à partir de ces données, la biomasse de chaque vers a été estimée en utilisant l'équation allométrique suivante (Coulis, 2017) : ln(masse)=0.99*ln(volume)-0,18

Ainsi, en suivant ce protocole, il a donc été possible d'estimer la biomasse de chaque vers de chaque échantillon.

### 2.3 Identification

La plupart des vers récoltés étant inconnus, il a été nécessaire de déterminer des morpho-espèces afin d'étudier ces communautés. Celles-ci ont été proposées par examens des scans de chaque échantillon, permettant d'observer les couleurs de chaque vers notamment, puis par observation à la loupe binoculaire. Notons cependant que des prélèvements ADN et une fixation de certains individus au formol à 4% ont été réalisés, ce qui, en parallèle avec l'intervention ultérieur de Samuel

James, spécialiste de la systématique des vers de terre de l'Université de l'Iowa, permettra de déterminer et/ou décrire plus précisément les espèces rencontrées.

## 2. Caractérisation des habitats

Afin de mieux comprendre les règles d'assemblage des communautés de vers de terre dans les sites étudiées, l'habitat des vers a été finement caractérisé aussi bien dans les broméliacées que dans le sol.

Pour se faire, 6 capteurs (Lascar electronics, EL-USB-2+) enregistrant la température et l'humidité relative de l'air ont été installés lors de la première visite et récupérés à la fin de l'étude, dans le but de caractériser les variations climatiques au niveau de chaque station (Annexe IV).

Afin de conserver une trace de l'environnement biotique de chaque Broméliacée, une photographie de la plante dans son milieu a été réalisée systématiquement lors de chaque prélèvement. Cette information vient compléter les relevés relatifs au type de support, à la distance au sol, à l'espèce, et à la météo du jour.

Dans le but d'obtenir des données sur la composition chimique des sols, lors de chaque « Test bêche », un échantillon d'environ 500g a été conservé pour analyse ultérieure. De même, au cours de la dissection de chaque plante, un échantillon de « sol » contenu à l'aisselle des feuilles a été récolté pour analyse.

De plus, préalablement à leur dissection, une photographie à la verticale de chaque plante placée en position de vie, a été réalisée de manière à déterminer la surface du feuillage susceptible de récolter de la matière organique (source de production des « sols aériens ») issue de plantes sus-jacentes. Le protocole d'estimation de cette surface est le même que celui utilisé pour déterminer la surface des vers, décrit dans la section 2.2. Afin de compléter cette information, la plus longue feuille de chaque plante a été mesurée, donnant ainsi une indication de sa taille. Ces données morphométriques ont ensuite été précisées par mesure du volume d'eau récolté dans le phytotelme lors du prélèvement.

Enfin, au cours de la dissection des plantes, l'ensemble de la matière organique morte (MOM) contenue dans chaque Broméliacée (issue de la plante elle-même ou d'autres végétaux) a été conservée après rinçage puis placée à l'étuve à 60°C pour séchage et pesées ultérieures. MOM « externe » et MOM « interne » ont finalement été pesées séparément, pour chaque plante.

Ainsi, pour chaque vers, il est possible de déterminer, la température et humidité de l'air le jour du prélèvement, ainsi que le pH et la composition chimique du sol dont il est issu, son altitude, et la formation végétale environnante. En plus de ces éléments, l'habitat des vers récoltés dans les Broméliacées est caractérisé par, l'espèce de Broméliacée, son support, sa distance au sol, son volume d'eau, sa taille (surface et longueur de la plus grande feuille), le poids sec de MOM (externe ou « interne »), et la présence éventuelle d'une inflorescence.

### 3. Traitements des données

Initialement, chaque micro-habitat (Broméliacée ou sol) devait être caractérisé par un grand de nombre de variables environnementales, décrites plus haut, afin d'étudier leurs éventuelles corrélations avec les communautés de vers de terre. Or, compte-tenu des conditions exceptionnelles liées à l'épidémie de Covid-19, il n'a pas été possible d'étudier l'ensemble de ces variables. Finalement, pour les Broméliacées, seules les variables suivantes ont pu être mesurées précisément pour chaque niveau d'altitude :

- La distance au sol des Broméliacées (DistSol) mesurée en cm
- La surface foliaire (SurfF) mesurée en cm²
- La taille de la plus longue feuille (TailleF) mesurée en cm
- Le poids sec de matière organique morte totale (PSMOMT) mesuré en g
- Le poids sec de matière organique morte autre (ou « externe ») (PSMOMA) mesuré en g
- Le volume d'eau contenu dans le phytotelme (Vol) mesuré en mL
- Le pH mesuré dans le sol et dans le sol en formation à l'aisselle des feuilles de Broméliacées (pH). Du reste, ce dernier paramètre constitue la seule variable ayant pu être mesurée sur le sol.

L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé avec le logiciel R (R Development Core Team).

Une ACP (Analayse en Composante Principale) a tout d'abord été mise en œuvre avec l'ensemble des variables citées ci-dessus à l'aide du package « factoextra ». Le but était d'identifier les plus pertinentes en vue de caractériser les Broméliacées selon les deux modalités de l'altitude. Cette ACP a été couplée avec un calcul des coefficients de corrélation (Pearson) entre chacune de ces variables afin de vérifier les informations fournies par cette analyse.

Dans le but de décrire l'effet de l'altitude sur les variables environnementales, des GLM ont été ajustées en modélisant chaque variable environnementale en fonction de l'altitude selon deux modalités (Haut/Bas). La significativité des différences observées a ensuite été testée par une ANOVA. La validité des GLM a systématiquement été vérifiée à l'aide du package « RVAIdeMemoire ». Lorsque des comparaisons multiples se sont avérées nécessaires, des test de Tukey ont été menés à l'aide du package «emmeans» et « multicomp ».

Pour décrire les communautés de vers de terre de chaque micro-habitat, et pour chaque altitude, le package « BiodiversityR » a été utilisé afin de calculer les métriques suivantes, pour chaque échantillons:

- L'abondance de vers : comme nous le verrons plus loin, la surface foliaire des Broméliacées, constituant une approximation de leur taille, est significativement différente selon l'altitude. Pour limiter ce biais, l'abondance de vers a été ramenée à une unité de surface foliaire (ici le m²), dans le but de permettre des comparaisons selon les deux modalités de l'altitude. De la même façon,

l'abondance des vers du sol est exprimée en nombre de vers par m² de sol, autorisant ainsi des comparaisons avec d'autres études.

- La biomasse en vers : de la même façon que pour l'abondance, la biomasse de vers est exprimées par m² de surface foliaire pour les Broméliacées et par m² pour le sol.
- La richesse spécifique (S) : désigne le nombre exacte d'espèce par échantillon.
- L'indice de Shannon (H) : prends en compte l'abondance relative de chaque espèce (*pi*) au sein de chaque échantillon ainsi que la richesse spécifique, afin de décrire la diversité spécifique.

$$H=-\sum_{i=1}^{S}(pi)ln(pi)$$

Abondance, biomasse, richesse spécifique et indice de Shannon, constituent finalement nos variables « à expliquer ».

L'effet de l'altitude sur ces 4 variables a était testé suivant le même protocole que pour les variables environnementales décrit plus haut.

Le partitionnement de la diversité (α/β) a été calculé avec la fonction « adipart » du package « vegan » à partir des données de richesse spécifique de chaque échantillons. Le partitionnement de la diversité β (en Nestedness/Turnover et en Gradient/Balanced) a été décrit à l'aide du package « betapart ». Plus précisément, la partition en Nestedness/turnover a été réalisée en considérant les données d'occurrence des espèces et en utilisant l'indice de Sorensen. Cette partition revêt un aspect qualitatif, car seule la composition en espèce est ici prise en compte. La partition en Gradient/balanced a, quant à elle, été réalisée en considérant les données d'abondance, et en utilisant cette fois l'indice de Bray-Curtis (Baselga, 2013). Il s'agit cette fois d'un aspect quantitatif de la diversité Béta, basé sur l'abondance relative de chaque espèce au sein des communautés comparées. Ainsi, la composante « balanced » prend en compte le nombre d'individu d'une espèce d'un site remplacé par le même nombre d'individu d'une autre espèce dans un second site. La composante « gradient » quant à elle, prend en compte le nombre d'individus « perdu » d'un site à l'autre.

Des courbes d'accumulation d'espèces ont été produites à l'aide la fonction « specaccum » du package « vegan ».

Afin de présenter simplement les liens entre les communautés de vers de terre des sols et ceux des Broméliacées, un diagramme de Venn a été réalisé en utilisant le package « VennDiagram ». Pour affiner cette analyse, une analyse NMDS (Non Metrique Multidimensional Scaling) a ensuite été réalisée à l'aide du package « vegan », caractérisant cette fois ces communautés selon leur micro-habitat et l'altitude. Cette méthode permet de représenter dans un espace à deux dimensions la position de chaque échantillon prélevé en fonction de sa composition spécifique en estimant sa dissimilarité avec les autres. L'estimateur retenu dans cette étude est celui de Bray. Ensuite, trois

ANOSIM (Analyse de Similarité) ont permis de vérifier la significativité des dissimilarités inter-groupes mises en évidence par le NMDS.

Pour finir, dans le but de rechercher de possibles corrélations entre abondance, biomasse, diversité et les variables environnementales sélectionnées, des GLM ont été ajustées en intégrant systématiquement une interaction entre une variable environnementale et la variable catégorielle liée à l'altitude. Comme précédemment, la significativité des effets observées a ensuite été testée par une ANOVA. La validité des GLM a systématiquement été vérifiée à l'aide du package « RVAIdeMemoire ». Lorsque des comparaisons multiples se sont avérées nécessaires, des test de Tukey ont été menés à l'aide du package «emmeans» et « multicomp ». Il est à noter que la variable « DistSol » a été volontairement écartée pour cette étape. Effectivement, le plan d'étude adopté ici a conduit à utiliser cette dernière uniquement pour caractériser le micro-habitat « Broméliacées ». Dans cette étude, elle ne constitue pas un réel facteur exploité pour expliquer la structure des communautés de vers, l'étendue de cette variable étant relativement faible.

## III. Résultats

### 1. Caractérisation des habitats

Dans un premier temps, une analyse en composant principale (ACP) menée à partir de l'ensemble des données liées aux Broméliacées a permis de dégager les principales variables impactées par l'altitude (Figure 2). L'analyse montre que la taille de la plus longue feuille est corrélée positivement à la surface foliaire. De plus, le poids sec de MOM totale, le volume d'eau du réservoir et le pH sont eux aussi corrélés positivement. Hormis le pH, les variables sont bien représentées par l'ACP.

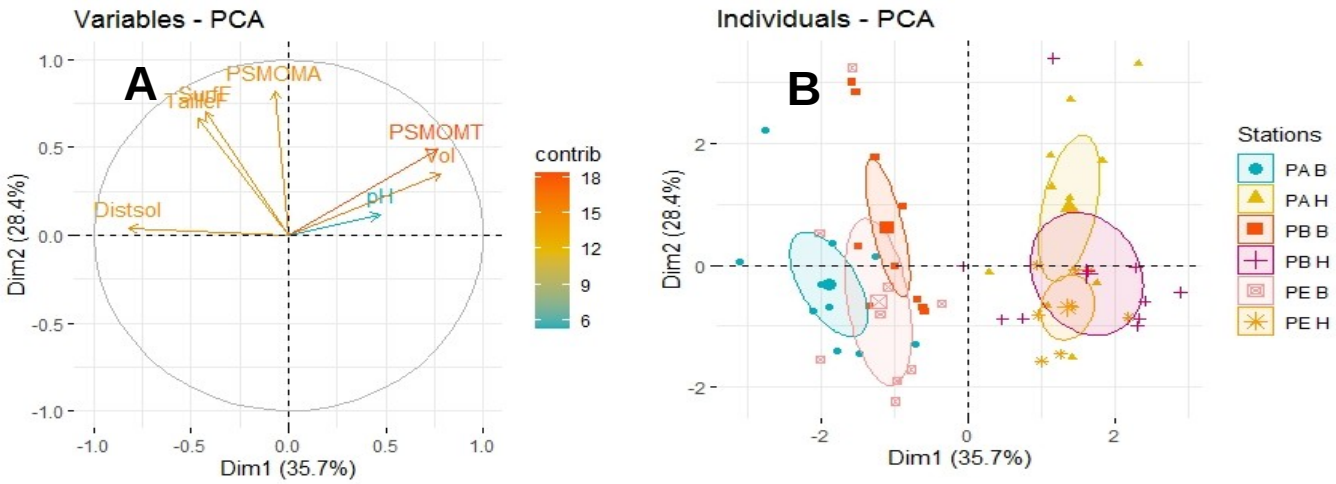



Figure 2 : Résultats de l'ACP. A) Cercle de corrélation montrant la qualité de la représentation de chaque variable et leur contribution à chaque axe de l'ACP (contrib). B) Graphique des «observations» montrant la position des échantillons de Broméliacées colorées en fonction de la station d'échantillonnage.

Le graphique des observations (B) montre que les 6 stations peuvent être regroupées en deux sous-ensembles cohérents selon l'altitude : les stations situées en altitude étant rassemblées sur la droite du graphique (PA H, PE H, PB H), et celles situées plus bas, sur la gauche (PA B, PE B, PB B).

La taille de la plus longue feuille étant fortement corrélée avec la surface foliaire (coefficient de Spearman de 0,70), seule la variable SurfF a été conservée pour la suite des analyses.

Afin de confirmer les informations fournies par l'ACP, chaque variable environnementale a été examinée selon les deux modalités de l'altitude, haut ou bas (Figure 3).

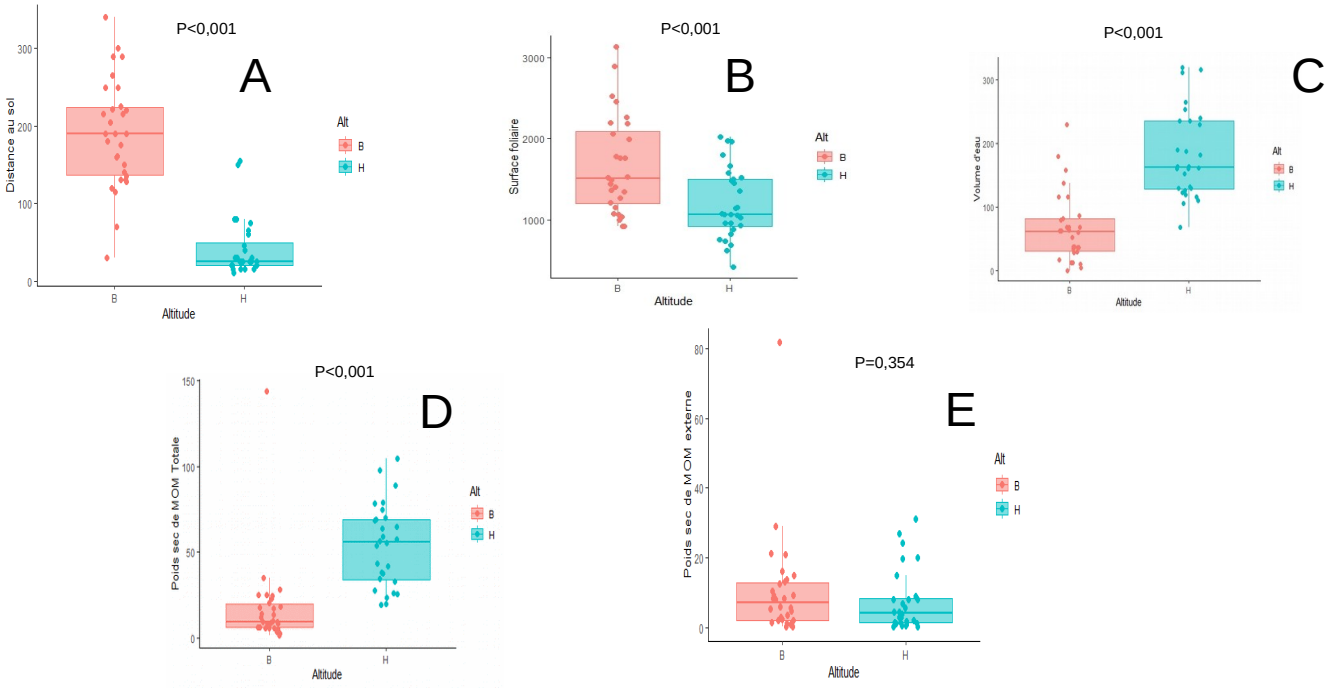



Figure 3: Boites à moustache des variables DistSol (A), SurfF (B), Vol (C), PSMOMT (D), PSMOMA (E) selon les deux modalités de l'altitude. La valeur de p-value est indiquée au dessus de chaque boite.

La valeur de la p-value obtenue révèle que les différences de poids sec de MOM externe entre les « Broméliacées du haut » et celles du bas ne sont pas significatives. Par contre, les p-value obtenues concernant les autres variables indiquent que les différences sont significatives. Ainsi, ces résultats viennent consolider les observations précédentes : Les Broméliacées prélevées en haut sont plus proches du sol, contiennent plus d'eau, sont plus petites, et contiennent plus de MOM totale.

La même démarche a été suivie avec la variable pH qui concerne à la fois les Broméliacées et le sol (Figure 4). Les résultats indiquent que le pH dépend à la fois du type de micro-habitat et de l'altitude. Le pH du sol formé dans les Broméliacées est donc significativement plus acide que celui des sols, quelque soit l'altitude considérée. De plus, le pH du sol de Broméliacées augmente significativement avec l'altitude. L'évolution inverse est observée pour le sol.

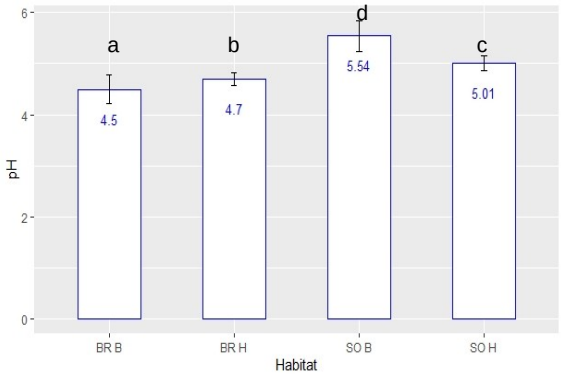
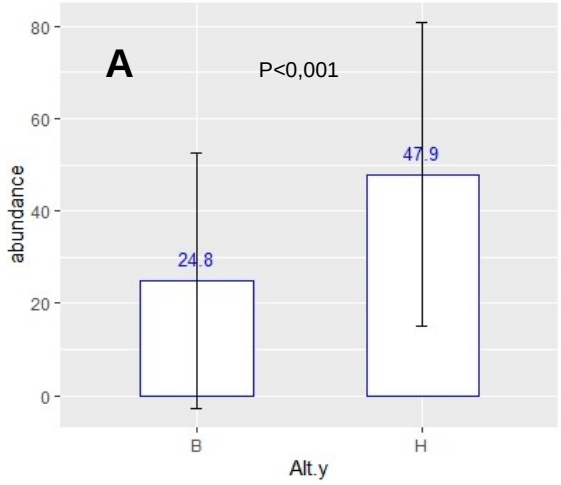



Figure 4 : Graphique en barre représentant le pH selon le micro-habitat et l'altitude. BR B : Broméliacées du Bas. BR H : Broméliacées du Haut. SO B : Sols du Bas. SO H : Sols du Haut . Les lettres a, b, c et d, indiquent les groupes formées à la suite du test de Tukey. Les barres verticales représentent l'écart-type.

## 2. Effet de l'altitude sur l'abondance et la biomasse des communautés

A l'instar de la majorité des variables environnementales étudiées, on observe un effet significatif de l'altitude sur l'abondance de vers (Figure 5).




Dans les

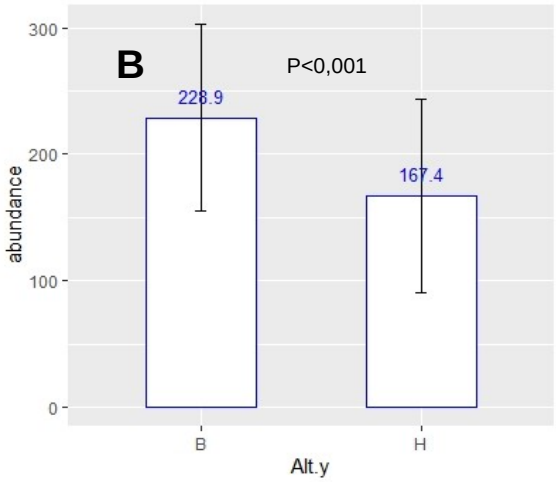
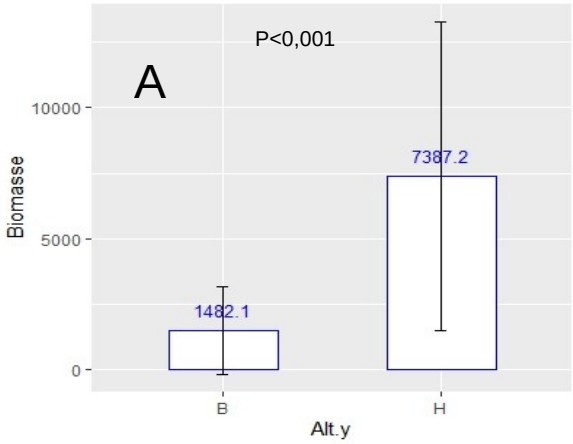


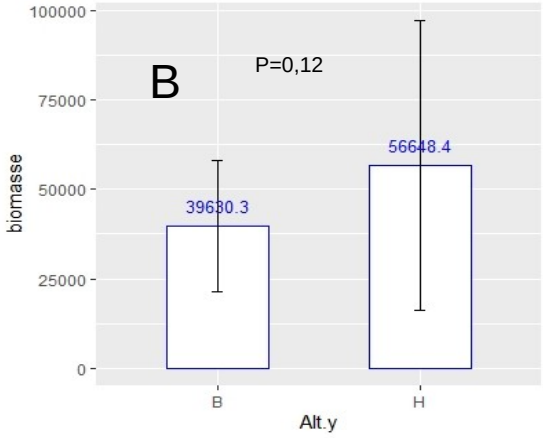

Figure 5 : Graphiques en barre présentant l'abondance de vers selon les 2 modalités de l'altitude (B : Bas et H : Haut). A) Abondance de vers terre dans les Broméliacées (en nombre de vers par m² de surface foliaire). B) Abondance de vers de terre dans les sols (en nombre de vers par m² de sol). La valeur de la p-value, p, est indiquée au dessus de graphique. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Broméliacées, les vers sont significativement plus abondants en altitude. A l'inverse, au niveau des sols, on observe une diminution de l'abondance de vers avec l'altitude.

Concernant la biomasse, l'altitude impacte la biomasse de vers différemment selon le micro-habitat considéré (Figure 6).




Biomasse de vers par m² de surface foliaire




Biomasse de vers par m² de sol

Figure 6 : Graphiques en barre présentant la biomasse de vers selon les 2 modalités de l'altitude (B : Bas et H : Haut). A) Biomasse de vers terre dans les Broméliacées (en mg/m² de surface foliaire). B) Biomasse de vers de terre dans les sols (en mg/m² de sol). La valeur de p-value,p, est indiquée au dessus de graphique. Les barres verticales représentent l'écart-type.

En altitude, la biomasse est significativement plus élevée dans les Broméliacées, alors qu'elle ne présente pas de différence significative pour le compartiment sol (p=0,12).

Les différentes morpho-espèces rencontrées dans les sols et les Broméliacées diffèrent par leur masse (Tableau 2), avec des individus pesant de quelques dizaines de mg à d'autres pesant plusieurs centaines de mg.

Tableau 2 : Présentation de quelques traits de chaque morpho-espèces identifiées.

| Indication taxonomique | Morpho-espèce | Masse moyenne d'un vers (mg), avec indication de l'écart-type | Couleur/ teinte | Nombre de vers récoltés | Habitats | Représentation dans le sol (%) | Représentation dans les Broméliacées (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Dichogaster* | sp11 | 373 ±325 | bleu sombre | 71 | Broméliacées | 0,0 | 100,0 |
| *Dichogaster* | sp10 | 48 ±22 | Bleu | 37 | Broméliacées | 0,0 | 100,0 |
| *Dichogaster* | sp6 | 37 ±24 | Rouge sombre | 255 | Broméliacées, rarement sols | 1,0 | 99,0 |
| *Dichogaster* | sp5 | 468 ±459 | Bleu pétrole | 45 | Sols, rarement Broméliacées | 98,0 | 2,0 |
| *Glossodrilus* | sp nov.1 | 331 ±424 | Rose | 76 | Sols | 100,0 | 0,0 |
| *Pontoscolex corethrurus* | | 176 ±166 | Rose | 283 | Sols | 100,0 | 0,0 |
| *Dichogaster* | sp7 & sp8 | 843 ±518 | Bleu sombre | 14 | Sols | 100,0 | 0,0 |
| *Dichogaster* | Sp13 | 101 ±52 | Rose | 16 | Sols | 100,0 | 0,0 |
| *Dichogaster* | Sp14 | sp5 1 ±58 | Brun sombre | 3 | Sols | 100,0 | 0,0 |
| *Dichogaster* | Sp15 | 71 ±28 | Bleu sombre | 4 | Sols | 100,0 | 0,0 |
| *Dichogaster* | Sp16 | 2504 ±2432 | Bleu reflets métalliques | 2 | Sols | 100,0 | 0,0 |
| *Dichogaster* | Sp17 | 1431 | Brun sombre | 1 | Sols | 100,0 | 0,0 |
| Indéterminé | Id | 135 ±157 | | 99 | Broméliacées et sols | 92,0 | 8,0 |

Les individus des sols sont significativement plus « gros » ($p<2.2$ e-16) que ceux des Broméliacées (figure 7). Plus précisément, les individus des sols du bas ont une masse significativement plus faible que ceux des sols du haut ($p = 0,021$). De plus, les vers des sols présentent une gamme de masse plus étendue que ceux des Broméliacées. Au sein des Broméliacées, les individus du bas ont une masse significativement plus faible que ceux du haut ($p = 0,021$). Par ailleurs, dans ce micro-habitat, une distinction se dessine selon l'altitude : en haut, les individus les plus « gros » étant plus gros que ceux du bas, et les individus les plus petits étant plus « petits » que ceux du bas.

Le comportement des vers récoltés et lui aussi notablement différent de celui de ceux du sol. Les vers des Broméliacées se montrent très dynamiques et mobiles. A l'inverse, la majorité des espèces trouvées dans les sols sont peu mobiles.

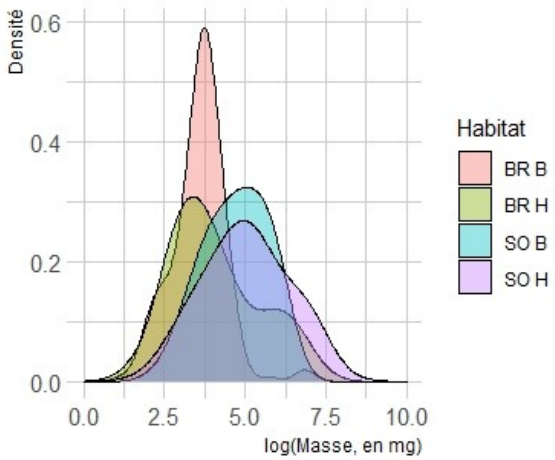



Figure 7 : Distribution de la masse des vers en fonction du micro-habitat et de l'altitude (Pour une meilleure lisibilité, les données de masse ont subies une transformation log. BRB : Broméliacées du bas. BRH : Broméliacées du haut. SOB : Sols du bas. SOH : Sols du haut.

### 3. Relations entre les caractéristiques des habitats et l'abondance et la biomasse des communautés

Concernant les Broméliacées, il n'a pas été possible de construire des modèles valides, et donc de rechercher des corrélations, avec la variable pH, du fait principalement d'un trop faible jeu de données. Effectivement, en raison de la faible quantité de « sol de Broméliacées » récoltée dans chaque plante, il a été nécessaire de rassembler ces volumes (pour chaque station) afin de réaliser les mesures de pH.

Finalement, quatre variables semblent impacter significativement l'abondance des vers (Figure 8): SurfF, Vol, PSMOMA et PSMOMT.

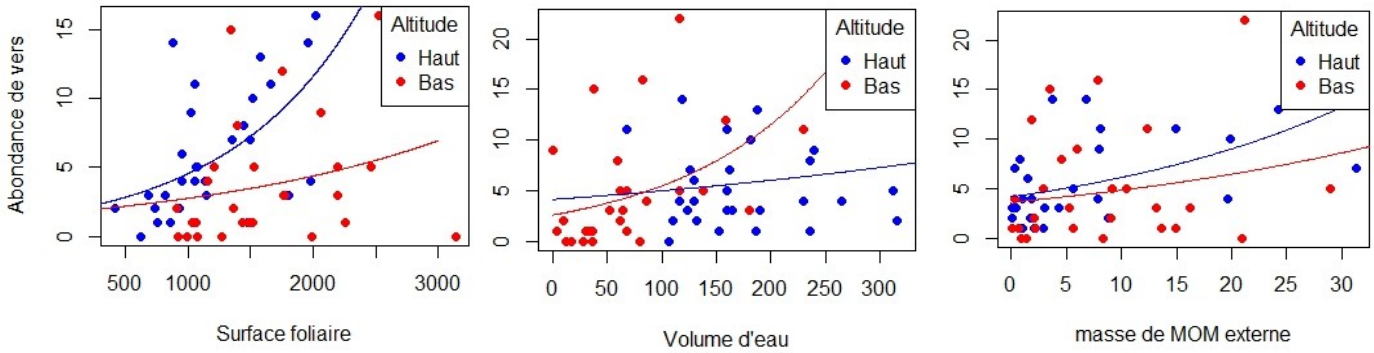



Figure 8 : Evolution de l'abondance de vers dans les Broméliacées en fonction de la surface foliaire, du volume d'eau, ou de la masse de MOM externe, selon deux modalités de l'altitude (Haut et bas).

Les modèles ajustés avec les variables PSMOMA et PSMOMT donnant des résultats similaires, seule la variable PSMOMA est présentée ici. Au niveau des sols, les conditions de validité du modèle construit n'étant pas réunies, il n'a pas pu être mis en évidence un lien significatif entre abondance et pH. Pour ces 3 variables, les GLM décrivent une augmentation significative de l'abondance ($p<0,001$) quand la variable environnementale augmente. Par ailleurs, l'effet de l'augmentation de la surface foliaire, du volume d'eau, ou du poids sec de MOMA sur l'abondance est impacté significativement par l'altitude (Test de Tukey : Pour SurfF et Vol, $p<0,001$ ; Pour PSMOMA, $p<0,05$) mais de manière variable. Quand l'altitude est élevée, l'abondance augmente plus fortement en fonction de la surface foliaire. La même tendance s'observe avec la MOMA. Inversement, quand l'altitude est élevée, l'abondance augmente moins rapidement en fonction du volume d'eau.

A l'image de ce qui est observé pour l'abondance, les variables SurfF, Vol, PSMOMA impactent significativement la biomasse des vers (Figure 9).

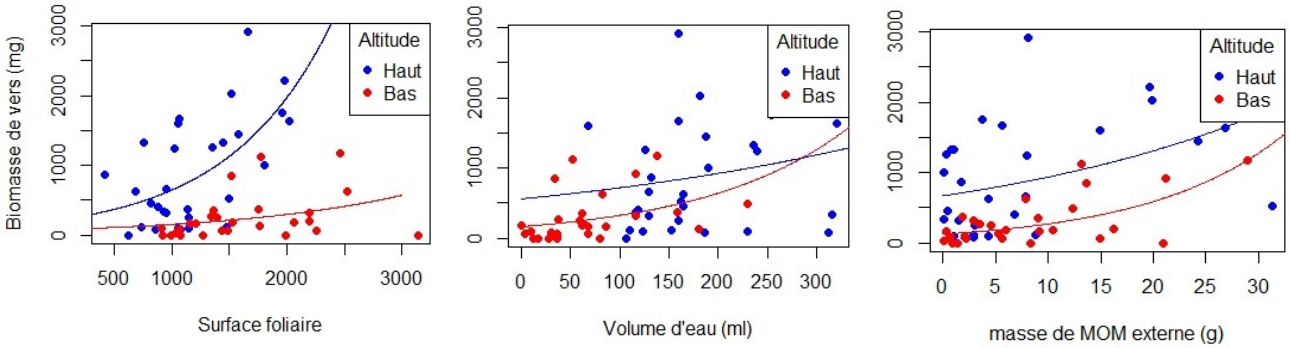



Figure 9 : Evolution de la biomasse de vers dans les Broméliacées en fonction de la surface foliaire, du volume d'eau, ou de la masse de MOM externe, selon deux modalités de l'altitude (Haut et bas).

Au niveau des sols, une fois encore, les conditions de validité du modèle construit n'étant pas réunies, il n'a pas pu être mis en évidence un lien significatif entre biomasse et pH.

Là encore, pour ces 3 variables, les GLM décrivent une augmentation significative de la biomasse ($p<0,05$) quand la variable environnementale augmente. Cependant, seul l'effet de l'augmentation de la surface foliaire sur la biomasse est impacté significativement par l'altitude ($p<0,001$). Quand l'altitude est élevée, la biomasse augmente plus fortement en fonction de la surface foliaire.

### 4. Structure et diversité des communautés de vers de terre

Au cours de cette étude, sur les 60 Broméliacées et les 30 échantillons de sols prélevés, 906 vers de terre ont été récoltés, dont 535 dans les sols et 371 dans les Broméliacées. A l'intérieur des Broméliacées, les vers étaient principalement localisés à l'aisselle des feuilles les plus anciennes. Plus rarement, certains vers ont pu être récoltés à l'intérieur même de l'inflorescence (Annexe VIII). Parmi les douze morpho-espèces identifiées à travers l'ensemble des habitats (Annexe IX), quatre ont été récoltées dans ses Broméliacées et dix dans les sols (Figure 10). Seules deux espèces ont été observées à la fois dans les sols et dans les Broméliacées (*Dichogaster* Sp1 et *Dichogaster* Sp11). Notons que pour une de ces deux espèces (Dichogas*ter* Sp11), seul un individu a été retrouvé dans les Broméliacées (Tableau 2). Les vers de terre récoltés dans les Broméliacées appartiennent tous aux espèces *Dichogaster* Sp1, *Dichogaster* Sp2, *Dichogaster* Sp9 et *Dichogaster* Sp11, cette dernière ayant été observée uniquement dans les Broméliacées situées en altitude (Figure 11). Concernant les sols, seuls deux espèces composent les assemblages dans les zones de basse altitude: *Pontoscolex corethrurus* Sp7 et *Glossodrilus* Sp8. En plus de ces deux espèces, les sols situés en altitude abritent les espèces *Dichogaster Sp1, Dichogaster* Sp10, *Dichogaster* Sp11, *Dichogaster* Sp13, *Dichogaster* Sp14,

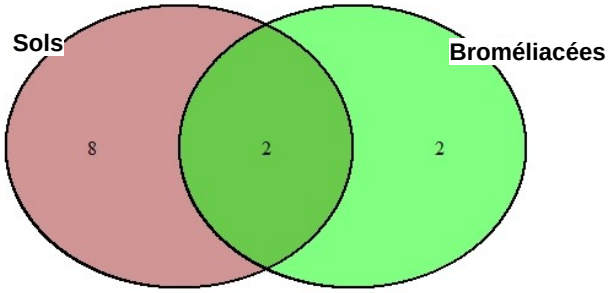



Figure 10: Diagramme de Venn montrant la distribution des espèces en fonction des micro-habitats.

*Dichogaster* Sp15, *Dichogaster* Sp16 *et Dichogaster* Sp17.

Une représentation plus précise de ces communautés de vers a pu être modélisée à l'aide d'une NMDS (Figure 12). Cette analyse d'ordination a permis de positionner les échantillons en fonction de la similitude de leur composition spécifique. Ici, 4 ensembles se dessinent : sur la gauche de l'espace, les échantillons de Broméliacées en partie séparées en deux groupes selon leur altitude, et sur la droite de l'espace, les échantillons de sols qui eux se distinguent avec l'altitude. Les trois ANOSIM réalisées sur cette NMDS indiquent que les séparations entres ces 4 groupes sont toutes significatives (Annexe X).

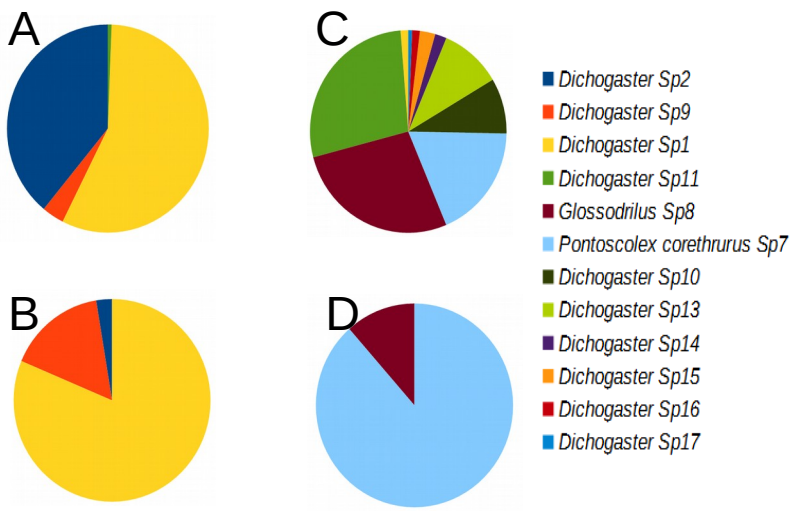



Figure 11 : Composition spécifique de chaque micro-habitat selon les deux modalités d'altitude. A) Broméliacées du haut. B) Broméliacées du bas. C) Sols du haut. D) Sols du bas.

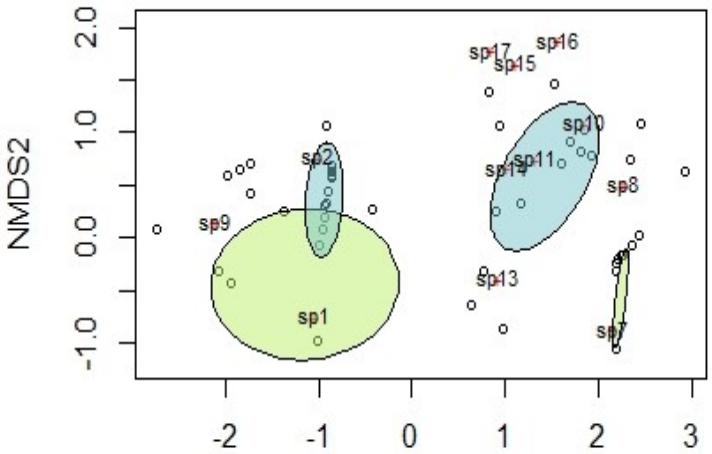



Figure 12: NMDS réalisée sur l'ensemble des échantillons. Les ellipses sont ici centrées sur les barycentres des points. Les cercles représentes les échantillons et les croix rouges, les morpho-espèces.

Quelque soit le compartiment considéré, la richesse spécifique moyenne et l'indice de Shannon moyen d'un échantillon (une plante ou un bloc de sol) sont toujours plus élevés en altitude (Figure 13). D'autre part, en altitude, les sols présentent une diversité significativement plus importante que les Broméliacées, ce qui n'est pas observé en basse altitude.

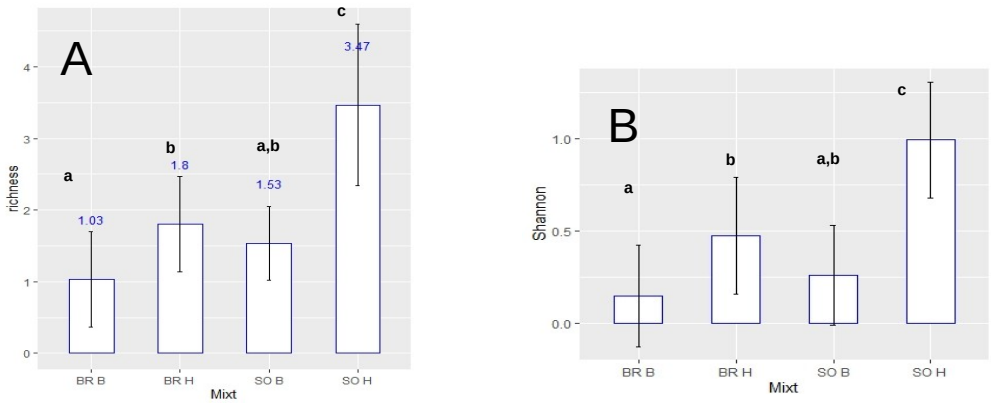



Figure 13 : Graphique en barre, présentant la richesse spécifique moyenne (A) et l'indice de Shannon moyen (B) par échantillon, selon le micro-habitat et l'altitude. BR B : Broméliacées du Bas. BR H : Broméliacées du Haut. SO B : Sols du Bas. SO H : Sols du Haut . Les lettres a, b, c et d, indiquent les groupes formées à la suite du test de Tukey. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Le partitionnement de la diversité réalisé sur l'ensemble des 6 stations indique une diversité beta très importante (Figure 14.A) associée à une faible diversité alpha.

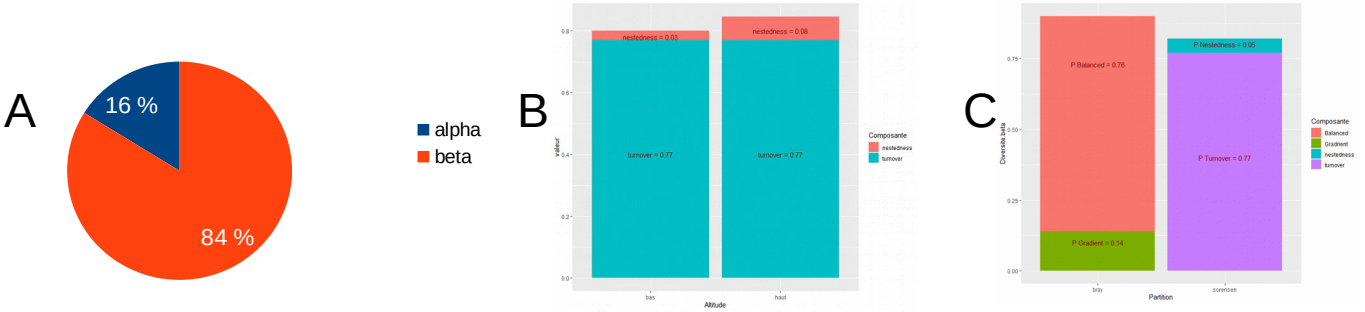



Figure 14: Partitionnement de la diversité basé sur la richesse spécifique. A) Partitionnement alpha/beta. B) Partitionnement de la diversité beta (turnover/nestedness), selon l'altitude (Haut et bas). C) Partitionnement de la diversité beta (turnover/nestedness et balanced/gradient).

Quelque soit le niveau d'altitude, le « turnover » est relativement élevé alors que la composante « nestedness » est elle très faible (Figure 14.B). Un partitionnement encore plus détaillé a été mis en œuvre sur l'ensemble du jeu de données, en distinguant, en plus des deux composantes décrites précédemment, deux nouvelles composantes : « balanced » et « gradient » (Figure 14C). Dans notre étude, les différences entre communautés sont principalement déterminées par les composantes « turnover » et « balanced ». Ainsi, les 84 % de diversité béta déterminée en considérant uniquement les compositions spécifiques des communautés résultent pour une large part (77%) d'un remplacement d'espèce d'une communauté à l'autre. En considérant les abondances relatives des différentes espèces, la diversité béta (estimée de cette manière à près de 90%) résulte principalement de la composante « balanced » (76%).

Dans le but d'identifier des déterminants de la diversité des communautés de vers de terre, et de la même façon que pour la biomasse et l'abondance, une recherche de corrélations entre les variables environnementales sélectionnées dans cette étude et les indices de diversité a été entreprise. Cependant, aucun des modèles ajustés n'a permis d'identifier précisément de telles corrélations, et ce pour chaque micro-habitat, et pour chaque niveau d'altitude.

## IV. Discussion

### 1 Composition et diversité des communautés de vers de terre

La courbe d'accumulation (figure 15) atteint le plateau pour les broméliacées, ce qui signifie que l'échantillonnage a été suffisant pour détecter la plupart des espèces présentes dans cet habitat. A l'inverse, pour les sols, la courbe montre une nette inflexion mais le plateau n'est pas atteint, ce qui signifie qu'un échantillonnage plus « poussé » aurait pu conduire à l'observation de nouvelles espèces, accroissant encore la richesse spécifique des vers du sol.

Ainsi en Martinique, à l'inverse de ce qui est observé en Guadeloupe (James, 1996 ; James et Galmiette, 2016), les sols présentent une richesse spécifique nettement plus élevée que les Broméliacées (Figure 15), à l'échelle de l'ensemble de l'étude.

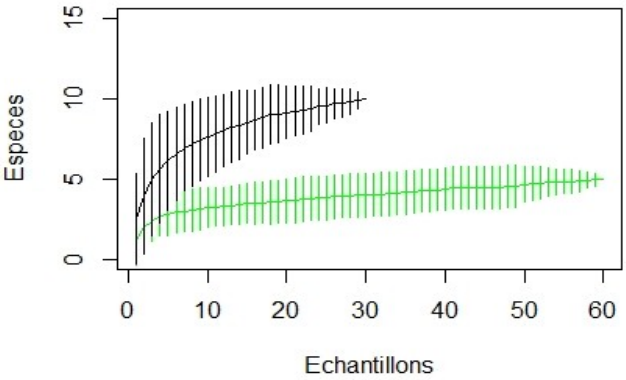


Figure 15: Courbes d'accumulation d'espèces pour les deux micro-habitats, sols (en noir) et Broméliacées (en vert).

Cette diversité globalement plus faible des communautés de vers de terre des Broméliacées pourrait s'expliquer par le caractère homogène de cet habitat par rapport aux sols. Effectivement, les ressources en nourriture et en espace y étant réduites et peu variées, la diversité se trouverait limitée dans les Broméliacées du fait du principe d'exclusion compétitive (Decaens et al., 2016 ; Ricklefs, 2019). D'autre part, le pH y est spécifique: il est significativement plus acide au sein des « sols aériens » que dans les « sols terrestres » (Figure 4). Ces résultats sont en accord avec des résultats antérieurs (Nadkarni et al., 2002) qui révèlent que le sol formé au sein de la canopée, à l'aisselle des branches ou dans les plantes épiphytes, désignée « canopy-held-organic-matter », est systématiquement plus acide que le « sol terrestre ». Or, il a été observé que ce facteur est significativement corrélé à la richesse spécifique des vers de terre (Gonzalez et al., 2007 ; Bahar et al., 2015), avec de fortes variations selon l'espèce de vers de terre considérée (Zirbes et al., 2009). Cette acidité pourrait elle aussi contribuer à diminuer la diversité spécifique des communautés de vers de terre des Broméliacées. Inversement, le caractère plus hétérogène des sols en terme de ressources, et moins acide, favoriserait une diversité relativement plus importante (Decaens, 2010).

Sur les douze morpho-espèces identifiées, deux seulement (*Dichogaster* Sp1 et *Dichogaster* Sp11) ont été retrouvées à la fois dans le sol et les broméliacées. Les faibles abondances de ces deux espèces dans le sol ou dans les Broméliacées (Tableau 2), soulignent probablement le caractère relativement exceptionnel de cette situation : *Dichogaster* Sp1 ne fréquenterait qu'occasionnellement les sols et *Dichogaster* Sp11 ne fréquenterait que rarement les Broméliacées.

Ce contraste entre communautés des sols et communautés des Broméliacées, nettement visible sur l'analyse NMDS, se reflète aussi à travers l'étude du partitionnement de la diversité qui révèle une diversité beta très élevée de 84 % (Figure 14). A l'inverse, la faible diversité alpha montre que les stations, et finalement chaque micro-habitat, ne présentent pas une forte diversité localement, en accord avec les résultats précédents. Plus précisément, les différences entre communautés sont principalement expliquées par les composantes « turnover » et « balanced » de la diversité beta. Ceci signifie que la diversité beta, déterminée en considérant uniquement les compositions spécifiques des communautés, résulte pour une large part d'un remplacement d'espèce d'une communauté à l'autre (« turnover »). D'autre part, l'abondance relative des espèces se compense

largement entre les différentes communautés (« balanced »). Dit autrement, quand une espèce « perd » des individus dans une communauté, généralement, une autre espèce en gagne dans l'autre communauté. Il ressort de cette analyse deux caractéristiques fondamentales des communautés observées dans les sols et dans les Broméliacées : elles sont très différentes en terme de composition spécifique (fort « turnover ») mais elles sont globalement plus similaires en terme d'abondance de vers (la composante « balanced » étant elle aussi relativement élevée, révélant une compensation de la perte d'individus d'une communauté à l'autre).

La majorité des espèces de vers de terre composant les communautés des Broméliacées (*Dichogaster* Sp1, *Dichogaster* Sp2 et *Dichogaster* Sp9) présente des caractères permettant de les qualifier d'épigés (Bouché, 1977) : une masse relativement faible, attestée par le pic de distribution présentée par les courbes « BR B » et « BR H » entre 2,5 et 5 (Figure 7), une forte pigmentation et une mobilité importante. La faible taille de ces vers de terre pourrait être mise en relation avec la structure du micro-habitat constitué par la plante : leur petite taille (notamment leur faible épaisseur) favoriserait les déplacements entre les feuilles des Broméliacées qui sont généralement très accolées les unes aux autres au niveau de leur base. Observons cependant que dans les Broméliacées situées en altitude qui habritent un plus grand nombre d'espèces en moyenne, la distribution des biomasses individuelles des vers est plus étendue que dans les plantes du bas, et présente un pic suivi d'un plateau (entre 5 et 6,25). Ainsi, les espèces qui coexistent au sein de ce micro-habitat, semblent se différencier notablement par leur biomasse (donc leur taille) limitant ainsi la compétition pour l'utilisation des ressources (Gotelli et Ellison, 2003) ; ce qui va dans le sens de l'hypothèse de la « limiting similarity ». Du reste, les *setae* des espèces récoltées dans les Broméliacées sont bien visibles, donc relativement longs, et leur clitellum est souvent réduit, facilitant leurs déplacements dans le milieu (Bouché, 1977). Par ailleurs, enfermés dans un récipient, ces vers présentent un comportement de fuite remarquable en «gravissant» systématiquement les parois pour se diriger vers le couvercle de ce dernier. Ces traits morphologiques et comportementaux sont à rapprocher des observations de vers de terre « migrant» verticalement le long de troncs d'arbres, en Guyane française (Decaens, 2016), au Mexique (Fragoso, 1985 in Lavelle, 1988) ou au Brésil (Adis, 1981 ; Adis et Righi, 1989).

La distribution des biomasses individuelles des vers de terre rencontrés dans les sols est globalement homogène, avec des espèces présentant une gamme de biomasse plus importante par rapport aux vers des Broméliacées. Le sol constituant un micro-habitat plus vaste que les Broméliacées, donc moins limité en ressources, permettrait la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces présentant des traits semblables (ici une biomasse importante).

Parmi les taxons rencontrés dans les sols, les genres *Pontoscolex* et *Glossodrilus* sont très abondants et présentent des caractères clairement endogés : masse relativement importante (Tableau 2) et faible mobilité. Soulignons que *Pontoscolex corethurus,* espèce ubiquiste à répartition pantropicale,

très commune dans les systèmes cultivés et probablement l'espèce la plus répandue en Martinique (Coulis, 2015 et 2017), présente un fort potentiel invasif du fait notamment de son taux de croissance, sa fertilité et sa plasticité (Ortiz-Ceballos et al., 2019). Sa présence dans les sols de hautes altitudes de Martinique, sur la Montagne Pelée précisément, constitue une donnée nouvelle et un risque potentiel pour les espèces natives de ces sols situés en réserve biologique. Elle pourrait s'expliquer par les activités de randonnées pédestres qui se développent sur ce site, favorisant ainsi la dispersion passive (Decaens et al., 2016) des vers de terre : les randonneurs transportent à leur insu ces espèces sur les sentiers. Ces observations devraient ainsi être prises en considération dans les mesures de gestion de ce secteur, au regard notamment des espèces mises en évidence au cours de cette étude, potentiellement endémiques et nouvelles pour la Science. Soulignons que les sites hauts localisés au niveau des Pitons du Carbet semblent, à l'heure actuelle, préservés, probablement en raison de leur faible exploitation touristique en lien avec la difficulté d'accès.

Ainsi, les communautés de vers de terre des Broméliacées diffèrent nettement de celles des sols par leur diversité, leur composition spécifique, et par certains traits (taille, comportement) présentés par les espèces les constituant. De plus, le faible nombre d'espèces partagées par ces micro-habitats, leur forte différence de proportion dans chaque micro-habitat, ainsi que le pH acide des Broméliacées, entrent en désaccord avec l'hypothèse des « broméliacées refuges » qui permettraient à certaines espèces de fuir des conditions écologiques temporairement difficiles, comme une inondation ou un pH du sol trop élevé (Fragoso, 1985, in Lavelle, 1988 ; Richarson, 2013 ; Decaens et al., 2016). Il semblerait plutôt que les espèces de vers de terre vivant dans les Broméliacées soient exigeantes, présentant des niches écologiques spécialisées dans cet habitat. Comme il l'a été montré pour les invertébrés aquatiques des phytotelmes (Céréghino et al., 2018), les conditions environnementales des Broméliacées contraindraient l'espace des traits fonctionnels possibles des vers de terre, empêchant alors l'installation d'espèces présentant des traits inappropriées. L'absence d'observation de *Pontoscolex corethurus* vivant dans les broméliacées pourrait constituer un argument en faveur de cette hypothèse. Il ne semble donc pas possible de valider la deuxième partie de l'hypothèse H1, évoquant la fonction de « refuge » assurée par les Broméliacées. De même, il ne semble pas possible de retenir l'hypothèse H4.

Un autre résultat marquant de cette étude réside dans la relativement forte abondance de vers récoltés dans les sols, avec une moyenne de près de 200 individus par m² de sol (Figure 5), en comparaison avec la dernière étude menée en milieu naturel en Martinique (Coulis, 2017) qui mentionne des abondances comprises entre 10 et moins de 90 individus par m². Cela dit, à l'inverse de cette dernière, notre étude a été réalisée en milieu humide. Or l'humidité impacte fortement les communautés de vers (Philipps et al., 2019), ce qui pourrait expliquer, au moins en partie, cette différence. Par ailleurs, il a été montré que l'abondance de vers de terre présente de fortes variations selon les régions du globe et le type de milieu, avec des valeurs pouvant dépasser les 500 individus

par m² (Zou et al., 1997 ; Dlamani et al., 2004 ; Gonzalez et al., 2007) . L'abondance de vers de terre des sols étudiés dans cette étude pourrait donc être qualifiée de moyenne au regard des résultats présentés dans la littérature.

De même, les Broméliacées présentent une abondance relativement élevée avec une moyenne de 5,5 individus par plante, soit plus de 36 individus par m² de surface foliaire. La Martinique montrerait des abondances comparables à celle de la Dominique (Richardson, 2006), île située immédiatement au nord de la Martinique, et donc bien supérieures à d'autres régions de la Caraïbe comme Porto-Rico (Richardson, 2006), ou le Mexique (Fragoso et Rojas-Fernandez, 1996), qui présentent respectivement des abondances de 0,1 et de 1,8 individus par plante. Il apparaît donc nécessaire de prendre en compte les habitats « aériens » dans les études des communautés de vers de terre menées en régions tropicales, comme le soulignait déjà Paoletti en 1991.

## 2. Effets de l'altitude sur les communautés de vers de terre et liens avec quelques facteurs abiotiques

### 2.1 Effet de l'altitude sur l'abondance et la biomasse des vers de terre

Rappelons tout d'abord que les données d'abondance sont exprimées ici en nombre de vers/m² de surface foliaire. Effectivement, une corrélation positive a été mise en évidence entre surface foliaire (reflétant la taille de la plante) et abondance de vers de terre (Figure 8) en accord avec de précédentes études (Fragoso et Rojas-Fernandez, 1996 ; Richardson, 2006, 2013) et donc avec l'hypothèse H3. Cette corrélation positive s'explique car l'espace physique constitue un facteur limitant à la croissance d'une population (Rickelfs, 2019). D'autre part, ce lien entre abondance de vers et taille de la Broméliacée peut être interprété par le biais de la corrélation existant entre taille de la plante et ressources alimentaires disponibles (ici MOMA), mis en évidence par l'ACP (Figure 2) et caractérisé par un coefficient de Spearman de 0,50. Effectivement, une plante plus grande pourra intercepter une plus grande quantité de matière organique issue des niveaux supérieurs de végétation, augmentant ainsi la quantité de nourriture disponible pour la croissance des populations de vers de terre. Cette dernière observation constitue un argument en faveur de l'hypothèse H3.

Dans les Broméliacées, l'augmentation de l'abondance et de la biomasse de vers avec l'altitude révélée par cette étude (figure 8 et 9) est en désaccord avec les patrons standard de biodiversité et donc l'hypothèse H2. Rappelons néanmoins que les études des communautés de vers des habitats épiphytes, des Broméliacées en particulier, sont encore peu développées. En altitude, la plus grande quantité d'eau contenue dans le phytotelme pourrait constituer une explication à cette augmentation. En effet, il a été mis en évidence une corrélation positive entre ces deux variables (Figure 8 et 9), qui vient confirmer une partie de l'hypothèse H3. Du reste, rappelons que ces organismes sont très dépendants de l'eau (Lavelle, 1988). Par ailleurs, il semble raisonnable de penser que ces plus

grandes quantités d'eau contenues dans les Broméliacées d'altitude s'expliquent par la forte humidité relative et les importantes précipitations qui caractérisent ces secteurs. Soulignons enfin que cette quantité d'eau paraît constituer un facteur limitant pour l'abondance et la biomasse de vers de terre dans les zones de basse altitude, zones où les précipitations sont moins fréquentes, en particulier lors de cette étude marquée par un fort « carême ». Ainsi, à basse altitude, l'abondance et la biomasse augmentent plus fortement en fonction du volume d'eau. De plus, la plus grande quantité de MOM totale en altitude pourrait constituer une autre explication à cette augmentation de biomasse et d'abondance avec l'altitude. Là encore, une corrélation positive a été mise en évidence avec ces deux variables en accord avec les connaissances sur l'importance de la quantité de ressources alimentaires disponibles (Lavelle, 1988).

Concernant les sols, les tendances sont plus complexes : une diminution de l'abondance de vers de terre avec l'altitude est observée, en parallèle avec une augmentation de la biomasse de vers. Soulignons que cette diminution d'abondance est en accord avec les patrons standards de biodiversité et avec l'hypothèse H2, mais en contradiction avec des résultats obtenus à Porto Rico en 2007 (Gonzalez et al.). Cette apparente contradiction peut s'expliquer avec l'augmentation de la masse des vers observée avec l'altitude. Ainsi, dans ces secteurs, les vers sont certes moins nombreux mais plus gros, impactant alors la biomasse totale de vers. La diminution de l'abondance pourrait être la conséquence de variations de paramètres abiotiques, comme le pH qui est significativement plus acide dans les sols d'altitude (Figure 4), et de paramètres biotiques non étudiés ici.

### 2.2 Effet de l'altitude sur la diversité des vers de terre

Pour les sols comme pour les Broméliacées, cette étude révèle une augmentation significative de la diversité des communautés de vers de terre avec l'altitude (Figure 13), en contradiction avec l'hypothèse H2 et les patrons globaux de biodiversité, mais en accord avec l'étude menée par Gonzalez (2007) à Porto Rico. Pour ces deux micro-habitats, l'augmentation des ressources en eau et en MOM pourrait constituer une explication, bien qu'il n'ait pas été possible de mettre en évidence de relation significative au sein de cette étude. Effectivement, une plus grande quantité de ressources disponibles permettrait de limiter la compétition interspécifique et autoriserait le développement d'un nombre plus important d'espèces. Du reste, un résultat surprenant est à souligner au sein des Broméliacées : la diversité der vers de terre augmente avec l'altitude alors que les plantes prélevées dans les secteurs hauts sont significativement plus petites que celles prélevées plus dans les zones de basses altitudes. Même si les données de cette étude n'ont pas permis de mettre en évidence de relation entre diversité des vers de terre et taille des plantes, cette observation est en contradiction avec des études précédentes montrant une corrélation positive entre taille des Broméliacées et richesse spécifique des vers (Richardson, 2013). La pression anthropique plus forte

exercée sur les sites de basses altitudes, et inversement l'isolement géographique des sites de hautes altitudes, pourraient avoir un impact sur la diversité observée actuellement dans ces secteurs. Enfin, la forte abondance de l'espèce invasive *Pontoscolex Corethurus* dans les sols situés en basse altitude pourrait elle aussi expliquer la faible diversité de ces habitats (Ortiz-Ceballos et al., 2019).

L'analyse NMDS (Figure 12) met clairement en évidence un effet de l'altitude sur la composition des communautés de vers de terre, en particulier pour les sols. Pour chacun de ces micro-habitats, deux ensembles se distinguent de manière significative (Annexe X) en fonction de l'altitude. Pour les sols, des espèces paraissent strictement inféodées aux altitudes élevées (Figure 11) : *Dichogaster* Sp10, *Dichogaster* Sp11, *Dichogaster* Sp13, *Dichogaster* Sp14, *Dichogaster* Sp15, *Dichogaster* Sp16, *Dichogaster* Sp17. Dans les Broméliacées, *Dichogaster* Sp2 est plus fréquente aux hautes altitudes alors que *Dichogaster* Sp1 et *Dichogaster* Sp9 sont plus abondantes aux basses altitudes. La grande majorité des espèces rencontrées étant inconnue, leurs exigences écologiques restent encore à déterminer. Il semble donc difficile d'expliquer les variations de compositions spécifiques entre ces deux modalités d'altitude. Cela dit, les variables climatiques étant déterminantes sur le fonctionnement et la structure des communautés (Lavelle, 1988 ; Philipps et al., 2019), il est très probable que les « espèces d'altitude » tolèrent, ou exigent, des températures relativement basses. De même, elles exigeraient de fort taux d'humidité. Parallèlement, la relativement faible abondance de *Pontoscolex Corethurus* dans les sols d'altitude pourrait être liée aux températures plus basses rencontrées dans ces secteurs, cette espèce nécessitant des températures supérieures à 23°C pour se reproduire (Marichal et al., 2010). Enfin, comme le suggère une étude menée aux Canaries (Steinbauer et al., 2011), les écosystèmes d'altitude de Martinique, plus isolés écologiquement que ceux des zones basses, seraient donc plus propices à la diversification conduisant à la formation de ces « espèces d'altitude ». Cette dernière explication se trouve renforcée par la faible capacité de dispersion des vers de terre (Bouché, 1983 in Lavelle, 1988) qui contribue à l'isolement des populations des écosystèmes d'altitude et donc au fort taux d'endémisme dans ces secteurs.

### 3. Biais et perspectives de cette étude

Afin d'améliorer la précision de cette étude, un échantillonnage plus intense des sols permettrait d'explorer de manière plus exhaustive ce compartiment, comme l'atteste la courbe d'accumulation. De même, la récolte des données météorologiques (température et humidité relative de l'air), des mesures de températures des « sols aériens » et « terrestres» complétée par des analyses chimiques, la détermination des autres macroinvertébrés récoltés dans chaque échantillon, auraient permis de rechercher davantage de facteurs « explicatifs » de la structure des communautés de vers de terre. Par ailleurs, la présence de nombreux juvéniles dans les échantillons constitue une difficulté à deux égards. Tout d'abord, elle rend difficile l'identification des individus et donc la compréhension de la

structure des communautés. De plus, au vu du peu de connaissances sur la biologie et la dynamique des populations de vers de terre en régions tropicales (Decaens et al., 2016), et précisément dans la Caraïbe, il n'est pas possible d'affirmer que les micro-habitats occupés par les individus identifiés dans cette étude sont les mêmes pour tous les stades de développement des espèces, et tout au long de l'année. En effet, il est possible que certaines espèces utilisent les broméliacées ponctuellement comme site de reproduction mais occupent généralement le sol ou inversement.

Dans le but de mieux caractériser la composition des communautés de vers de terre décrite dans cette étude, il est programmé dans les prochains mois une mission de S. James de l'Université de l'Iwoa ainsi que des analyses génétiques sur une centaine d'individus afin de décrire et nommer les spécimens de vers de terre récoltés lors de ce travail. L'utilisation du bar-coding étendue à l'ensemble des individus récoltés aurait permis de dépasser les difficultés posées par la présence de juvéniles dans les échantillons (Decaens, 2016). Dans cette étude, une « position conservative » a été adoptée, chaque morpho-espèce proposée (12 au total) pouvant potentiellement contenir différentes espèces, sous-estimant alors probablement la richesse spécifique. Suite à cette étude, deux voies de recherche seront explorées : développer les connaissances sur les cycles biologiques des espèces identifiées d'une part, et estimer la connectivité génétique entre les populations de la Montagne Pelée et celles des Pitons du Carbet en ciblant une espèce en particulier. Enfin, même si l'emphase a été mise sur les caractéristique abiotiques du sol et des broméliacées, il est clair que des interactions biotiques telles que la prédation peuvent jouer un rôle important dans la structuration des communautés de vers de terre. Il sera possible d'explorer cette question par la suite en identifiant les autres invertébrés vivant dans les broméliacées et le sol qui ont également été collectés lors de cette étude mais qui n'ont pas pu être analysés faute de temps.

## V. Conclusion

Cette étude a donc permis d'apporter quelques éclairages sur les communautés de vers de terre des milieux naturels de Martinique, peu étudiées jusqu'alors. Même s'ils semblent peu diversifiés, les « sols aériens », représentés ici par les Broméliacées, présentent une abondance remarquable de vers de terre épigés à priori natifs de l'île, et de ce fait candidats potentiels pour une utilisation en lombricompostage. Au vu de cette abondance, il semble indispensable de prendre en compte les sols aériens dans l'étude les communautés des sols, en régions tropicales. Soulignons par ailleurs l'existence d'autres micro-habitats aériens, comme par exemple la litière accumulée à l'aisselle de branches d'arbres ou les mousses épiphytes, non explorés dans cette étude, sous-estimant alors l'abondance et la diversité réelles des vers de terre. Ces communautés « aériennes » paraissent très originales car elles se distinguent très nettement des communautés de vers de terre des « sols terrestres », par leur composition spécifique notamment. Les Broméliacées ne représenteraient

finalement pas une zone refuge utilisée par les vers de terre en cas d'inondation par exemple. Cependant, une étude plus approfondie serait nécessaire pour analyser leurs traits fonctionnels et déterminer si ces espèces sont réellement inféodées à ce type d'habitat. L'altitude, par le biais de facteurs abiotiques comme l'espace disponible, la quantité de ressources trophiques, et très probablement les conditions climatiques, impacte la structure des communautés de vers de terre, dans les sols comme dans les Broméliacées. L'augmentation de la diversité spécifique avec l'altitude en constitue un exemple notable, particulièrement au niveau du compartiment « sol ». Cependant, à l'issue de cette étude, de nombreuses questions sont encore sans réponse et nécessitent la mise en œuvre de recherches plus poussées, certaines étant déjà programmées. La fragilité de la biodiversité des sols (Decaens, 2006) et les menaces qui pèsent sur ces communautés, comme le changement climatique ou le développement d'espèces exotiques envahissantes, particulièrement en milieu tropical insulaire, viennent accroître la nécessité de ces recherches.

Références des citations:

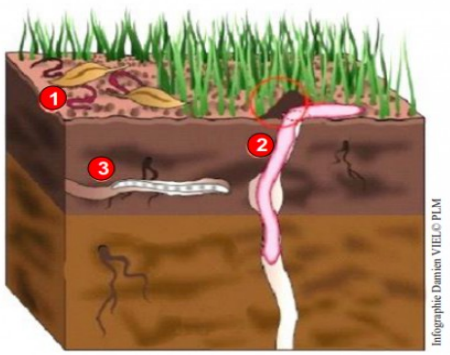

- Adis J., 1981. Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in Central Amazonian inundation-forests. *Amazoniana*, g7 _ li-3.
- Adis, J., Righi, G., 1989. Mass migration and life cycle adaptation-a survival strategy of terrestrial earthworms in central Amazonian inundation forests. *Amazoniana* 11 (1), 23–30.
- Bahar, I., Md. Sarwar Jahan, Md. Redwanur Rahman. 2015. Distribution of Earthworms at Different Habitats in Tangail, Bangladesh and Significantly Impacts on Soil pH, Organic Carbonand Nitrogen. *American Journal of Life Sciences*. Vol. 3, No. 3, pp. 238-246.
- Baselga, A., 2013. Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods Ecol. Evol*. 4, 552–57.
- Bouché, M. B. 1972: Lombriciens de France. *Ecologie et systématique*, Ed.I.N.R.A., Ann. zool. écol. anim., numéro special 72.2, 1–671.
- Bouché, M.B., 1977. Strategies lombriciennes. In: Lohm, U., Persson, T. (Eds.), Soil Organisms as Component of Ecosystems. *Ecological Bulletin*, Stockholm.
- Blanchart Eric, Brown George G., Chernyanskii S.S., Deleporte Pierre, Feller Christian, Goulet Frédéric. 2005. Perception et popularité des vers de terre avant et après Darwin. *Etude et Gestion des Sols*, 12 (2) : 145-151.
- Carrias, J. F., Leroy, C., Céréghino, R., Lehours, A. C., Pélozuelo, L., Dejean, A., Corbara, B., 2011, Des plantes tropicales qui forment des mares : les broméliacées citernes. Le courrier de la nature n°261.
- Chatelain M., Mathieu, J., 2017. How good are epigeic earthworms at dispersing? An investigation tocompare epigeic to endogeic and anecic groups. *Soil Biology and Biochemistry*, Elsevier, 111,pp.115 - 123.
- Céréghino R., V. Pillar, D. Srivastava et al., 2018. Constraints on the functional trait space of aquatic invertebrates in bromeliads. *Functional Ecology* 32, 2435-2447.
- Cluzeau, D., Bellido A., Boulonne L., Cannavacciuolo M., Chaussod R., Cortet J., Fargette M., Giteau J-L., Guernion M., Jolivet C., Lavelle P., Foucaud-Lemercier B., Martin F., Mateille T., Mercier V., Péres G., Pernin C., Plantard O., Ponge J.F., Ranjard L., Rougé L., Ruiz N., Tico S., Velasquez H., Villenave C., Walter C, 2009. RMQS *BioDiv* Bretagne, Rapport final. Tome 7 : Lombriciens.
- Coulis, M. 2015. Effets de la conversion à l'agriculture biologique sur l'abondance et la diversité de la macrofaune saprophage dans la canne à sucre en Martinique. Rapport de synthèse.
- Coulis, M., et F.X. Joly., 2017. « Allometric equations for estimating fresh biomass of five soil macroinvertebrate species from neotropical agroecosystems ». *European Journal of Soil Biology* 83: 18–26.
- Coulis, M., 2017. Contribution à la connaissance de la biodiversité des invertébrés du sol dans trois ZNIEFF de Martinique. Rapport de synthèse.
- Coulis, M. et S.W. James, 2018. Inventaire des espèces de vers de terre de Martinique**.** Compte-rendu de mission.
- Csuzdi, Cs, et T. Pavliček. 2009. New records of earthworms from Guadeloupe with description of a new species (Oligochaeta: Glossoscolecidae, Acanthodrilidae, Megascolecidae and Eudrilidae). *Opuscula Zoologica Budapest* 40 (1):9–15.
- Decaëns, Thibaud. 2010. Macroecological patterns in soil communities. *Global Ecology and Biogeography* 19 (3):287–302.
- Decaëns T., Porco D., James S.W., Brown G.G., Chassany V., Dubs F., Dupont L., Lapied E., Rougerie R., Rossi J.-P., Roy V. (2016) DNA barcoding reveals diversity patterns of earthworm communities in remote tropical forests of French Guiana. *Soil Biology and Biochemistry*, 92, 171-183

- Da Silva, E., 2013. Interactions « sol - vers de terre » et dynamique du mercure en Guyane française. Thèse de doctorat, sous la direction de GARNIER-ZARLI Evelyne, Paris, Université de Paris Est.
- Dezerald, O., S. Talaga, C. Leroy, J.-F. Carrias, B. Corbara, A. Dejean & R. Cereghino, 2014. Environmental determinants of macroinvertebrate diversity in small water bodies: insights from tank-bromeliads. *Hydrobiologia* 723: 77–86.
- Dlamini, T. C., et R. J. Haynes. « Influence of agricultural land use on the size and composition of earthworm communities in northern KwaZulu-Natal, South Africa ». *Applied Soil Ecology* 27, n° 1 (2004): 77–88.
- Drilobase. « DrilobaseTaxo ». http://taxo.drilobase.org/index.php?title=Earthworm_overview. 08 10 2020
- Edwards CA, Bohlen PJ, 1996. *Biology and Ecology of Earthworms,* Chapman and Hall, London.
- Fiard, J. P. (1994). Les forêts du nord de la montagne Pelée et des édifices volcaniques du Piton Mont Conil et du Morne Sibérie (Martinique). Université Antilles Guyane: 520.
- Fragoso, C., and P. Rojas-Fernández 1996. Earthworms inhabiting bromeliads in Mexican tropical rainforests: ecological and historical determinants. *Journal of Tropical Ecology* 12:729-734.
- Germa, A. 2008. Evolution volcano-tectonique de l'île de la Martinique (Arc insulaire des Petites Antilles) : nouvelles contraintes géochronologiques et géomorphologiques. Thèse de doctorat, sous la direction de Xavier Guidelleur, Université de Paris XI.
- González, G., García, E., Cruz, V., Borges, S., Zalamea, M., Rivera, MM., 2007. Earthworm communities along an elevation gradient in Northeastern Puerto Rico. *European Journal of Soil Biology,* 43:S24–S32.
- Gotelli, N. J. and Ellison, A. M., 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos,* 99: 591–599.
- Kumar, T.S.H., M. Siddaraju, C.H.K. Bhat & K.S. Sreepada, 2018. Seasonal distribution and abundance of earthworms (Annelida: Oligochaeta) in relation to the edaphic factors around Udupi Power Corporation Limited (UPCL), Udupi District, southwestern coast of India. *Journal of Threatened Taxa* 10(3): 11432–11442
- Hendrix, P., Baker, G., Callaham, M., Damoff, G. A., Fragoso, C., González, G., James, S. W., Lachnicht, S. L., Winsome, T., Zou, X.. 2006. Invasion of exotic earthworms into ecosystems inhabited by native earthworms. *Biol Invasions* **8,** 1287–1300.
- James, S.W. 1996. Nine new species of Dichogaster (Oligochaeta, Megascolecidae) from Guadeloupe (French West Indies). *Zoologica Scripta* 25 (1):21–34.
- James, S.W., et Franciane Gamiette. 2016. New species of Dichogaster Beddard, 1888 (Clitellata: Benhamiidae) with additional records of earthworms from Guadeloupe (French West Indies). *Zootaxa* 4178 (3):391–408.
- Ladino, G., Ospina-Bautista, F., Estévez Varón, J., Jerabkova, L., Kratina, P., 2019. Ecosystem services provided by bromeliad plants: A systematic review, *Ecology and Evolution*. DOI: 10.1002/ece3.5296
- Lavelle P., 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils*. 6: 237-251
- Leroy, C., Corbara, B., Dézerald, O., *Dézerald, O.,* Kurtis Trzcinski, M., Carrias, J. F., Dejean A., Céréghino, R., 2017. What drives detrital decomposition in neotropical tank bromeliads?. *Hydrobiologia* 802, 85–95.
- Marichal, R., Martinez, A.F., Praxedes, C., Ruiz, D., Carvajal, A.F., Oszwald, J., del PilarHurtado, M., Brown, G.G., Grimaldi, M., Desjardins, T., Sarrazin, M., Decaëns, T.,Velasquez, E., Lavelle, P., 2010. Invasion ofPontoscolex corethrurus(Glossoscolecidae,Oligochaeta) in landscapes of the Amazonian deforestation arc. *Applied Soil Ecology,*46, 443–44 .

- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C. *et al.* Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858 (2000).
- Mittermeier R.A., Turner W.R., Larsen F.W., Brooks T.M., Gascon C. (2011) Global Biodiversity Conservation: The Critical Role of Hotspots. In: Zachos F., Habel J. (eds) Biodiversity Hotspots. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Nadkarni, N. M., D. A. Schaefer, T. J. Matelson, and R. Solano. 2002. Comparison of arboreal and terrestrial soil characteristics in a lower montane forest, Monteverde, Costa Rica. *Pedobiologia* 46:24-33.
- « Observatoire martiniquais de la biodiversité ».http://www.biodiversite-martinique.fr/flore. 08 10 2020.
- ONF, 2012. Rapport FAO : Évaluation des ressources génétiques forestières. Contribution au rapport national.Volet ONF Martinique.
- Ortız-Ceballos AI, Ortiz-Gamino D, Andrade-Torres A, Perez-Rodrıguez P, Lopez-Ortega M ., 2019. Pontoscolex corethrurus: A homeless invasive tropical earthworm ? *PLOS ONE,* 14(9): e0222337.
- Paoletti, M. J., Taylor, R. A. J. , Stinner, Benjamin R., Stinnerand, Deborah H., Benzing, David H., 1991. Diversity of Soil Fauna in the Canopy and Forest Floor of a Venezuelan Cloud Forest. *Journal of Tropical Ecology*, Vol. 7, No. 3, pp. 373-383.
- Phillips HRP, Guerra CA, Bartz MLC, Briones MJI, Brown G, Crowther TW, Ferlian O, Gongalsky KB, van den Hoogen J, Krebs J, Orgiazzi A, Routh D, Schwarz B, Bach EM, Bennett J, Brose U, Decaëns T, König-Ries B, Loreau M, Mathieu J, Mulder C, van derPutten WH, Ramirez KS, Rillig MC, Russell D, Rutgers M, Thakur MP, de Vries FT, Wall DH, Wardle DA, Arai M, Ayuke FO, Baker GH, Beauséjour R, Bedano JC, BirkhoferK, Blanchart E, Blossey B, Bolger T, Bradley RL, Callaham MA, Capowiez Y, Caulfield ME, Choi A, Crotty FV, Dávalos A, Cosin DJD, Dominguez A, Duhour AE, van Eekeren N, et al. *2019.* Global distribution of earthworm diversity. *Science 366:480–485.*
- Portecop, J.. 1979. Phytogéographie, cartographie écologique et aménagement dans une île tropicale:le cas de la Martinique. Documents de Cartographie écologique, n°XXI,pp.1-78.
- Richardson. M. J., Richardson, B. A., Soto-Adames, F. N., 2005. Separating the effects of forest type and elevation on the diversity of litter insvertebrate communities in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Journal of Animal Ecology*, 74 : 926–936
- Richardson, B.A., S. Borges, and M.J. Richardson, 2006. Epigeic worms in Puerto Rico and Dominican tank bromeliads. *Caribbean Journal of Science* 42: 380–385.
- Richardson, B.A. and M.J. Richardson. 2013. Litter-based invertebrate communities in forest-floor and bromeliad microcosms along an elevational gradient in Puerto Rico. *Ecological Bulletins* 54:101–115
- Ricklefs, R., Relyea, R., 2019. *Ecologie : l'économie de la nature*. De Boeck Supérieur.
- Satchel, J.E., 1967. *Lumbricidae*. In: A. Burgess and F. Raw (Editors), Soil Biology. Academic Press, London, pp.
- Sherlock, Emma & Csuzdi, Csaba, 2013. Two new earthworm species from Belize (Oligochaeta: Acanthodrilidae), *Journal of Natural History*, 47:29-30, 1911-1919.
- Steinbauer, M., Otto, R., Naranjo-Cigala, A., Beierkuhnlein, C., Fernández-Palacios, J., 2011. Increase of island endemism with altitude – speciation processes on oceanic islands. *Ecography*, 35(1):23 – 32.
- Supagro. « Vers de terre ». https://www.supagro.fr/ress-pepites/versdeterre/. 08 10 2020.
- Zirbes, L., Collin, C., Dufey, J., Khanh Tu, P., Duyet, N., Francis, F., Lebailly, P., Haubruge, E. et Brostaux Y. 2009. Mise en relation de la diversité des vers de terre et des caractéristiques du sol de Thua Thien Hue (Centre Vietnam). *Tropical Conservation Science* Vol.2 (3):282-298.
- Zou, Xiaoming, et Grizelle Gonzalez. « Changes in earthworm density and community structure during secondary succession in abandoned tropical pastures ». *Soil Biology and Biochemistry* 29, n° 3 (1997): 627–629.

Annexe I : Les trois catégories de vers de terre.

| | Epigés | Aneciques | Endogés |
|---|---|---|---|
| **Régime alimentaire** | Saprophages / mésophages | Sapro-géophages / Macrophages | Géophages / Microphages / parfois saprorhizophages |
| **Position dans le profil pédologique** | Dans les 1ers cm de sol, et litière | Dans l'ensemble du profil | Dans les horizons les plus profondes |
| **Indication de taille** | < 10 cm | 10-110 cm | 1-20 cm |
| **Pigmentation** | Rouge-sombre | Rouge-Gris clair avec gradient antéro-postérieur | Apigmentés : rose à gris-clair |
| **Comportement** | Mobilité élevée | Vivent dans galeries verticales connectées à la surface du sol<br><br>Mobilité modérée | Ne remontent que rarement à la surface<br><br>Mobilité faible |
| **Type de reproduction** | Reproduction « abondante » | Stratégie intermédiaire | Reproduction « limitée » |




Répartition des 3 catégories écologiques de vers de terre dans le sol. 1) Epigés. 2) Anéciques. 3) Endogés.

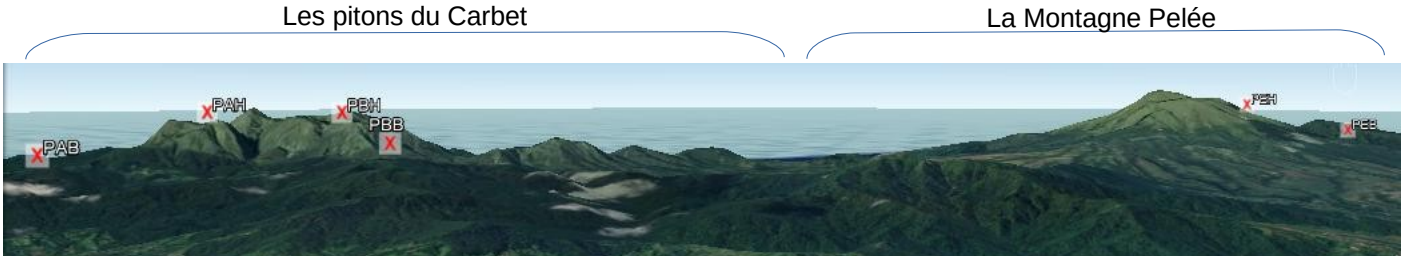
# Annexe II : Les Broméliacées

Broméliacées se développant sur un tronc d'arbre. (Mathieu Luce)

Phytotelme d'une Broméliacées (Carrias, 2011).

« Sol aérien » en formation à l'aisselle d'une feuille de Broméliacée. (Mathieu Luce)

# Annexe III : Localisation des stations




Localisation des stations. PAB : Piton Alma Bas ; PAH : Piton Alma Haut ; PBB : Piton Boucher Bas ; PBH : Piton Boucher Haut ; PEH : Pelée Haut ; PEB : Pelée Bas.

# Annexe IV : Le travail sur le terrain

A gauche, réalisation d'un « test bêche ». A droite, « chasse à vue » dans la motte de sol préalablement dégagée.

Stockage de vers de terre du sol pour le transport

Prélèvement de l'eau du phytotelme.

Station de mesure abritant un capteur de température et d'hygrométrie

# Annexe V : Traitement de l’eau du phytotelme

Dans le but de participer à une étude portant sur la faune aquatique des Broméliacées, l'eau du phytotelme a été traitée en suivant une des deux méthodes parmi les suivantes, après mesure du volume prélevé:

1. Mélange à un volume d'alcool à 90° et d'eau bouillante afin d'être conservée pour analyse
2. Dépôt dans des boites à émergence dans le but de récolter les individus adultes issus du développement d'éventuelles larves de moustique.

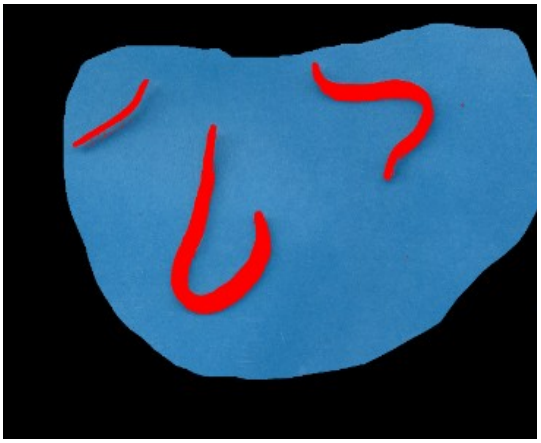
Finalement, 50% des échantillons ont été traités selon la méthode n°1, et 50% selon la méthode n°2.

Pour compléter cette participation, l'eau de rinçage des feuilles de Broméliacées a été systématiquement traitée selon la méthode n°1.

Boites à émergence contenant l’eau du phytotelme de chaque plante.

Annexe VI :  Mesures des surfaces de vers de terre et des feuilles de broméliacées

A



B

Captures d'écran montrant l'analyse d'image à l'aide du logiciel ImageJ. La surface des zones colorées en rouges est mesurée automatiquement par le logiciel. A) A partir d'un scan de vers de terre. B) A partir d'une photographie de Broméliacées.

Annexe VII : Détermination de la largeur (l) et la longueur (L) à partir des données de surface et de périmètre des vers de terre

On sait que :

P= 2L+2l et S=L.l

D'où l'équation du 2nd degré à résoudre: $ax^2 + bx + c$ **= 0** **-->** **$L^2$ - P.L/2 + S=0**

Calcul du delta: $\Delta = b^2 - 4ac$ **--> ($-P^2/4$) - 4.S**

2 solutions (avec delta>0)

- $x_1 = (-b - \sqrt{\Delta}) / (2a)$ --> L = (-(-P/2) - √Δ)/2
- $x_2 = (-b + \sqrt{\Delta}) / (2a)$ --> L (donc l)= (-(-P/2) + √Δ)/2

Annexe VIII : Un vers de terre trouvé à l’aisselle de l’inflorescence d’une Broméliacée.

Annexe IX : Les 12 morpho-espèces de vers de terre identifiées (extraction à partir des scans)

# *Vers majoritaires dans les sols*

3 cm

Annexe IX  (suite): Les 12 morpho-espèces de vers de terre identifiées (extraction à partir des scans)

# *Vers majoritaires dans les Broméliacées*

Annexe X : Résultats des ANOSIM réalisées après l'analyse NMDS.

| | ANO1 | ANO2 | ANO3 |
|---|---|---|---|
| Groupes testés | Bromeliacées/Sols | Bromeliacées du haut/Bromeliacées du bas | Sols du haut/Sols du bas |
| Valeur de $R^2$ | 0,79 | 0,23 | 0,66 |
| Valeur de p | 0 | 0 | 0 |

## RÉSUMÉ

Bien qu'ils représentent un composant clé du fonctionnement des écosystèmes terrestres, les vers de terre ont été peu étudiés dans les milieux naturels des zones tropicales humides, particulièrement en Martinique. Dans ces régions, les vers de terre peuvent occuper des habitats aériens, comme par exemple les sols formés dans des plantes épiphytes, très abondantes dans les forêts humides. Cette étude a été entreprise dans le but d'améliorer la connaissance des vers de terre et des facteurs structurant leurs communautés à la fois dans le sol et les broméliacées. Un échantillonnage des vers de terre a été réalisé dans ces deux micro-habitats différents (sol et Broméliacées), selon deux niveaux d'altitudes (500m et 1000m environ), dans des secteurs peu explorés jusqu'alors : les Pitons du Carbet et la Montagne Pelée. 12 morpho-espèces ont pu être identifiées sur l'ensemble de l'étude, dont une grande partie est potentiellement nouvelle pour la Science. Dans les Broméliacées, les vers de terre sont relativement abondants, et peu diversifiés (3 espèces dominantes) en comparaison avec le sol sous-jacents (9 espèces dominantes). Les espèces récoltées dans ce micro-habitat sont très différentes de celles des sols. Quelque soit le micro-habitat, la diversité des vers de terre augmente avec l'altitude. Au sein des Broméliacées, la quantité de ressources trophiques disponibles et la taille de l'habitat sont corrélées positivement avec l'abondance et la biomasse des vers de terre. Les résultats de cette étude suggèrent que les sols formés dans les Broméliacées représentent des habitats très particuliers, du fait de leur pH plus acide que les sols et de leur organisation spatiale notamment. Nos résultats permettent de penser qu'il ne s'agit pas d'espèces opportunistes y trouvant refuges mais que ce sont plutôt des espèces spécialistes qui colonisent cet habitat.


Mots clés : Vers de terre, Oligochaeta, Martinique, Petites Antilles, Néotropiques, Broméliacées, biodiversité du sol, altitude,



## ABSTRACT

Despite representing a key component of terrestrial ecosystems, earthworms have been little studied in natural environments in humid tropical areas, particularly in Martinique. In these regions, earthworms can occupy aerial habitats, such as the soils formed in epiphytic plants, which are very abundant in humid forests. This study was undertaken to improve the knowledge of earthworm and factors structuring their communities both in soil and bromeliads. Earthworms were sampled in two different micro-habitats (soil and Bromeliads), at two altitude levels (500m and 1000m approximately), in areas little explored until now: the Pitons du Carbet and the Montagne Pelée. 12 morphospecies were identified over the entire study, many of which are potentially new to Science. In Bromeliads, earthworms are relatively abundant, and not very diverse (3 species) in comparison with soils (9 species). The species collected in this micro-habitat are very different from those in the soil. Whatever the micro-habitat, the diversity of earthworms increases with altitude. Within the Bromeliads, the amount of trophic resources available and the size of the habitat are positively correlated with the abundance and biomass of earthworms. The results of this study suggest that the soils formed in the Bromeliads represent very specific habitats, due to their more acidic pH than the soils and their spatial organization. Our results suggest that bromeliad are not colonized by opportunist species but rather by species specialized on this habitat.



Key words: Earthworms, Oligochaeta Martinique, Lesser Antilles, Neotropics, Bromeliads, Soil biodiversity, elevation.