



HAL
open science

Modélisation de la structure des sols cultivés : intégration de processus physiques et biologiques

Alexis Le Couteulx

► To cite this version:

Alexis Le Couteulx. Modélisation de la structure des sols cultivés : intégration de processus physiques et biologiques. Science des sols. Université de Rennes, 2015. Français. NNT : 2015REN1S104 . tel-01315149

HAL Id: tel-01315149

<https://theses.hal.science/tel-01315149>

Submitted on 12 May 2016

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

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



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie-Agro-Santé

présentée par

Alexis Le Couteulx

Préparée aux unités de recherche

UMR 1069 SAS

UMR 6553 ECOBIO

Sol, Agro et hydrosystèmes, Spatialisation
INRA – AGROCAMPUS OUEST

Ecosystème, Biodiversité, Evolution
CNRS – Université de Rennes 1

**Modélisation de la
structure des sols
cultivés : intégration
de processus
physiques et
biologiques**

**Thèse soutenue à Rennes
le 30 octobre 2015**

devant le jury composé de :

Éric BLANCHART

DR IRD Montpellier/ *rapporteur*

Éric RAMAT

PR Université de la Côte d'Opale Calais / *rapporteur*

Pierre CURMI

PR AgroSup Dijon / *examineur*

Christian WALTER

PR AGROCAMPUS OUEST Rennes / *examineur*

Françoise WATTEAU

IR CNRS Nancy/ *examineur*

Vincent HALLAIRE

CR INRA Rennes / *directeur de thèse*

Guénola PÉRÈS

MC AGROCAMPUS OUEST Rennes / *co-directeur
de thèse*

Cédric WOLF

MC Université de Rennes 1 / *co-directeur de thèse*

Table des matières

Introduction et contexte de l'étude	1
0.1 Références	6
1 Introduction à la modélisation - Application à l'écologie	10
1.1 Introduction	11
1.2 Principes généraux	11
1.2.1 Qu'est qu'un modèle ?	11
1.2.2 Paradigme et formalisme	12
1.2.3 Utilité et utilisation des modèles	13
1.2.4 Classification des modèles	13
1.3 Modélisation et simulation	15
1.3.1 Les étapes de la modélisation et de la simulation	15
1.3.2 Un langage de modélisation : l'UML	16
1.4 Système multi-agents	18
1.4.1 Qu'est ce qu'un système multi-agent ?	18
1.4.2 Qu'est ce qu'un agent ?	19
1.5 Modélisation en écologie	19
1.6 Références	21
2 Models of soil structure, toward a virtual soil ?	24
2.1 Introduction	25
2.2 Existing models of soil structure : how soil structure is currently computerized	25
2.2.1 Introduction	25
2.2.2 Deductive approach: adapting theory to observations	25
2.2.3 Inductive approach: from experimental data to a model of soil structure	32
2.3 Models of structuring processes : examples	35
2.3.1 Modelling loess formation	35
2.3.2 Modelling wetting-drying and freeze-thaw cycles effect on aggregates	36
2.3.3 Modelling earthworm bioturbation	36
2.3.4 Modelling soil tillage	36
2.4 Conclusion - Contribution of soil structure modelling to soil structure study	37

2.5	Références	37
3	Modélisation 3D de la structure du sol : le modèle MOSST	45
3.1	Introduction	47
3.2	Enjeux et difficultés liés à la modélisation de la structure du sol	47
3.2.1	Structure du sol : une propriété du sol à considérer dans un espace 3D et multi-échelles	47
3.2.2	Structure du sol : une propriété du sol qui évolue avec le temps	48
3.3	Caractéristiques du modèle de structure du sol en lien avec les choix faits pour simplifier le sol	48
3.3.1	Environnement à trois niveaux basé sur des voxels cubiques	48
3.3.2	Intérêt des pièces : chargement dynamique et encodage	49
3.3.3	Systèmes de coordonnées utilisés	52
3.4	Initialisation de la structure du sol	53
3.4.1	Utilisation de la composition du sol pour différentes couches	53
3.4.2	Utilisation d'images tomographiques	56
3.5	Implémentation du modèle	59
3.5.1	Fonctionnement informatique du code et choix des langages	59
3.5.2	Classe <i>Piece</i> : stockage de la structure du sol	59
3.5.3	Classe <i>PiecesManager</i> : gestion des pièces	62
3.5.4	Classe <i>PiecesInterfaceAndDB</i> : interfacage entre les agents et le modèle de structure du sol	63
3.6	Reconstruction de la structure du sol	65
3.6.1	Une nécessaire reconstruction de l'environnement	65
3.6.2	Implémentation de la reconstruction	65
3.6.3	Exemple de reconstruction	66
3.7	Analyse des performances du modèle de structure du sol appliqué à la simulation de l'activité des vers de terre	66
3.8	Discussion - Conclusion	67
3.9	Références	67
4	Implémentation d'un modèle biologique : les agents vers de terre	70
4.1	Introduction	72
4.2	Les agents vers de terre : caractéristiques et hypothèses réalisées	74
4.2.1	Caractéristiques morphologiques	74
4.2.2	Caractéristiques comportementales : le mouvement	74
4.2.3	Comportement physiologique : système digestif	77
4.2.4	Champ de perception : une caractéristique ajoutée au ver virtuel	79
4.2.5	Conclusion - liste des paramètres d'entrée utilisés	81
4.3	Implémentation détaillée des vers de terre	83
4.3.1	L'action de creuser : création et gestion des galeries	83

4.3.2	L'action de bouger dans ses galeries : utilisation du système de gestion des galeries	95
4.3.3	Action de créer des déjections : fèces ou turricule	95
4.4	Paramétrisation des vers	99
4.4.1	Introduction	99
4.4.2	Cas des endogés, une étude en microcosmes	99
4.4.3	Compléments bibliographiques pour la paramétrisation et la calibration du modèle	112
4.5	Analyse de sensibilité du modèle	118
4.5.1	Métriques de sortie calculées	118
4.5.2	Analyse de sensibilité de Morris	119
4.6	Analyse des résultats et calibration du modèle	128
4.6.1	Variabilité des métriques de sortie	128
4.6.2	Calibration du modèle basée sur la longueur des galeries	129
4.7	Discussion des hypothèses	137
4.8	Conclusion du chapitre	138
4.9	Références	139
5	Prise en compte d'un agent anthropique : le travail du sol	147
5.1	Introduction	149
5.2	Principe de la tomographie aux rayons X	149
5.2.1	Emission - absorption de rayons X	149
5.2.2	Résolution des acquisitions	151
5.3	Impact du labour sur la structure du sol	151
5.3.1	Introduction	151
5.3.2	Materials and methods	152
5.3.3	Results and Discussions	154
5.3.4	Conclusion	158
5.4	Comparaison de la structure du sol après semis dans trois systèmes de travail du sol : labour, travail superficiel et semis direct	158
5.4.1	Matériels et méthodes	159
5.4.2	Résultats	162
5.4.3	Discussions	166
5.4.4	Conclusions	168
5.5	Quel modèle pour simuler le travail du sol ?	168
5.5.1	Modèles existants et facteurs de variabilité	168
5.5.2	Solution utilisée pour prendre en compte les outils de travail du sol	168
5.6	Conclusion de chapitre	173
5.7	Références	173
6	Conclusion	179

Conclusion	I
6.1 Conclusion	1
6.2 Perspectives	4
6.2.1 Modèle de structure du sol - couplage avec de nouveaux agents . . .	4
6.2.2 Perspectives d'améliorations du modèle d'agent ver de terre	5
6.2.3 Perspectives générales	8
6.3 Références	8
A Introduction à l'UML	I
A.1 Diagramme de classes	I
A.2 Diagramme d'activités	III
A.2.1 Nœuds d'activité	III
A.2.2 Flots	IV
B les classes d'angles et de mouvements dans l'analyse de sensibilité	V
B.1 Interprétation des classes d'angles	V
B.2 Interprétation des classes de mouvements	V
C Détails de configurations utilisées	VII
D Evolution de la structure du sol avec la profondeur dans trois systèmes de travail du sol	IX
E Schéma conceptuel du modèle de structure du sol couplé à des modèles d'agents structurants	XI
F Analyse de sensibilité des paramètres relatifs à la direction des galeries	XII
G Glossaire	XV
H Liste des symboles	XVI

Liste des figures

1	Processus structurants climatiques, biologiques et anthropiques impactant sur la structure du sol	3
2	Représentation schématique de la position et de la forme des galeries des trois catégories écologiques de ver de terre (épigé, anécique, endogé) dans un horizon de sol (issu de (Alletto, 2002))	4
1.1	Deux visions de la création d'un modèle	11
1.2	Classification proposée des modèles basée sur celle de Hartt (2005)	14
1.3	Exemple d'un diagramme de classes appliqué aux vers de terre	17
1.4	Exemple de diagramme d'activités représentant le déroulement, simplifié, d'une création de galerie suivie du traitement par l'estomac du sol ingéré.	18
1.5	Triangle de Levins (1966) modifié de Guisan and Zimmermann (2000)	20
2.1	Network model of Vogel et al. (2005) showing air-filled (red) vs. water-filled (blue) pores	26
2.2	Network model of Laudone et al. (2013) with pores (brown) and throats (blue)	27
2.3	Example of a Pore-Solid Fractal taken from Perrier and Bird (2002)	29
2.4	Example of a 2D soil structure generated using fuzzy randomness (Moran and McBratney, 1997)	31
2.5	Example of a 2D virtual soil structure with the distribution of various materials (Schelle et al., 2013)	31
2.6	Example of images reconstructed from three 2D thin sections using Markov chains (Wu et al., 2006)	33
2.7	Cross-section of a 3D soil structure simulated by boolean spheres (Glasbey et al., 1991). Spheres are 39 micrometers	34
3.1	Les trois niveaux du modèle de structure du sol (voxel, pièce et bloc de sol) avec les tailles utilisées lors des simulations	50
3.2	Exemple de l'encodage sans pertes des pièces avec l'enregistrement de la position terminale d'une plage	52
3.3	Exemple de stratification d'une structure du sol avec une stratégie aléatoire	55
3.4	Exemple d'une coupe horizontale d'un sol virtuel de 50 × 50 mm avec 20 % de porosité (gris) et 1 % de MO (blanc)	56
3.5	Coupe a) verticale et b) horizontale d'une colonne de sol imagée par la tomographie aux rayons X et ayant été rognée puis redimensionnée pour être utilisée comme structure initiale. En blanc la porosité et en noir le sol	58

3.6	Diagramme de classes du modèle de structure du sol	60
3.7	Diagramme d'activité pour le chargement d'une pièce	64
3.8	Exemple de coupe horizontale issue de la reconstruction d'un sol virtuel. Les pixels noirs correspondent à de la porosité, les pixels gris à la matrice du sol.	66
4.1	Réseau de galeries après 60 jours de bioturbation de <i>N. giardi</i> et <i>L. terrestris</i>	73
4.2	Position de différentes espèces de ver de terre entre les différentes catégories écologiques (Bouché, 1977)	73
4.3	Exemple d'une galerie de ver de terre avec une forme cylindrique caractéris- tique	75
4.4	Les 26 directions possibles pour un ver de terre situé au niveau de la sphère verte. Un déplacement vers les points rouges correspond à une direction horizontale, vers les points noirs à une direction médiane et vers les points bleus à une direction verticale	76
4.5	Un fèces produit dans une galerie par un ver endogé. La ligne noire représente 1 cm	78
4.6	Un turricule produit à la surface (G. Pérès)	78
4.7	a) Cône de perception utilisé par Bastardie (2004); b) Exemple d'un cône utilisé dans notre modèle dont la base fait 15 voxels de rayon, la hauteur 60 voxels et le vecteur directeur est $\vec{v}(1, 1, 1)$. Le point rouge symbolise la tête du ver de terre	81
4.8	Exemple 2D de pixels non recouverts (en gris) par la translation des pixels «1» par un vecteur $\vec{v}(1, 1)$ vers la position «2»	84
4.9	Jonction entre a) deux cylindres classiques comparée à celle entre b) deux cylindres basés sur des sphères. d_{ver} représente le diamètre d'un ver, d_1 et d_2 représentent la largeur disponible pour le passage du ver de terre à la jonction de deux galeries. Les points rouges représentent les positions suc- cessives du vers de terre ayant permis la création des cylindres AB et BC	84
4.10	Exemple d'un cylindre dont la base fait 15 voxels de rayon, la hauteur 60 voxels et dont le vecteur directeur est $\vec{v}(1, 1, 1)$	85
4.11	Exemple d'une sphère de 15 voxels de rayon permettant de générer un cylin- dre sphérique sans répétitions de vecteur directeur $\vec{v}(-1, 0, 1)$. En vert les voxels normaux de cette sphère, en rouge les voxels précurseurs.	86
4.12	Exemple de trois galeries découpées en nœuds et segments. d est la distance entre le nœud F et le segment [A, C]	88
4.13	Exemple de points avec ou sans la possibilité de créer une nouvelle galerie en fonction de la direction. Cette figure représente deux directions sur les 26 possibles, un tableau similaire doit être mis en place pour celles-ci	88
4.14	Les différents cas de sortie d'une galerie de l'environnement	89
4.15	Exemple de la fusion de galeries colinéaires	90
4.16	Exemple d'une intersection non colinéaire entre une galerie existante AC et une galerie en construction ayant entraînée la création du nœud B	91
4.17	Exemple d'une trajectoire d'un ver de terre ayant bioturbé pendant 21 jours	92

4.18 Impact d'un ver de terre, ayant bioturbé le sol pendant 21 jours, à l'échelle des pièces. Les pièces rouges et bleues correspondent à des pièces dont la porosité a, respectivement, diminué et augmenté au cours de la simulation.	92
4.19 Diagramme d'activité correspondant à l'action de creuser une galerie	94
4.20 Exemple de pattern utilisé pour la stratégie 2 de placement des fèces au sein d'une galerie (spacer = 0,5 mm; Rayon d'un ver = 3 mm)	96
4.21 Un turricule modélisé au dessus d'une galerie	97
4.22 Diagramme d'activité représentant l'action de produire un fèces	98
4.23 Classification of angle types: a) vertical and sub-vertical angles (Ve_SubVe); b) median angles, c) horizontal and sub-horizontal angles (Ho_SubHo). . .	103
4.24 Measured bioturbation parameters of three endogeic earthworm species . .	104
4.25 Mean number of burrows per section by depth of three endogeic earthworm species	107
4.26 Mean burrowed area per section by depth of three endogeic earthworm species	109
4.27 En haut : <i>L. terrestris</i> adulte; en bas : <i>N. giardi</i> adulte (G. Pérès)	117
4.28 Graphique de Morris relatif aux métriques de creusement et de déplacement	123
4.29 Métriques liées à la production de fèces et au système digestif	125
4.30 Sensibilité des métriques relatives au positionnement en profondeur d'un ver	126
4.31 Sensibilité de métriques liées à la morphologie du réseau de galeries simulé	127
4.32 Exemple de la variabilité du réseau de galeries de quatre répétitions d'une même configuration	131
4.33 Longueur creusée par un ver de terre en 21 jours selon sa vitesse de creusement et sa probabilité de creuser (données issues de l'analyse de sensibilité de Morris)	132
4.34 Valeur des paramètres « probabilité de creuser » et « vitesse de creusement » amenant à des longueurs de galeries proches de la littérature. La couleur des points donne le pourcentage des simulations sélectionnées ayant cette configuration	136
5.1 Scanner médical Siemens Somatom Definition AS utilisé pour les expériences sur le travail du sol, en collaboration avec la plateforme CIRE, centre INRA de Nouzilly	150
5.2 Coupe horizontale d'une colonne de sol en niveaux de gris. Plus les pixels sont blancs et plus la zone est dense	150
5.3 Pore thickness greater than 1 mm in soil columns. a) before ploughing; b) after ploughing; c) after secondary tillage (rotary harrowing combined with sowing)	155
5.4 Mean with standard error of six soil pore features with depth and tillage step. D1 represents layer 0 to 5cm, D2 layer 5 to 10 cm, D3 layer 10 to 15 cm and D4 layer 15 to 20 cm	156
5.5 Change of soil porosity with depth and tillage step. Solid curves are the mean of four repetitions and dashed curves represent the standard error	157
5.6 Combiné de semis utilisé pour semer le blé dans les systèmes en labour et en travail superficiel	160

5.7	Semoir utilisé pour le semis direct	160
5.8	Exemple d'une colonne de sol, de 20 cm de hauteur, prélevée après le semis dans le système labouré. En blanc : porosité; en noir : sol	162
5.9	Exemple d'une colonne de sol, de 20 cm de hauteur, prélevée après le semis dans le système en travail superficiel. En blanc : porosité; en noir : sol	163
5.10	Exemple d'une colonne de sol, de 15 cm de hauteur, prélevée après le semis direct. En blanc : porosité; en noir : sol	163
5.11	macroporosité du sol après semis dans trois systèmes de travail du sol (labour, travail superficiel, semis direct)	164
5.12	Caractéristiques du réseau de pores, après semis, dans trois systèmes de travail du sol (labour, travail superficiel, semis direct) selon la profondeur. D1 (0 - 5 cm), D2 (5 - 10 cm), D3 (10 - 15 cm) et D4 (15 - 20 cm)	165
5.13	Exemple de la variabilité de la macroporosité après un semis direct. Chaque courbe représente la variation de la macroporosité avec la profondeur pour une colonne. Les colonnes ont été prélevées sur le même site expérimental et dans les mêmes conditions	169
5.14	Structure du sol après labour a) avant et b) après la simulation de l'activité de vers	171
5.15	Structure du sol après semis direct a) avant et b) après la simulation de l'activité de vers	172
6.1	Exemple d'un turricule produit par un <i>L. terrestris</i> à la surface d'une colonne de sol	6
A.1	Description d'une classe en UML	I
A.2	Relations et cardinalités dans un diagramme de classe	II
A.3	Exemple d'une suite d'activités commençant par un nœud initial, se terminant par un nœud final et reliées par des flots de contrôle (bleu) ou d'objets (marron)	III
A.4	Exemple d'un nœud de décision qui permet de séparer le flot en fonction du ver de terre	III
A.5	Exemple d'un nœud de bifurcation et d'union	IV
D.1	Evolution de la structure du sol en fonction de la profondeur et du type de système de travail du sol : Labour (L), Travail Superficiel (TS) et Semis Direct (SD)	X
E.1	Schéma conceptuel du modèle de structure du sol couplé à trois agents structurants	XI
F.1	Sensibilité des métriques relatives au positionnement en profondeur d'un ver	XIII

Liste des tableaux

4.1	Paramètres utilisés pour configurer les vers de terre avec leur gamme de valeurs possibles	82
4.2	Mean frequency of burrows angle of three endogeic species	105
4.3	Longueur du réseau de galeries de différentes espèces en fonction du nombre d'individus par microcosme, de la densité apparente et de la durée d'expérimentation. Les longueurs et durées d'expérimentation sont utilisées pour calculer la longueur théorique d'un réseau de 21 jours (en gras)	114
4.4	Valeurs utilisées pour les 10 variables d'entrée étudiée dans la première analyse de sensibilité	121
4.5	Moyenne des coefficients de variation (CV) calculés pour chaque groupe. Un groupe représente une des 330 configurations de l'analyse de Morris . . .	130
5.1	Average pore features of the whole soil column with standard errors. Values sharing a letter are not statistically different at $p = 0.05$. PS: total pore surface area; Pthick: pore thickness; SMI: structure model index; Nb_Skel: number of skeletons; BrL: branch length	155
5.2	Macroporosité moyenne après semis dans trois systèmes de travail du sol sur les 15 premiers centimètres (P_{15}) et sur les 20 premiers centimètres (P_{20}). Pour P_{15} , deux modalités partageant la même lettre ne sont pas significativement différentes	164
B.1	Valeurs des probabilités des angles verticaux, médians et horizontaux pour chacune des classes d'angles utilisées dans l'analyse de Morris	V
B.2	Valeurs des probabilités d'attendre, se déplacer, creuser pour chacune des classes de mouvement utilisées dans l'analyse de Morris	VI
C.1	Configurations utilisées pour analyser les performances du modèle de structure du sol	VII
C.2	Configuration utilisée pour générer les quatre trajectoires lors de l'analyse de la variabilité intra-configuration	VIII

Introduction et contexte de l'étude

Contexte de l'étude

En ce début du XXI^{ème} siècle, les problématiques liées aux sols sont nombreuses et en particulier celles liées aux sols agricoles qui représentent plus de 53 % du territoire français¹. Parmi ces problématiques, il y a l'enjeu de l'alimentation d'une population mondiale grandissante qui devrait atteindre 9 milliards d'individus en 2050 alors qu'il existe déjà des problèmes d'alimentation avec 7 milliards d'individus en 2015. En parallèle de cette demande croissante, la dégradation des sols et de leurs qualités physiques, chimiques et biologiques fait peser une menace sur leur capacité à répondre aux besoins futurs (Lal, 2001, 2009; Pimentel, 2006; Zalidis et al., 2002).

Les menaces qui pèsent sur les sols ne sont pas toutes d'origine agricole, à l'instar de l'artificialisation (Laroche et al., 2006) ou de la pollution d'origine industrielle, mais elles peuvent être favorisées ou au contraire limitées par certaines pratiques agricoles ; Par exemple l'implantation d'un couvert ou l'utilisation d'un travail du sol moins intensif sont souvent conseillées aux agriculteurs pour limiter le risque d'érosion (Labreuche et al., 2014). Il s'agit donc de connaître avec précision l'impact des pratiques agricoles sur les sols pour conseiller celles qui sont les plus durables.

La **structure d'un sol**, c'est à dire l'arrangement spatial de ses éléments constitutifs, est une caractéristique majeure des sols qui affecte de nombreuses propriétés fonctionnelles comme la circulation et la teneur en eau, l'oxygénation, la température, etc (Dexter, 1988, 1997; Letey, 1991; Neira et al., 2015). En agriculture, la structure d'un sol est importante puisqu'elle impacte aussi la germination et le développement des plantes (Braunack and Dexter, 1988, 1989a,b; Dürr and Aubertot, 2000; Schneider and Gupta, 1985). C'est pourquoi les agriculteurs doivent préserver ou obtenir une « bonne » structure du sol, grâce aux pratiques culturales qu'ils mettent en place. Face aux enjeux de la préservation des sols cultivés, les agriculteurs se tournent de plus en plus vers des techniques culturales alternatives à l'instar des techniques culturales sans labour (TCSL). Ce changement de pratique agricole peut entraîner de profondes modifications des processus structurants tels que les processus physiques (ex. compaction et fragmentation par les engins agricoles) ou les processus biologiques (ex. bioturbation - création de galeries et production de déjections - par les lombriciens ou modification des communautés pédo-faunistiques (Kladivko, 2001)). Ainsi, les agriculteurs à travers les pratiques qu'ils mettent en place peuvent modifier fortement la structure des sols, les propriétés chimiques et biologiques des sols (Bronick and Lal, 2005; Crittenden et al., 2014; Pagliai et al., 2004; Pélosi et al., 2014) et par conséquent ses propriétés fonctionnelles. C'est pourquoi il faut évaluer l'impact de chacune de ces pratiques culturales sur le sol afin de promouvoir celles qui concilient le plus le respect de l'environnement et la production alimentaire.

Cependant, le sol se prête difficilement à l'étude et notamment parce que c'est un **système complexe**. En effet :

- il est constitué d'un grand nombre d'éléments tels que des éléments chimiques (C, N, Fe, etc.), des constituants minéraux (argile, limon, sable), de la matière organique morte ou encore la pédofaune et la pédoflore.
- il existe de nombreuses interactions entre ses éléments constituants : complexe argilo-humique, interaction matière organique / microorganisme, interaction matière organique / pédofaune, etc.

1. Source Agreste : http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf_memo10contexte.pdf

- il existe des boucles de rétroaction dans le sol, ex. entre la pédofaune et les ressources trophiques.
- il est composé d'éléments qui peuvent eux mêmes être considérés comme des systèmes complexes, c'est le cas par exemple des vers de terre.
- il est à prendre en compte en quatre dimensions, les trois dimensions de l'espace ainsi que le temps. En outre, il possède une hétérogénéité spatio-temporelle (Dexter, 1988; Young et al., 2001).

Ainsi, des études sur le long terme sont nécessaires pour évaluer l'impact des changements sur un système « sol » stabilisé.

En plus de cette complexité interne, le sol est impacté par des **processus structurants** de trois origines différentes : climatique, biologique et anthropique (Figure 1).

Les **processus climatiques** sont notamment liés :

- aux cycles d'humectation/dessiccation qui peuvent créer de la fissuration par gonflement et retrait des argiles, c'est pourquoi ce phénomène dépend du taux et du type d'argiles dans le sol (Jamagne, 2011; Vogel et al., 2005).
- aux cycles de gel/dégel (Unger, 1991).
- à l'impact de la pluie qui provoque la formation d'une croûte de battance en particulier pour les sols limoneux (Fohrer et al., 1999; Valette et al., 2006)

Les **processus biologiques** résulte de l'activité d'organismes vivants et certains d'entre eux peuvent être considérés comme partie intégrante du sol. On retrouve principalement en milieu tempéré :

- les plantes qui créent de la porosité par des fissures le long des racines, à la place des racines après leur décomposition ou par les cycles d'humectation/dessiccation qu'elles engendrent lors de leur croissance (Angers and Caron, 1998).
- les **vers de terre** via leur activité de bioturbation, c'est à dire la création de galeries et la production de déjections en surface ou dans les galeries. Bouché (1977) distingue trois catégories écologiques principales (Figure 2) :
 - les **épigés** sont des espèces de petite taille qui vivent exclusivement en surface, dans la litière. Ils ne créent pas ou très peu de galeries. Ils se nourrissent quasi-exclusivement de matières organiques qu'ils trouvent dans la litière.
 - les **anéciques** sont des espèces de moyenne à grande taille et qui construisent des galeries verticales à sub-verticales. Leur réseau est permanent car entretenu. Il est relativement peu ramifié et est ouvert en surface. Les anéciques peuvent explorer l'ensemble du profil de sol mais ils se nourrissent principalement de débris végétaux à la surface.
 - les **endogés** sont des espèces de petite à moyenne taille qui construisent des galeries horizontales à sub-horizontales. Leur réseau est temporaire et discontinu car ils produisent des déjections au sein de leurs galeries. Il est aussi très ramifié. Les endogés se nourrissent de matières organiques mortes qu'ils ingèrent avec de la matière minérale en creusant des galeries dans le sol.

Dans les sols agricoles, les **processus structurants anthropiques** ont un impact sur la structure du sol intense et généré en un temps très court contrairement aux autres types de processus structurants cités ci-dessus. Parmi les processus anthropiques on distingue :

- l'impact des outils de travail du sol : charrue, chisel, cover-crop, herse rotative, etc. Ces outils ont pour rôle de créer une structure favorable à la germination et à la

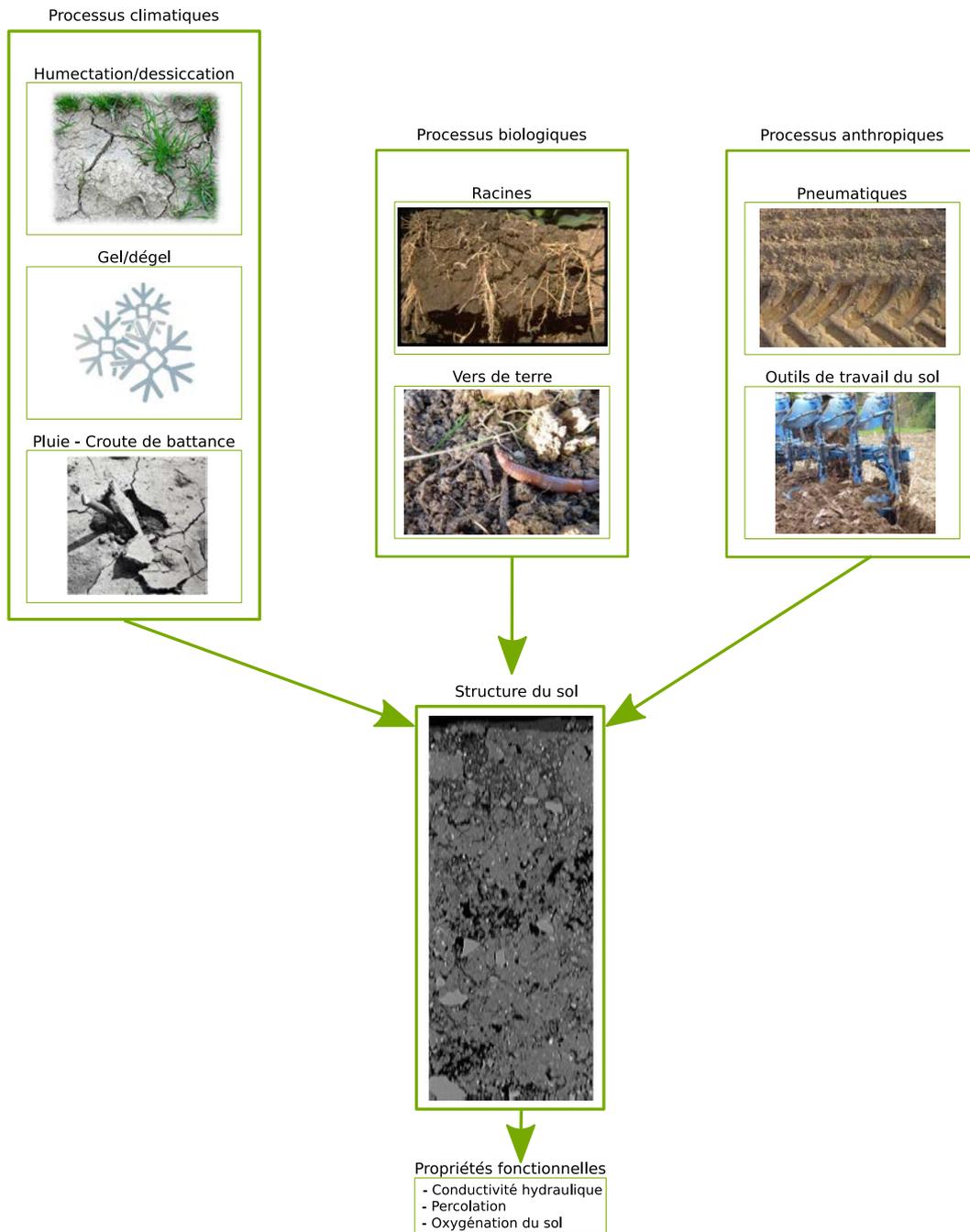


FIGURE 1 – Processus structurants climatiques, biologiques et anthropiques impactant sur la structure du sol

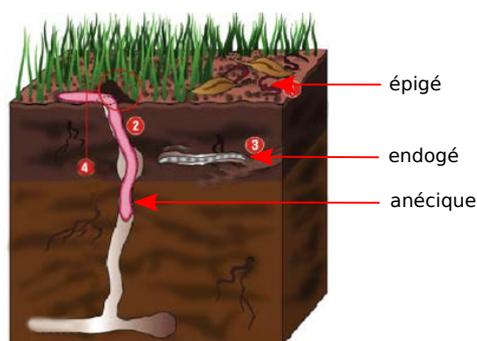


FIGURE 2 – Représentation schématique de la position et de la forme des galeries des trois catégories écologiques de ver de terre (épigé, anécique, endogé) dans un horizon de sol (issu de (Alletto, 2002))

croissance des plantes. Ils peuvent aussi entraîner des tassements du sol, ex. c'est le cas de la semelle de labour.

— le tassement lié aux passages des engins agricoles.

L'étude de la structure d'un sol requiert l'utilisation de techniques particulières car le sol « ne se prête pas à la quantification » (Letey, 1991), principalement à cause de son opacité. Pour résoudre ce problème, diverses techniques ont été mises en place. Il y a par exemple les techniques directes et en 2D via l'utilisation de lames minces de sol imprégné (Bottinelli et al., 2013; Lamandé et al., 2003; Ringrose-Voase, 1996). Le développement des techniques d'imagerie et de traitement d'images permet à présent d'étudier directement et en 3D la structure du sol, grâce à l'utilisation de plusieurs coupes 2D de sol (Cousin et al., 1996; Wu et al., 2006) qui permettent d'extrapoler en 3D la structure d'un sol mais aussi par la tomographie aux rayons X qui apporte une information directement en 3D (Helliwell et al., 2013; Taina et al., 2008). Les techniques d'étude de la structure du sol peuvent être indirectes en mesurant, par exemple, la densité apparente ou la porosité. Cependant ces approches sont parfois coûteuses, longues ou peuvent ne pas être disponibles dans certains laboratoires. De plus, ces méthodes sont destructives ou bien isolent l'échantillon étudié de son environnement, par un cylindre P.V.C par exemple, ce qui ne permet pas de suivre la dynamique de la structure d'un sol dans les conditions *in situ*.

Si l'on couple le besoin d'expérimentations à long terme avec la multiplicité des pratiques à évaluer (Roger-Estrade et al., 2014) et à la difficulté d'étudier la structure d'un sol, il est impossible de tester toutes les pratiques agricoles. Une alternative est alors de mettre en place un modèle qui permet de simuler l'évolution de la structure du sol au cours des années culturales.

La représentation de la structure du sol sous la forme d'un modèle informatique a débuté dès les années 70 avec le modèle de Dexter (Dexter, 1976, 1977). Cependant, la plupart des modèles de structure du sol ont été conçus pour simuler une propriété particulière du sol et notamment une propriété hydrique (Horgan and Ball, 2005; Peat et al., 2000; Perrier et al., 1996; Vogel and Roth, 1998). Cette conception particulière ne permet souvent pas d'étendre les modèles à la simulation d'autres propriétés du sol ni de rendre ces modèles dynamiques. Or si l'on souhaite évaluer l'impact des pratiques culturales, il faut pouvoir rendre compte de la dynamique de la structure du sol qui est liée aux nombreux processus structurants.

Actuellement, seuls quelques modèles permettent de simuler des processus structurants. Parmi ces modèles certains simulent l'action d'un processus structurant mais

sans faire de liens avec une structure du sol, par exemple, Bastardie et al. (2002) simulent l'activité des vers de terre. D'autres modèles tiennent compte explicitement de la structure du sol, par exemple le modèle SISOL (Roger-Estrade et al., 2000) qui simule en 2D l'impact du labour sur la structure du sol. C'est aussi le cas du modèle SWORM (Blanchart et al., 2009; Marilleau et al., 2008) qui couple un modèle de structure du sol basé sur les fractales avec un simulateur de l'activité de vers de terre endogés. Cependant ce modèle repose sur l'hypothèse que la structure du sol est fractale, ce qui est difficile à démontrer (Bird et al., 2006), et il ne simule pas l'activité des anéciques.

Il manque ainsi des modèles qui permettent de simuler l'impact de plusieurs processus structurants sur une même structure du sol. C'est dans ce contexte que s'est mise en place cette thèse dont les objectifs sont détaillés ci-dessous.

Objectifs de la thèse

L'objectif principal de cette thèse est de construire un modèle permettant de simuler la dynamique de la structure du sol. Le modèle doit être conçu et implémenté de manière à pouvoir, à terme, simuler diverses pratiques culturales. Pour cela nous avons quatre sous-objectifs principaux :

1. mettre en place un modèle de structure du sol apte à rendre compte de son hétérogénéité spatiale et temporelle et qui servira d'environnement à un système multi-agents ; cet environnement doit être le plus générique possible pour pouvoir ensuite être utilisé par de nombreux agents structurants.
2. développer un modèle de processus structurant (c.-à-d. des agents informatiques). Nous avons choisi de développer un modèle de l'activité de bioturbation des vers de terre en nous focalisant sur les vers de terre anéciques et endogés.
3. acquérir des données sur l'activité de bioturbation des vers de terre pour la paramétrisation et la calibration du modèle.
4. acquérir des données sur l'impact d'outils de travail du sol sur la structure du sol en vue d'intégrer cet impact dans le modèle général de structure du sol.

Pour cela, il est nécessaire de mettre en place un modèle de structure du sol générique qui fasse le moins d'hypothèses possibles sur la structure d'un sol. Cette généralité devant permettre de faire agir le plus grand nombre de processus structurants possible sur la structure du sol. Par ailleurs, des modèles de processus structurants ayant déjà été développés, il serait intéressant de les coupler au modèle de structure du sol afin de réutiliser les modèles déjà mis en place.

Organisation du manuscrit

La thèse se place principalement dans le cadre de la modélisation, c'est pourquoi le **chapitre 1** a pour but de présenter les concepts et notions utiles de cette discipline. Au **chapitre 2**, nous verrons une introduction aux modèles multi-agents qui vont guider la conception du modèle de bioturbation des vers de terre. Comme dit précédemment dans l'introduction, il existe déjà des modèles de structure du sol, ceux-ci seront répertoriés et décrits dans le **chapitre 3** afin de rendre compte de leur grande diversité et des nombreux paradigmes utilisés.

Les résultats acquis pendant cette thèse seront ensuite présentés aux chapitres 4, 5 et 6. Le **chapitre 4** détaille le modèle de structure du sol. Le **chapitre 5** décrit le modèle multi-agents de vers de terre avec une analyse de sensibilité, la calibration des agents et une étude permettant de les paramétrer. Le **chapitre 6** présente une étude sur l'impact d'outils de travail du sol sur la structure du sol.

Nous terminerons par une conclusion et les perspectives liées à ce travail.

0.1 Références

- Alletto, L. (2002). Travailler le sol sans retournement des horizons de surface. Mémoire d'ingénieur de l'ESA de purpan. [v, 4](#)
- Angers, D. and Caron, J. (1998). Plant-induced changes in soil structure : Processes and feedbacks. In Van Breemen, N., editor, *Plant-induced soil changes : Processes and feedbacks*, volume 4 of *Developments in Biogeochemistry*, pages 55–72. Springer Netherlands. [2](#)
- Bastardie, F., Cannavacciuolo, M., Capowiez, Y., de Dreuzy, J.-R., Bellido, A., and Cluzeau, D. (2002). A new simulation for modelling the topology of earthworm burrow systems and their effects on macropore flow in experimental soils. *Biology and Fertility of Soils*, 36(2) :161–169. [5](#)
- Bird, N., Díaz, M. C., Saa, A., and Tarquis, A. M. (2006). Fractal and multifractal analysis of pore-scale images of soil. *Journal of Hydrology*, 322(1-4) :211–219. [5](#)
- Blanchart, E., Marilleau, N., Chotte, J.-L., Drogoul, A., Perrier, E., and Cambier, C. (2009). SWORM : an agent-based model to simulate the effect of earthworms on soil structure. *European Journal of Soil Science*, 60(1) :13–21. [5](#)
- Bottinelli, N., Menasseri-Aubry, S., Cluzeau, D., and Hallaire, V. (2013). Response of soil structure and hydraulic conductivity to reduced tillage and animal manure in a temperate loamy soil. *Soil Use and Management*, 29(3) :401–409. [4](#)
- Bouché, M. B. (1977). Strategies lombriciennes. *Ecological Bulletins*, 25 :122–132. [2](#)
- Braunack, M. and Dexter, A. (1988). The effect of aggregate size in the seedbed on surface crusting and growth and yield of wheat (*Triticum aestivum* L., cv. halberd) under dryland conditions. *Soil and Tillage Research*, 11(2) :133–145. [1](#)
- Braunack, M. and Dexter, A. (1989a). Soil aggregation in the seedbed : a review I. properties of aggregates and beds of aggregates. *Soil and Tillage Research*, 14(3) :259–279. [1](#)
- Braunack, M. and Dexter, A. (1989b). Soil aggregation in the seedbed : a review II. effect of aggregate sizes on plant growth. *Soil and Tillage Research*, 14(3) :281–298. [1](#)
- Bronick, C. and Lal, R. (2005). Soil structure and management : a review. *Geoderma*, 124(1-2) :3–22. [1](#)
- Cousin, I., Levitz, P., and Bruand, A. (1996). Three-dimensional analysis of a loamy-clay soil using pore and solid chord distributions. *European Journal of Soil Science*, 47(4) :439–452. [4](#)

- Crittenden, S., Eswaramurthy, T., de Goede, R., Brussaard, L., and Pulleman, M. (2014). Effect of tillage on earthworms over short- and medium-term in conventional and organic farming. *Applied Soil Ecology*, 83 :140–148. [1](#)
- Dexter, A. (1976). Internal structure of tilled soil. *Journal of Soil Science*, 27(3) :267–278. [4](#)
- Dexter, A. (1977). A statistical measure of the structure of tilled soil. *Journal of Agricultural Engineering Research*, 22(1) :101–104. [4](#)
- Dexter, A. (1988). Advances in characterization of soil structure. *Soil and Tillage Research*, 11(3–4) :199–238. [1](#), [2](#)
- Dexter, A. (1997). Physical properties of tilled soils. *Soil and Tillage Research*, 43(1–2) :41–63. [1](#)
- Dürr, C. and Aubertot, J.-N. (2000). Emergence of seedlings of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) as affected by the size, roughness and position of aggregates in the seedbed. *Plant and Soil*, 219(1-2) :211–220. [1](#)
- Fohrer, N., Berkenhagen, J., Hecker, J.-M., and Rudolph, A. (1999). Changing soil and surface conditions during rainfall : Single rainstorm/subsequent rainstorms. *CATENA*, 37(3–4) :355–375. [2](#)
- Helliwell, J. R., Sturrock, C. J., Grayling, K. M., Tracy, S. R., Flavel, R. J., Young, I. M., Whalley, W. R., and Mooney, S. J. (2013). Applications of x-ray computed tomography for examining biophysical interactions and structural development in soil systems : a review. *European Journal of Soil Science*, 64(3) :279–297. [4](#)
- Horgan, G. W. and Ball, B. C. (2005). Modelling the effect of water distribution and hysteresis on air-filled pore space. *European Journal of Soil Science*, 56(5) :647–654. [4](#)
- Jamagne, M. (2011). *Grands paysages pédologiques de France*. Synthèses. Quae. [2](#)
- Kladivko, E. J. (2001). Tillage systems and soil ecology. *Soil and Tillage Research*, 61(1–2) :61–76. [1](#)
- Labreuche, J., Laurent, F., and Roger-Estrade, J. (2014). *Faut-il travailler le sol? Savoir Faire*. Editions Quae, Arvalis - Institut du végétal, France. [1](#)
- Lal, R. (2001). Soil degradation by erosion. *Land Degradation & Development*, 12(6) :519–539. [1](#)
- Lal, R. (2009). Laws of sustainable soil management. In Lichtfouse, E., Navarrete, M., Debaeke, P., Véronique, S., and Alberola, C., editors, *Sustainable Agriculture*, pages 9–12. Springer Netherlands. [1](#)
- Lamandé, M., Hallaire, V., Curmi, P., Pérès, G., and Cluzeau, D. (2003). Changes of pore morphology, infiltration and earthworm community in a loamy soil under different agricultural managements. *CATENA*, 54(3) :637–649. [4](#)
- Laroche, B., Thorette, J., and Lacassin, J.-C. (2006). L'artificialisation des sols : pressions urbaines et inventaire des sols. *Etude et Gestion des Sols*, 13(3) :223–235. [1](#)
- Letey, J. (1991). The study of soil structure-science or art. *Soil Research*, 29(6) :699–707. [1](#), [4](#)

- Marilleau, N., Cambier, C., Drogoul, A., Chotte, J.-L., Perrier, E., and Blanchart, E. (2008). Multiscale MAS modelling to simulate the soil environment : Application to soil ecology. *Simulation Modelling Practice and Theory*, 16(7) :736–745. [5](#)
- Neira, J., Ortiz, M., Morales, L., and Acevedo, E. (2015). Oxygen diffusion in soils : Understanding the factors and processes needed for modeling. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 75. [1](#)
- Pagliai, M., Vignozzi, N., and Pellegrini, S. (2004). Soil structure and the effect of management practices. *Soil and Tillage Research*, 79(2) :131–143. [1](#)
- Peat, D. M. W., Matthews, G. P., Worsfold, P. J., and Jarvis, S. C. (2000). Simulation of water retention and hydraulic conductivity in soil using a three-dimensional network. *European Journal of Soil Science*, 51(1) :65–79. [4](#)
- Perrier, E., Rieu, M., Sposito, G., and de Marsily, G. (1996). Models of the water retention curve for soils with a fractal pore size distribution. *Water Resources Research*, 32(10) :3025–3031. [4](#)
- Pimentel, D. (2006). Soil erosion : A food and environmental threat. *Environment, Development and Sustainability*, 8(1) :119–137. [1](#)
- Pélosi, C., Pey, B., Hedde, M., Caro, G., Capowiez, Y., Guernion, M., Peigné, J., Piron, D., Bertrand, M., and Cluzeau, D. (2014). Reducing tillage in cultivated fields increases earthworm functional diversity. *Applied Soil Ecology*, 83 :79–87. [1](#)
- Ringrose-Voase, A. (1996). Measurement of soil macropore geometry by image analysis of sections through impregnated soil. *Plant and Soil*, 183(1) :27–47. [4](#)
- Roger-Estrade, J., Labreuche, J., and Boizard, H. (2014). Importance du travail du sol, typologie et effets sur le rendement des cultures. In *Faut-il travailler le sol? Acquis et innovations pour une agriculture durable*, pages 11–25. Editions quae, arvalis - institut du végétal edition. [4](#)
- Roger-Estrade, J., Richard, G., Boizard, H., Boiffin, J., Caneill, J., and Manichon, H. (2000). Modelling structural changes in tilled topsoil over time as a function of cropping systems. *European Journal of Soil Science*, 51(3) :455–474. [5](#)
- Schneider, E. C. and Gupta, S. C. (1985). Corn emergence as influenced by soil temperature, matric potential, and aggregate size distribution. *Soil Science Society of America Journal*, 49(2) :415–422. [1](#)
- Taina, I. A., Heck, R. J., and Elliot, T. R. (2008). Application of x-ray computed tomography to soil science : A literature review. *Canadian Journal of Soil Science*, 88(1) :1–19. [4](#)
- Unger, P. W. (1991). Overwinter changes in physical properties of no-tillage soil. *Soil Science Society of America Journal*, 55(3) :778–782. [2](#)
- Valette, G., Prévost, S., Lucas, L., and Léonard, J. (2006). SoDA project : A simulation of soil surface degradation by rainfall. *Computers & Graphics*, 30(4) :494–506. [2](#)
- Vogel, H.-J., Hoffmann, H., and Roth, K. (2005). Studies of crack dynamics in clay soil : I. experimental methods, results, and morphological quantification. *Geoderma*, 125(3–4) :203–211. [2](#)

- Vogel, H. J. and Roth, K. (1998). A new approach for determining effective soil hydraulic functions. *European Journal of Soil Science*, 49(4) :547–556. WOS :000077815500003. [4](#)
- Wu, K., Van Dijke, M. I. J., Couples, G. D., Jiang, Z., Ma, J., Sorbie, K. S., Crawford, J., Young, I., and Zhang, X. (2006). 3D stochastic modelling of heterogeneous porous media – applications to reservoir rocks. *Transport in Porous Media*, 65(3) :443–467. [4](#)
- Young, I. M., Crawford, J. W., and Rappoldt, C. (2001). New methods and models for characterising structural heterogeneity of soil. *Soil and Tillage Research*, 61(1) :33–45. [2](#)
- Zalidis, G., Stamatiadis, S., Takavakoglou, V., Eskridge, K., and Misopolinos, N. (2002). Impacts of agricultural practices on soil and water quality in the mediterranean region and proposed assessment methodology. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 88(2) :137–146. [1](#)

Chapitre 1

Introduction à la modélisation - Application à l'écologie

Sommaire

1.1 Introduction	11
1.2 Principes généraux	11
1.2.1 Qu'est qu'un modèle?	11
1.2.2 Paradigme et formalisme	12
1.2.3 Utilité et utilisation des modèles	13
1.2.4 Classification des modèles	13
1.3 Modélisation et simulation	15
1.3.1 Les étapes de la modélisation et de la simulation	15
1.3.2 Un langage de modélisation : l'UML	16
1.3.2.1 Diagramme de classes	16
1.3.2.2 Diagramme d'activités	17
1.4 Système multi-agents	18
1.4.1 Qu'est ce qu'un système multi-agent?	18
1.4.2 Qu'est ce qu'un agent?	19
1.5 Modélisation en écologie	19
1.6 Références	21

1.1 Introduction

La modélisation occupe une place centrale dans les travaux présentés par la suite, c'est pourquoi ce court chapitre introductif a pour objectifs de présenter les notions de base, les processus et les langages de cette discipline. Nous présenterons le paradigme multi-agents et terminerons par les spécificités de la modélisation appliquée à l'écologie.

1.2 Principes généraux

1.2.1 Qu'est qu'un modèle ?

Le mot modèle vient de l'italien *modelle* qui vient lui-même du latin populaire *modellus* et du latin *modulus* signifiant le moule. Si le mot italien désignait une «figure destinée à être reproduite», l'acceptation actuelle de modèle est largement polysémique avec sept définitions différentes données par le petit Robert (2002). Deux acceptations concernent plus particulièrement le domaine scientifique :

- *ce qui sert ou doit servir d'objet d'imitation pour faire ou reproduire quelque chose ;*
- *représentation simplifiée d'un processus, d'un système.*

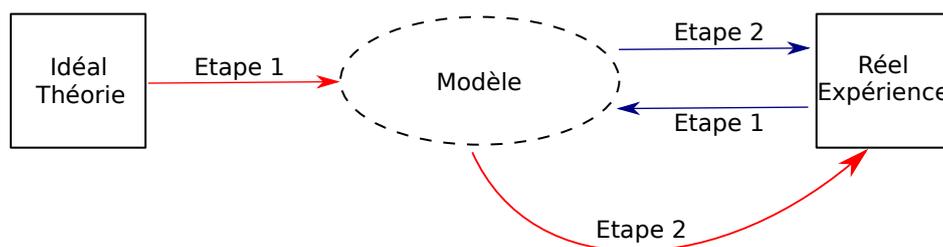


FIGURE 1.1 – Deux visions de la création d'un modèle. En rouge, partir d'un idéal pour construire un modèle et le confronter à la réalité. En bleu, réduire la réalité pour construire un modèle puis le confronter à la réalité

A travers ces deux acceptations, deux visions de ce qu'est un modèle se dessinent comme le résume la figure 1.1. La première est une vision qui fait du modèle un idéal duquel il faut partir pour expliquer et comprendre le monde¹, un processus ou un système, le modèle est alors un paradigme. C'est le cas, par exemple, du gaz parfait utilisé pour décrire le comportement d'un gaz ou le système fermé utilisé en thermodynamique.

La seconde vision fait du modèle une réduction ou une transcription de la réalité qui peut aussi être utilisée pour expliquer un processus ou un système. Un modèle représente alors un objet réel qui a été simplifié en lui soustrayant des éléments estimés comme négligeables ou superflus ; par exemple un modèle de chevreuil sans ses bois pour modéliser ses déplacements. Cette vision d'un modèle est à mettre en parallèle avec la modélisation définie par Harte (1988) comme «*l'art [...] de distinguer ce qui est essentiel des détails superflus et d'être capable de considérer une vache sphérique*».

Il faut noter que ces deux visions sont deux extrêmes et qu'il existe des situations intermédiaires, par exemple le concept de gaz réel qui est une adaptation du gaz parfait. Ces dernières se rapprochent d'ailleurs de la vision de Bunge (1975) cité par Sanchez (2008) qui considère qu'un modèle est l'intermédiaire entre la théorie et l'expérience.

1. Pour une discussion de la science «Platonicienne» voir Bouquiaux (2011)

Dans le domaine informatique, la définition de **Minsky (1965)** est couramment utilisée (**Amblard et al., 2006; Siebert, 2011**) :

« *To an observer B, an object A* is a model of an object A to the extent that B can use A* to answer questions that interest him about A* »

Cette définition introduit des notions fondamentales dans la conception de modèles qui sont celles d'observateur (B) et d'utilité. Ces notions sont discutées plus en détails dans le chapitre [1.2.3](#).

Application au modèle mis en place

Le modèle construit pendant la thèse utilise les deux visions d'un modèle qui ont été discutées précédemment. En effet le modèle de structure du sol part d'une vision théorique : la structure du sol comme un empilement de voxels (voir Chapitre 4). Au contraire, le modèle de ver de terre est majoritairement issu de la simplification d'un ver de terre réel (voir chapitre 5).

Dans le cas du modèle qui a été mis en place dans cette thèse, l'objet que nous (B) souhaitons représenter (A) est le sol, un système complexe, pour répondre à des questions que l'on se pose sur la dynamique de sa structure. Seules certaines des caractéristiques d'un sol nous intéressent, notamment sa structure et sur le plan biologique l'activité des vers de terre qui y vivent. Cela nous amène à avoir un objet A* représentant le sol mais sans de nombreuses propriétés, e.g. texture, température.

1.2.2 Paradigme et formalisme

Dans le cadre de la modélisation, il faut bien distinguer la notion de paradigme de celle de formalisme qui peuvent être facilement confondues mais qui sont en réalité complémentaires.

La notion de paradigme a été développée par **Kuhn (1962)**, c'est la manière de voir les choses, une représentation du monde, un cadre de pensée. Un paradigme se base sur un ensemble de concepts, lois, théories, croyances admises par une communauté scientifique et qui va guider le modélisateur dans sa conception d'un modèle. Il existe plusieurs paradigmes tels que le paradigme systémique développé sur la base de la théorie du système général et qui considère le monde comme un système dans lequel il existe des sous-systèmes indépendants ; le paradigme analytique, le paradigme objet en programmation ou encore le paradigme multi-agents.

Le formalisme s'apparente, en modélisation, à un langage formel qui fixe une convention d'écriture permettant de décrire sans ambiguïtés un objet, concept, etc. Le langage UML est un exemple de formalisme de modélisation dont on verra l'utilisation au chapitre [1.3.2](#).

Application au modèle mis en place

Puisque nous considérons le sol comme un système complexe, le paradigme qui sous-tend le modèle est le paradigme systémique. Les vers de terre sont considérés comme des agents qui par leur activité viennent modifier la structure du sol et donc cette partie du modèle fait appel à des concepts développés dans le paradigme multi-agents.

1.2.3 Utilité et utilisation des modèles

Les définitions données de «modèle» suggèrent que celui-ci doit être utilisé : il «sert» ou «doit servir». Il existe une très grande variété d'utilisations possibles des modèles. Ils peuvent servir à prédire l'avenir, c'est une des utilisations que l'on peut faire des modèles climatiques ; on peut les utiliser pour renforcer la connaissance que l'on a du présent, souvent en accédant à des échelles difficilement appréhendables, tels que l'infiniment petit (e.g. les modèles de l'atome), l'infiniment grand (e.g. les modèles d'expansion de l'univers) ou l'infiniment complexe. De manière très générique, Sanchez (2008) estime que les modèles sont des outils qui peuvent être utilisés pour résoudre des problèmes et/ou bâtir des théories. Il faut dans tous les cas garder à l'esprit qu'un modèle a une utilité précise qui doit être clairement établie lors de sa conception en définissant une question à laquelle il cherche ou aide à répondre. En fonction du contexte et des questions qui ont amené à la création du modèle ainsi que des choix du modélisateur, il peut donc y avoir plusieurs modèles d'un même objet réel.

Pour utiliser convenablement un modèle, il faut considérer ses objectifs et son domaine d'application dont la définition est une des étapes de la création d'un modèle (Ramat, 2006). En effet un modèle s'utilise dans un contexte particulier et le non respect des conditions d'utilisation risque d'invalider le modèle, tout du moins les résultats qu'il produira après sa simulation. Certains auteurs pensent même que l'objectif d'un modèle doit être compris avant même de discuter celui-ci (Rothenberg, 1989).

1.2.4 Classification des modèles

La classification des modèles est utile pour leur étude car cela permet de les comparer plus facilement en soulignant, selon les classifications, les différentes techniques ou approches utilisées, les objectifs du modèle, les hypothèses sous-jacentes au processus de modélisation, etc. De nombreuses classifications peuvent être mises en place selon le domaine auquel on s'intéresse, les critères retenus, etc.

La classification que nous présentons est basée sur celle de Hartt (2005) qui est issue d'une classification mise en place pour les modèles climatiques (Schneider and Dickinson, 1974) (figure 1.2). Les étapes de cette classification sont :

1°) La première étape de cette classification fait appel à la notion de modèle mécaniste et de modèle empirique². Les modèles mécanistes modélisent souvent un seul mécanisme et s'intéressent aux relations entre des variables observables, ce qui limite donc le nombre de variables dans ce type de modèle. Le principe étant que ces relations entre

2. Dans Hartt (2005), c'est la notion de « *simulation model* » qui est développée, cependant elle prête à confusion avec la « *simulation* » qui intervient après la modélisation

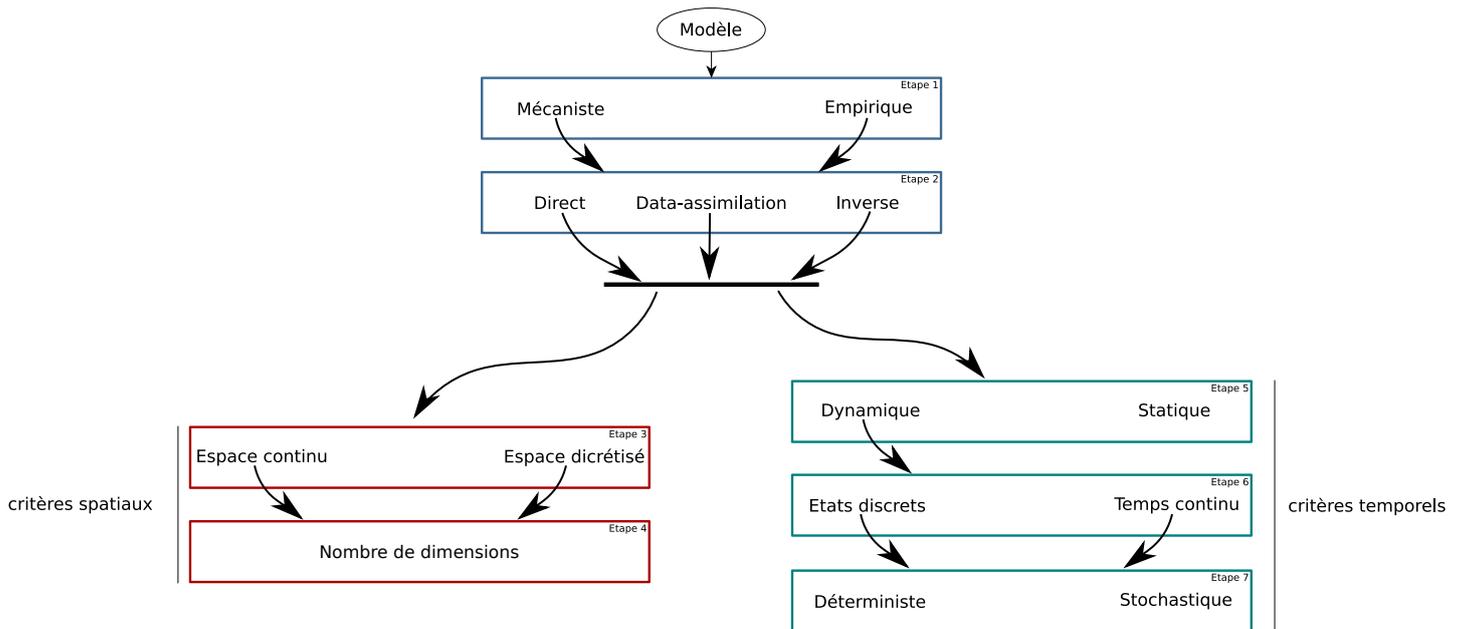


FIGURE 1.2 – Classification proposée des modèles basée sur celle de **Hartt (2005)**

variables doivent avoir un sens biologique, physique, etc. Un modèle empirique (ou phénoménologique) utilise autant de variables que nécessaire sans qu'elles aient forcément un sens. L'objectif de ce type de modèle est uniquement de décrire le phénomène.

2°) Les auteurs distinguent ensuite les modèles directs qui font des prédictions en utilisant des paramètres et qui peuvent être comparés à des données expérimentales, les modèles inverses qui utilisent des données expérimentales pour prédire des paramètres et les modèles « data-assimilation » qui font des prédictions du futur proche ou permettent de mieux comprendre le présent et qui utilisent en interne un modèle inverse pour calculer et mettre à jour les paramètres.

3°) et 4°) Les deux critères suivants distinguent les modèles en fonction de leur prise en compte de l'espace avec des modèles qui gèrent un espace discrétisé ou continu. Il est aussi important de considérer le nombre de dimensions spatiales pris en compte par le modèle.

5°) Les modèles peuvent ensuite être classifiés selon qu'ils sont dynamiques ou statiques

6°) et 7°) Pour les modèles dynamiques, il faut alors s'intéresser à leur gestion du temps. Les modèles peuvent gérer un temps continu, souvent à l'aide d'équations différentielles, ou bien gérer un temps discrétisé, on parle alors de modèle à états discrets. Les modèles dynamiques peuvent être déterministes ou stochastiques s'ils incluent des paramètres aléatoires. Les modèles déterministes produiront toujours les mêmes résultats avec un jeu de paramètres donné.

Application au modèle mis en place

La classification proposée peut être utilisée pour décrire le modèle conçu lors de cette thèse. Il s'agit ainsi d'un modèle direct qui mêle une approche mécaniste et empirique. L'espace utilisé est discret et en 3-dimensions. Le modèle est dynamique, grâce aux agents structurants et est à états discrets. Le modèle dans sa globalité est stochastique.

1.3 Modélisation et simulation

1.3.1 Les étapes de la modélisation et de la simulation

La modélisation est l'activité de conception de modèles. Il ne faut pas confondre la modélisation et la simulation puisque cette dernière est «la mise en action» d'un modèle (Ramat, 2006). Il s'agit plutôt d'une suite possible du travail de modélisation dont les résultats peuvent participer au travail de modélisation lui-même.

De nombreux travaux se sont intéressés à la conception de modèles et à ses étapes (Quesnel, 2006; Ramat, 2006).

1°) La première étape est celle de la définition de la question de recherche. Il s'agit de définir l'objet que l'on souhaite modéliser, un processus ou un système, et à quelle question relative à cet objet il s'agit de répondre par le biais de la modélisation. C'est aussi lors de cette étape qu'il faut poser le cadre expérimental, tel que défini par Zeigler et al. (2000), c'est à dire les conditions dans lesquels le phénomène existe ou les conditions dans lesquels on souhaite modéliser l'objet.

2°) La seconde étape consiste à sélectionner ce qui est pertinent dans les processus et/ou systèmes que l'on souhaite modéliser. Le cadre expérimental et la question de recherche définis précédemment permettent de faire ces choix. Il s'agit d'une étape de simplification telle que suggérée dans la définition de modèle. On obtient alors un ensemble de parties de l'objet à modéliser qui sont reliées par des flux. Cette simplification est liée aux connaissances qu'a le modélisateur de l'objet qu'il veut modéliser. Cet ensemble peut aussi être réajusté à la suite de l'expérimentation sur le modèle.

3°) La troisième étape consiste à construire le modèle conceptuel (ou formel) en adoptant un ou plusieurs paradigmes. Il s'agit d'adopter le paradigme et le formalisme le plus adapté pour chacune des parties de l'objet à modéliser, comme le suggèrent Ramat (2006) et Quesnel (2006). De nombreux travaux portent sur la modélisation multiparadigme (Siebert, 2011; Vangheluwe et al., 2002).

4°) On établit ensuite un ou des plans d'expérience pour le modèle. Les plans d'expérience répondent à des besoins multiples : l'analyse de sensibilité du modèle, sa calibration, etc.

5°) L'étape suivante consiste en la mise en action du modèle. Elle peut être analytique (on parle aussi de résolution mathématique, mais cela reste rarement possible pour les systèmes "réels") ou le plus souvent numérique. La simulation numérique peut être basée sur des simulateurs existants et qui sont adaptés à certains formalismes (ex. pour résoudre numériquement des équations différentielles). Pour des modèles plus particuliers, elle consiste en le développement d'algorithmes et en leur implémentation à l'aide

d'un langage de programmation : on obtient alors le simulateur du modèle. Avec le plan d'expérience défini précédemment le simulateur est alors lancé pour obtenir des résultats de simulations.

6°) Il y a ensuite une phase d'analyse des résultats qui peut amener à redéfinir le modèle.

1.3.2 Un langage de modélisation : l'UML

Le langage UML³ pour *Unified Modeling Language* est un langage graphique de modélisation basé sur des pictogrammes et qui permet de représenter un système et son fonctionnement. Il fait suite à l'essor des langages objets et est très utilisé en développement logiciel. C'est à présent un standard maintenu et développé par l'OMG⁴ (Object Management Group) qui est utilisée dans le milieu industriel et dans le milieu scientifique pour, notamment, la description formelle des modèles, par exemple Ferber (2006) l'utilise pour décrire un modèle multi-agents.

Dans notre cas, il permet de représenter visuellement le modèle en limitant les ambiguïtés d'interprétation et en facilitant l'analyse de ce modèle. C'est aussi un support de communication et un moyen de présenter les modèles formels mis en place. La norme 2.0 propose 13 diagrammes (diagramme de classes, d'objets, d'états-transitions, etc.) qui permettent de modéliser divers aspects d'un logiciel. Deux types de diagramme, nous ont paru utiles pour présenter notre modèle : le diagramme de classes et le diagramme d'activités. Ils sont présentés plus en détails dans les sections 1.3.2.1 et 1.3.2.2.

L'annexe A présente plus en détails la typologie des diagrammes de classes et d'activités et notamment la description des pictogrammes utilisés. Ces pictogrammes ont une signification très spécifique et qui est importante pour la compréhension des diagrammes.

1.3.2.1 Diagramme de classes

Le diagramme de classes est un diagramme statique qui rend compte de la structure interne d'un modèle. Il décrit les différentes classes en détaillant leurs méthodes et leurs attributs ainsi que les relations qui existent entre les différentes classes. Ce diagramme ne donne pas le fonctionnement dynamique du modèle, ce qui sera le cas du diagramme d'activités. Dans notre cas, il permet d'avoir une idée des abstractions faites depuis nos objets d'étude, la structure du sol, les vers de terre, pour obtenir leur modèle. En outre ce type de diagramme sera utilisé pour représenter les modèles fonctionnels choisis.

La figure 1.3 présente un exemple de diagramme de classes avec trois classes : *vers de terre*, *Anécique* et *Estomac*. La classe *Anécique* est une classe fille de la classe abstraite *vers de terre*. Dans ce cas précis, elle hérite de tous ses attributs, *identifiant* et *position*, et de toutes ses méthodes, *creuser_galerie* et *bouger_galerie*. Par ailleurs, la classe *Anécique* ajoute une nouvelle méthode, *produire_turricule*, qui n'est disponible que pour les instances de cette classe. La classe *Anécique* hérite aussi de l'*Estomac* qui *compose* un *Ver de terre*. Il ne peut y avoir qu'une seule instance de *Estomac* par *Ver de terre* et un *Estomac* n'appartient qu'à un seul *Ver de terre*. La flèche du connecteur entre *Ver de terre* et *Estomac* indique que seul le *Ver de terre* peut accéder à l'*Estomac*.

3. Pour la norme en détail voir <http://www.uml.org/>

4. <http://www.omg.org/>

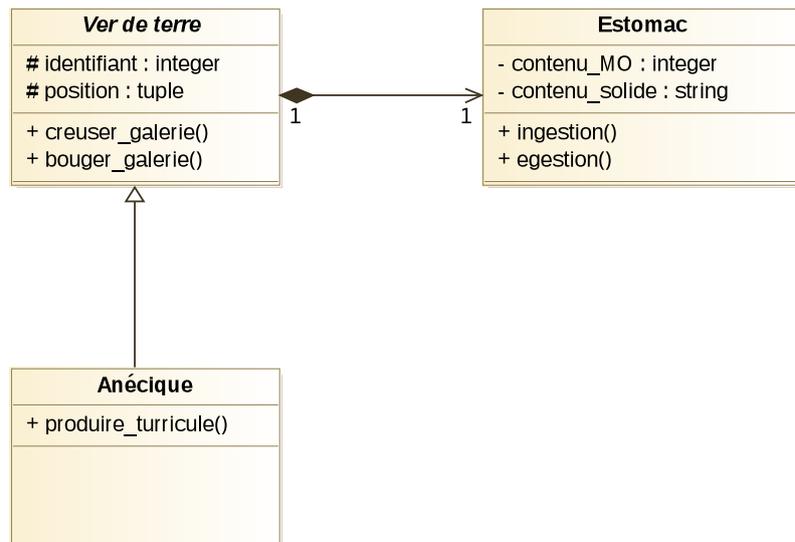


FIGURE 1.3 – Exemple de diagramme de classe représentant une classe abstraite *Ver de terre*, une classe *Estomac* et une classe *Anécique* qui hérite de la classe *Ver de terre*.

Pour plus de détails sur les différents pictogrammes utilisés dans les diagrammes de classes, voir Annexe A.1

1.3.2.2 Diagramme d'activités

Le diagramme d'activités est un diagramme comportemental qui permet de décrire le fonctionnement dynamique d'un modèle et notamment le fonctionnement d'une méthode ou le déroulement d'un cas d'utilisation. Les activités sont un ensemble d'actions et ces activités sont reliées par des transitions. Les transitions permettent de représenter la fin d'une activité et le passage vers une autre. Elles correspondent à des flux de contrôle ou de données.

La figure 1.4 donne un exemple de diagramme d'activités basé sur la création d'une galerie avec une ingestion de sol. Le diagramme commence par le choix d'une direction à creuser. Une fois cette direction choisie, elle est envoyée par un flux d'objets à l'activité de creusement d'une galerie. Cette activité envoie à l'estomac du ver de terre les caractéristiques du sol qui a été ingéré lors du creusement de la galerie. Le flot est alors séparé en deux flux différents par un nœud de bifurcation afin de séparer l'activité liée au stockage de matière organique (MO) de celle du stockage de solide. Un nœud d'union permet alors de resynchroniser le flot avant de le terminer.

Pour plus de détails sur les différents pictogrammes utilisés dans les diagrammes de classes, voir Annexe A.2

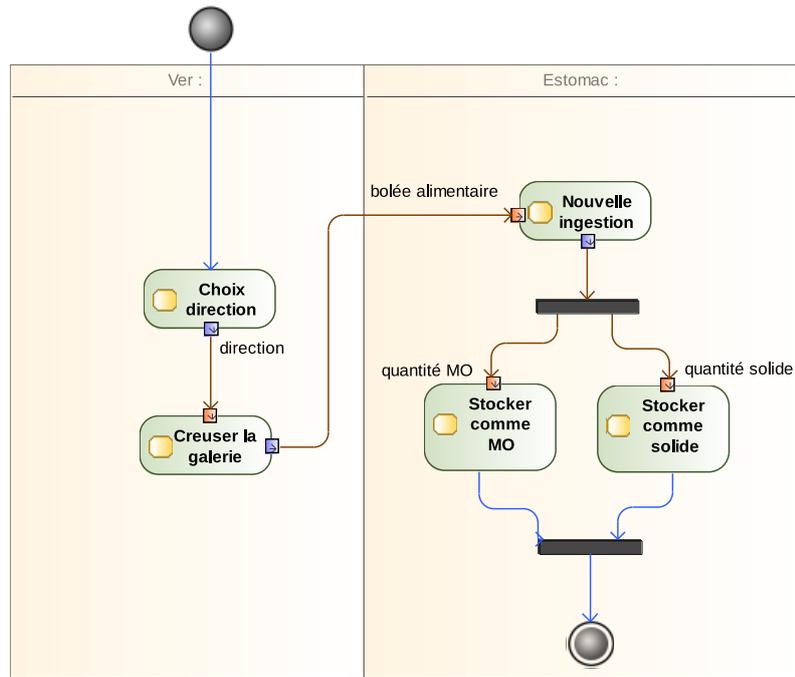


FIGURE 1.4 – Exemple de diagramme d'activités représentant le déroulement, simplifié, d'une création de galerie suivie du traitement par l'estomac du sol ingéré.

1.4 Système multi-agents

La modélisation multi-agents, qui consiste à modéliser un système en se basant sur le paradigme multi-agents, est largement utilisée en écologie (Arrignon et al., 2007; Bacher et al., 2014; Blanchart et al., 2009; de Almeida et al., 2010; Niazi and Hussain, 2011) et nous utilisons dans cette thèse les principes développés dans ce cadre de modélisation. Cette partie a pour objectifs de présenter les concepts clés liés à la modélisation et aux systèmes multi-agents ainsi que leur application au modèle développé dans cette thèse. Ces concepts sont développés et discutés plus en détails dans les ouvrages de référence (Amblard and Phan, 2006; Ferber, 1995, 1999; Wooldridge, 2009).

Nous définissons dans un premier temps la notion de système multi-agents puis la notion d'agent en abordant leurs principales caractéristiques.

1.4.1 Qu'est ce qu'un système multi-agent ?

Un système multi-agents (SMA) est constitué d'un ensemble d'agents, deux ou plus, situés dans un environnement et qui peuvent être en interaction entre eux et avec l'environnement. Les SMA font partie du domaine de l'intelligence artificielle distribuée où chaque agent possède une intelligence, des comportements et une autonomie propres. A ce titre ils sont particulièrement utiles pour représenter des systèmes complexes.

Ferber (1995) donne une définition d'un système multi-agents en précisant des concepts qui seront réutilisés par la suite (environnement, agent, relations, etc) : *On appelle système multi-agents (ou SMA), un système composé des éléments suivants :*

1. *Un environnement E, c'est-à-dire un espace disposant généralement d'une métrique.*
2. *Un ensemble d'objets O. Ces objets sont situés, c'est-à-dire que, pour tout objet, il est possible, à un moment donné, d'associer une position dans E. Ces objets sont passifs,*

- c'est-à-dire qu'ils peuvent être perçus, créés, détruits et modifiés par les agents.*
3. *Un ensemble A d'agents, qui sont des objets particuliers (A O), lesquels représentent les entités actives du système.*
 4. *Un ensemble de relations R qui unissent des objets (et donc des agents) entre eux.*
 5. *Un ensemble d'opérations Op permettant aux agents de A de percevoir, produire, consommer, transformer et manipuler des objets de O.*
 6. *Des opérateurs chargés de représenter l'application de ces opérations et la réaction du monde à cette tentative de modification, que l'on appellera les lois de l'univers.*

Application au modèle mis en place

Dans le modèle mis en place et décrit dans la suite de cette thèse, l'environnement E est le sol qui possède ses propres systèmes de coordonnées, métriques, etc. Au sein du sol, il existe des objets O que sont les particules de matière organique, les agrégats de sol ou encore les espaces vides. Les agents A sont notamment les vers de terre qui possèdent des opérations potentielles de perception, production et consommation d'objets O situés dans l'environnement.

1.4.2 Qu'est ce qu'un agent ?

La définition d'un système multi-agents permet de préciser certaines caractéristiques des agents. Ces sont des entités actives qui peuvent par le biais des opérations qui leurs sont permises Op agir sur les objets présent dans l'environnement. **Ferber (1995)** précisent les caractéristiques d'un agent :

- On appelle agent une entité physique ou virtuelle*
- *qui est capable d'agir dans un environnement,*
 - *qui peut communiquer directement avec d'autres agents,*
 - *qui est mue par un ensemble de tendances (sous la forme d'objectifs individuels ou d'une fonction de satisfaction, voire de survie, qu'elle cherche à optimiser),*
 - *qui possède des ressources propres,*
 - *qui est capable de percevoir (mais de manière limitée) son environnement,*
 - *qui ne dispose que d'une représentation partielle de cet environnement (et éventuellement aucune),*
 - *qui possède des compétences et offre des services,*
 - *qui peut éventuellement se reproduire,*
 - *dont le comportement tend à satisfaire ses objectifs, en tenant compte des ressources et des compétences dont elle dispose, et en fonction de sa perception, de ses représentations et des communications qu'elle reçoit.*

1.5 Modélisation en écologie

Les travaux de **Levins (1966)** ont en écologie très largement influencés la conception de modèles (**Evans, 2011**; **Guisan and Zimmermann, 2000**; **Lewis and Belanger, 2015**; **Onstad, 1988**; **Weisberg, 2006**). Les systèmes en écologie étant la plupart du temps complexes, il introduit la notion de compromis entre généralité, réalisme et précision (figure 1.5).

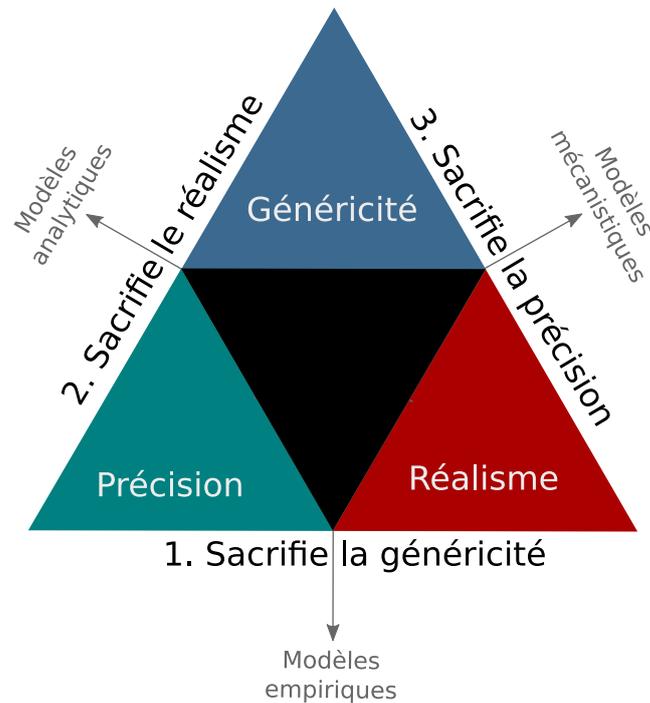


FIGURE 1.5 – Triangle de **Levins (1966)** modifié de **Guisan and Zimmermann (2000)**

- La généricité est, pour un modèle, le fait de capturer des éléments fondamentaux qui lui permette d’être appliqué à une large gamme de systèmes. Une mesure de la généricité est ainsi le nombre de systèmes auxquels le modèle peut être appliqué ;
- Le réalisme est le fait de représenter de façon fiable le fonctionnement d’un système, notamment en y intégrant un grand nombre de facteurs connus pour impacter le système ;
- La précision d’un modèle c’est lorsque ses prédictions ont une faible incertitude.

Pour Levins, la construction d’un modèle est le fruit d’un compromis entre ces trois propriétés et lorsqu’un modélisateur modélise un écosystème, qui est par nature complexe, alors il peut être tenté de « sacrifier » l’une d’entre elle.

Les modèles qui sacrifient la généricité sont destinés à faire des prédictions à court terme pour des systèmes particuliers.

Les modèles qui sacrifient le réalisme tendent à utiliser des équations sans liens précis avec le système modélisé et donc ces modèles sont non réalistes. L’hypothèse des modélisateurs qui utilisent ce type de modèle, selon Levins des « physiciens venus à la biologie », est que les déviations à la réalité introduites par les équations sont suffisamment faibles ou s’annihileraient afin d’aboutir à des erreurs faibles.

Les modèles qui sacrifient la précision sont à utiliser lorsque l’on souhaite étudier l’évolution d’un système de manière qualitative et sur le long terme.

De part la nature complexe d’un écosystème, il semble peu probable de modéliser un écosystème sans faire de compromis. En effet selon **Evans (2011)** ne pas faire de compromis sur le réalisme amène à devoir représenter des phénomènes stochastiques et donc à diminuer la précision du modèle mais aussi à représenter des processus liés à un écosystème particulier et donc à diminuer la généricité du modèle.

Application au modèle mis en place

La conception du modèle développé dans cette thèse s'est faite en préservant le plus possible sa généralité. De plus, la dynamique de la structure du sol se base sur des agents structurants implémentés majoritairement de façon probabiliste. Ainsi parmi les trois notions de Levins, la précision est le critère le plus « sacrifié ». Cela correspond selon [Guisan and Zimmermann \(2000\)](#) à un modèle mécaniste.

1.6 Références

- Amblard, F. and Phan, D. (2006). *Modélisation et simulation multi-agents - applications pour les Sciences de l'Homme et de la Société*. Science informatique et SHS. Hermes Science & Lavoisier, Londres. 18
- Amblard, F., Rouchier, J., and Bommel, P. (2006). Evaluation et validation de modèles multi-agents. In *Modélisation et simulation multi-agents*, Science informatique et SHS, pages 103–121. Hermes Science & Lavoisier, Londres. 12
- Arrignon, F., Deconchat, M., Sarthou, J.-P., Balent, G., and Monteil, C. (2007). Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system. *Ecological Modelling*, 205(3–4) :423–436. 18
- Becher, M. A., Grimm, V., Thorbek, P., Horn, J., Kennedy, P. J., and Osborne, J. L. (2014). BEEHAVE : a systems model of honeybee colony dynamics and foraging to explore multifactorial causes of colony failure. *Journal of Applied Ecology*, 51(2) :470–482. 18
- Blanchart, E., Marilleau, N., Chotte, J.-L., Drogoul, A., Perrier, E., and Cambier, C. (2009). SWORM : an agent-based model to simulate the effect of earthworms on soil structure. *European Journal of Soil Science*, 60(1) :13–21. 18
- Bouquiaux, L. (2011). <<de la déraisonnable efficacité des modèles>>. *Dissensus*, (4). 11
- Bunge, M. (1975). *Philosophie de la physique*. Science Ouverte. Paris, éditions du seuil edition. 11
- de Almeida, S. J., Martins Ferreira, R. P., Eiras, E., Obermayr, R. P., and Geier, M. (2010). Multi-agent modeling and simulation of an *Aedes aegypti* mosquito population. *Environmental Modelling & Software*, 25(12) :1490–1507. 18
- Evans, M. R. (2011). Modelling ecological systems in a changing world. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 367(1586) :181–190. 19, 20
- Ferber, J. (1995). *Les systèmes multi-agents : vers une intelligence collective*. InterEditions, Paris. 18, 19
- Ferber, J. (1999). *Multi-agent systems : an introduction to distributed artificial intelligence*. Addison-Wesley Reading, 1st edition. 18

- Ferber, J. (2006). Concepts et méthodologies multi-agents. In *Modélisation et simulation multi-agents*, Science informatique et SHS, pages 23–48. Hermes Science & Lavoisier, Londres. [16](#)
- Guisan, A. and Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135(2–3) :147–186. [v](#), [19](#), [20](#), [21](#)
- Harte, J. (1988). *Consider a Spherical Cow : A Course in Environmental Problem Solving*. University Science Books. [11](#)
- Hartt, K. (2005). Mathematical modeling. In *Mathematical Tools for Physicists*, pages 213–248. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim. [v](#), [13](#), [14](#)
- Kuhn, T. S. (1962). *The Structure of Scientific Revolutions*. University of Chicago Press. [12](#)
- Levins, R. (1966). The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, 54(4) :421–431. [v](#), [19](#), [20](#)
- Lewis, C. and Belanger, C. (2015). The generality of scientific models : a measure theoretic approach. *Synthese*, 192(1) :269–285. [19](#)
- Minsky, M. (1965). Matter, mind and models. In *Proceedings of the IFIP Congress*, pages 45–49. [12](#)
- Niazi, M. and Hussain, A. (2011). Agent-based computing from multi-agent systems to agent-based models : a visual survey. *Scientometrics*, 89(2) :479–499. [18](#)
- Onstad, D. W. (1988). Population-dynamics theory : The roles of analytical, simulation, and supercomputer models. *Ecological Modelling*, 43(1–2) :111–124. [19](#)
- Quesnel, G. (2006). *Approche formelle et opérationnelle de la multi-modélisation et de la simulation des systèmes complexes*. PhD thesis, Université du Littoral - Côte d'Opale. [15](#)
- Ramat, E. (2006). Introduction à la modélisation et à la simulation à événements discrets. In *Modélisation et simulation multi-agents*, Science informatique et SHS, pages 49–73. Hermes Science & Lavoisier, Londres. [13](#), [15](#)
- Rothenberg, J. (1989). The nature of modeling. In *AI, Simulation & Modeling*, pages 75–92. John Wiley & Sons, Inc., New York, NY, USA. [13](#)
- Sanchez, E. (2008). Quelles relations entre modélisation et investigation scientifique dans l'enseignement des sciences de la terre ? *Éducation et didactique*, 2(2) :95–120. [11](#), [13](#)
- Schneider, S. H. and Dickinson, R. E. (1974). Climate modeling. *Rev. Geophys. Space Phys*, 12(3) :447–493. [13](#)
- Siebert, J. (2011). *Approche multi-agent pour la multi-modélisation et le couplage de simulations. Application à l'étude des influences entre le fonctionnement des réseaux ambiants et le comportement de leurs utilisateurs*. PhD thesis, Université Henri Poincaré, Nancy I. [12](#), [15](#)
- Vangheluwe, H., De Lara, J., and Mosterman, P. J. (2002). An introduction to multi-paradigm modelling and simulation. In *Proceedings of the AIS'2002 conference (AI, Simulation and Planning in High Autonomy Systems)*, pages 9–20, Lisboa, Portugal. [15](#)

- Weisberg, M. (2006). Forty years of 'the strategy' : Levins on model building and idealization. *Biology and Philosophy*, 21(5) :623–645. [19](#)
- Wooldridge, M. (2009). *An introduction to multiagent systems*. John Wiley & Sons, 2nd edition. [18](#)
- Zeigler, B. P., Kim, T. G., and Praehofer, H. (2000). *Theory of Modeling and Simulation*. Academic Press, Inc., Orlando, FL, USA, 2nd edition. [15](#)

Chapitre 2

Models of soil structure, toward a virtual soil ?

Sommaire

2.1 Introduction	25
2.2 Existing models of soil structure : how soil structure is currently computerized	25
2.2.1 Introduction	25
2.2.2 Deductive approach : adapting theory to observations	25
2.2.2.1 Network models	26
2.2.2.2 Fractal based model	28
2.2.2.3 Fuzzy random use	30
2.2.2.4 Geostatistics	31
2.2.2.5 Conclusion	32
2.2.3 Inductive approach : from experimental data to a model of soil structure	32
2.2.3.1 Markov Chain and Markov Chain Monte-Carlo	32
2.2.3.2 Soil as spheres	34
2.2.3.3 Conclusion	35
2.3 Models of structuring processes : examples	35
2.3.1 Modelling loess formation	35
2.3.2 Modelling wetting-drying and freeze-thaw cycles effect on aggregates	36
2.3.3 Modelling earthworm bioturbation	36
2.3.4 Modelling soil tillage	36
2.4 Conclusion - Contribution of soil structure modelling to soil structure study	37
2.5 Références	37

2.1 Introduction

Modelling could be of great interest to overcome the difficulties to study soil structure, its dynamic and to assess the sustainability of farming practices. The field of soil structure modelling is not an orphan field as several models have been building up until now.

Soil as a complex system needs to be simplified to be modelled efficiently. This is why a single model won't be able to answer every question one may have about the soil structure and the properties deriving from it. There are several types of models of soil structure which mainly differ according to their paradigm and formalism. These differences may impose specific conditions and/or assumptions of use which should be known and taken into account before using a model.

Besides, one of the issues of existing models is that they are mostly unable to deal with soil structure dynamics. This dynamics is operated by various structuring agents such as earthworms, tillage implements or rain (Dexter, 1988). An interesting work would be to couple existing models of structuring processes with models of soil structure. But there is a need to assess their compatibility.

This chapter aims at (i) reviewing models of soil structure, their goals, the computer or mathematical tool they use, and their approach to represent soil structure; we will also (ii) make a short overview of existing models of structuring processes.

2.2 Existing models of soil structure : how soil structure is currently computerized

2.2.1 Introduction

In order in order to facilitate the comparison between models, we use the model classification introduced in chapter 1.2.4 and the notion of deductive or inductive approach. In our case, a deductive approach means that the modeller uses a theoretical framework that he fits to observations. On the contrary an inductive approach means that the modeller uses a dataset to build up a model of soil structure. When a modeller uses the inductive approach, he often has a large dataset that he could use to build up its model.

2.2.2 Deductive approach: adapting theory to observations

When a modeller uses the deductive approach, he starts from a conceptual model of soil structure that arises from the paradigm and formalism to which he subscribes, for example the fractal paradigm. The choice of paradigm and formalism is linked with the goals of the model because this choice lead to simplifications and consequently will forbid some uses. For example, it won't be possible to use a network model to assess aggregation as this kind of model does not account for solids. Once the paradigm is chosen, there is a need to calibrate the model with one or more parameters that are measured or calculated on the soil which is to be modelled.

2.2.2.1 Network models

Network models, also called pore-network models, assume that voids in a porous media can be represented by a network of pores of pre-defined shapes that are connected by throats. Pore-network models can be 2- or 3-dimensional. They emerge from the work of Fatt (1956a,b,c) and they have been improved so far, particularly within the framework of petroleum industry to study oil reservoir rocks and three-phases flows (oil, gas, water) during oil extraction. They have been used with various types of porous media such as sandstones (Blunt et al., 2002; Jiang et al., 2012) or soil. Their purpose is first to model porous media in order to simulate liquid flows (Peat et al., 2000; Pereira et al., 1996; Vogel and Roth, 2001). Blunt (2001) reviewed some of their aspects.

In the field of soil study, there are two major network models:

- **Vogel's model**

The first soil network model was published by Vogel and Roth (1998) then completed by Vogel and Roth (2001) (Figure 2.1). It is based on a regular cubic lattice of nodes that can be connected by cylindrical tubes whose radii can vary to represent large to small pores. In the first version of this model, large and small pores were set to 0.4 and 0.04 mm respectively. Among interesting features, vacant valences of nodes can be used to represent very small pores (with their radii equal to 0.01 mm) that remained undetected during image analysis, they called them matrix pores and the soil structure is a torus with an horizontal continuity. One major advantage of this model is that it needs only two routinely measured parameters: pore-size distribution and connectivity. These parameters may be obtained from 2D thin sections (Vogel, 1997) or 3D tomography images (Jiang et al., 2012; Vogel et al., 2010). Pore-size distribution is used to define the size of the various pore-size classes and the probability for a cylinder to belong to one of these classes. Connectivity is used during the network generation in order to calibrate the model. Köhne et al. (2011) showed that the diameter of matrix pores is a sensitive parameter which affects the simulated breakthrough curves of solutes and that they considered that further works would be needed to set this parameter accurately.

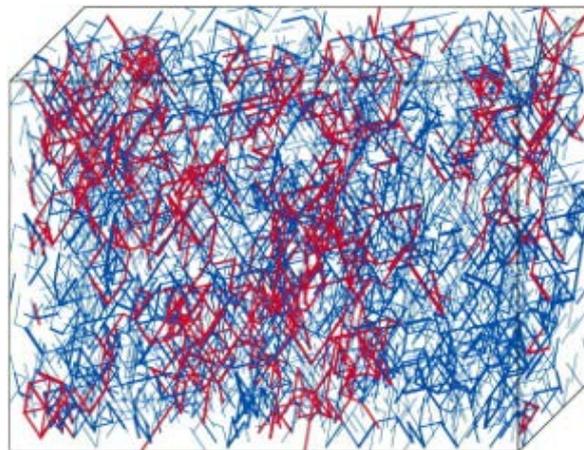


Figure 2.1 – Network model of Vogel et al. (2005) showing air-filled (red) vs. water-filled (blue) pores

This model may be used to simulate water retention curves and hydraulic conductivity by using Young-Laplace and Poiseuille's laws. The predictions of water retention

curves and solute transport were accurate (Köhne et al., 2011; Vogel, 2000; Vogel and Roth, 1998, 2001). Thus this model may be used as a descriptive tool that allows from measured parameters, *i.e.* connectivity and pore-size distribution, to have a better knowledge on soil properties, *e.g.* hydraulic conductivity. This approach seems also sufficient to predict water retention in soil especially when water dynamic is not needed (Vogel et al., 2005). It may also be used as an exploratory tool to assess the effect of pore-size distribution or pore connectivity on these soil properties. For example, Vogel (2000) showed that a pore-size distribution can not be directly derived from a water retention curve. The fact that the model does not need extensive computer power (Vogel et al., 2005) and strange input parameters is unmistakably an advantage.

• Pore-Cor model

Pore-Cor ("Pore-level properties Correlator"), now called PoreXpert, is the other major pore network model in soil science (figure 2.2) and it is still maintained and improved. It was created for sandstones (Matthews and Spearing, 1992; Spearing and Matthews, 1991) and then applied to soils (Johnson et al., 2003; Peat et al., 2000). Pores are represented by cubes of varying size and linked with cylinders of varying radii. Unlike Vogel's model which uses a torus, Pore-cor model uses an infinite array of cells that are themselves divided in $10 \times 10 \times 10$ cubes to suppress boundary effect. The model is also low demanding in input parameters as it only needs the water retention curve. To create the pore-network, the model adjusts cubes' volume and throats' radii using a Boltzmann-annealed algorithm so that the water retention curve and the porosity fit with the input water retention curve.

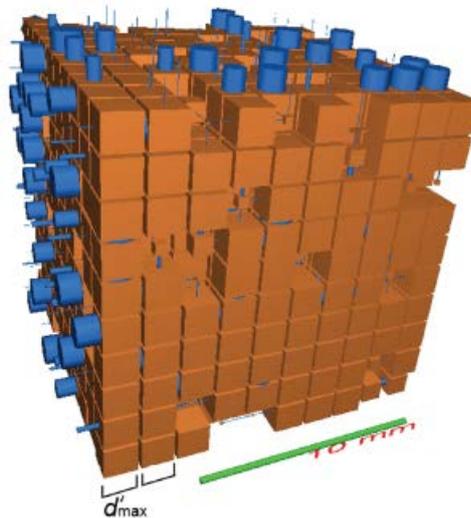


Figure 2.2 – Network model of Laudone et al. (2013) with pores (brown) and throats (blue)

This model has mainly been used as a descriptive tool and noticeably to simulate hydraulic conductivity (Johnson et al., 2003; Peat et al., 2000), impact of roots on soil voids in an initial repacked soil (Holtham et al., 2007), impact of compaction on the pore structure and saturated conductivity (Matthews et al., 2010) or wetting dynamics (Dal Ferro et al., 2012). Using an improved version of the model, with micro- and macro-porosity (Laudone et al., 2013), the effect of soil structure on N_2 and N_2O emissions (Laudone et al., 2011) was assessed as well as the capability of the model to account for differences between conventional tillage and no tillage (Dal Ferro et al., 2014) with encouraging re-

sults. Pore-Cor seems to be a very interesting model as it is still improved and may be used as a predictive tool linking pores with gas emissions.

Advantages

- Network models are able to simulate various soil properties linked with water and gases
- They allow to have a better knowledge on soil functioning from few measured parameters, *i.e.* to be used as descriptive tools

Disadvantages

- Geometrical features of simulated soils can be far from what is observed, especially with Pore-Cor
- A strong simplification of the soil is done as only the pore phase is represented. In particular, these models do not account for non-connected pores
- Soil solid phase is not simulated which severely limits their use with structuring agents that interact with this phase such as earthworms
- They do not account for organic matter location

2.2.2.2 Fractal based model

Fractals were popularized by Mandelbrot with his book “The Fractal Geometry of Nature” (Mandelbrot, 1982). They have a self-similarity or scale invariant property through scales, *i.e.* every structure in a fractal is made of smaller copies of this structure.

In theory one should be able to move infinitely deeper in the fractal structure. However this property is not always relevant and particularly to model soils, this is why several authors prefer the use of prefractals that stop to iterate after a defined number of iterations thus defining a scale lower and upper cut-off. In the field of soil study, the use of prefractals is the most popular and they may be combined with pseudo-fractal models that use of a stochastic process to generate a new pattern for every different scale. Generally, a pattern is defined using observed data, *e.g.* porosity or organic matter content, within this pattern there are some cases (or cubes) in which the pattern, or a new one created the same way, is repeated and so forth until the last iteration is reached (Perrier *et al.*, 1999; Rieu and Sposito, 1991a).

Most soil fractal models are based on a regular grid in 2D or 3D with the exception of Perrier (1994) and Perrier *et al.* (1995) models that use Voronoï tessellations. The use of squared or cubic grids simplifies the calculation of parameters such as the size of a particle at a specific scale.

According to Perrier *et al.* (1999), there are three kinds of fractal models of soil structure:

1. Pore mass fractal: the generator is iterated in pore cases, so at infinity there are only solids (Bird and Dexter, 1997);
2. Solid mass fractal: the generator is iterated in solid cases, so at infinity there are only pores. For example, (Rieu and Sposito, 1991a);

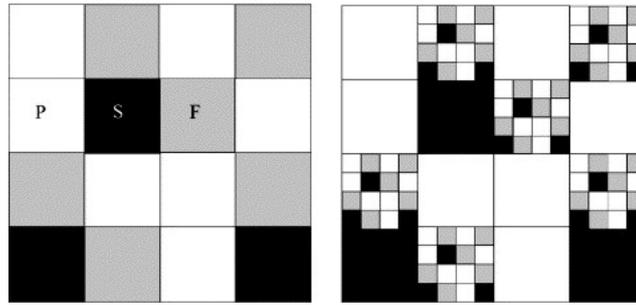


Figure 2.3 – Example of a Pore-Solid Fractal taken from [Perrier and Bird \(2002\)](#)

3. Pore-Solid Fractal: the generator is made of three types of cases: Solid, Pore and Fractals ([Neimark, 1989](#); [Perrier, 1994](#); [Perrier et al., 1999](#)). This approach allows defining a fixed ratio between solids and pores, *i.e.* the porosity, which can be easily measured on a real soil. An example of this type of fractal is shown in figure 2.3

Theoretical developments in the field of fractal models make use of the fractal dimension D which is a geometrical data that corresponds to the way a fractal structure occupies the space. Its calculation, from simulated fractal models, depends on the kind of fractal used. To parametrize a fractal model, it may also be measured on a soil sample through image analysis ([Gibson et al., 2006](#); [Luo and Lin, 2009](#)) or from mass-size distribution, for example see Eq 18 in [Perrier et al. \(1999\)](#) and work of [Ghanbarian and Daigle \(2015\)](#).

The uses and applications of fractal models in soil science were reviewed several times ([Anderson et al., 1998](#); [Pachepsky et al., 2000](#); [Perfect and Kay, 1995](#); [Rieu and Spósito, 1991b](#)). One of their main goals is to simulate soil hydraulic properties such as water retention curve ([Bird and Perrier, 2003](#); [Bird et al., 2000](#); [Ghanbarian-Alavijeh et al., 2011](#); [Giménez et al., 1997](#); [Perrier et al., 1996](#)). Developments to simulate water percolation, water diffusion and soil permeability were done with a 2D ([Bird and Perrier, 2010](#); [Kim et al., 2007](#); [Sukop et al., 2002](#)) or 3D ([Kim et al., 2011](#); [Perrier et al., 2010](#)) fractal. An other major purpose is to assess soil fragmentation ([Perfect, 1997](#)), and to predict, for example, soil fragment mass-size distribution after tillage operations ([Perfect et al., 2002](#)).

The pore-solid fractal model of [Perrier et al. \(1999\)](#) is one of the most used. There has been theoretical developments to simulate soil water retention curve ([Bird and Perrier, 2003](#); [Bird et al., 2000](#)) but with results that do not always fit reality ([Huang and Zhang, 2005](#); [Wang et al., 2005](#)). Development were also done to interpret soil fragmentation with the use of a fragmentation dimension ([Perrier and Bird, 2002](#)). An other interesting approach was to couple this model to an earthworm agent-based model ([Blanchart et al., 2009](#); [Marilleau et al., 2008](#)). The fractal model was used as the initial soil structure in which endogeic earthworms burrowed and made casts.

As said previously, fractal models are based on the strong assumption that the distribution of particles' size in soil follows a power-law which is not always the case ([Crawford et al., 1997](#); [Figueira et al., 2006](#)). Consequently soil scientists must check if they can apply a fractal model on a specific soil ([Pachepsky et al., 2006](#)). However, checking that a soil is fractal is not obvious and it was shown that it is too easy to demonstrate that a soil has a fractal structure based on image analysis ([Bird et al., 2006](#)).

Fractal is one of the main techniques to model soil structure and we shown that there are two types of applications: (*i*) they can be used to simulate various soil properties and processes based on mathematical developments; (*ii*) they can be used as an

environment for a structuring process, e.g. earthworms (Blanchart et al., 2009; Marilleau et al., 2008). In that last case, fractal is a way to build up a computerized soil structure which will then be altered by a structuring process. However, once the structure has been altered, the virtual soil is no longer fully a fractal.

Advantages

- Fractals have been used successfully to simulate soil hydraulic properties
- They have been coupled with a model of earthworm simulation to provide an initial soil structure
- One can infinitely go deeper in the soil structure with a limited memory cost

Disadvantages

- To demonstrate that a soil is fractal is difficult
- Once a fractal based soil structure was altered by a structuring process, it loses its fractal property and thus above-mentioned advantages

2.2.2.3 Fuzzy random use

In soil science, fuzzy set theory is mainly used to classify soils or to produce soil maps (Burrough, 1989; McBratney and Odeh, 1997) but it has only been used once to simulate soil structure (Moran and McBratney, 1997), an example is shown figure 2.4. To build up a soil structure, Moran and McBratney (1997) first build a completely random 2D image by sampling each pixel within a distribution law (*i.e.* uniform, Gaussian, logarithmic or Beta distribution). Each pixel has a value in the range [0 ; 1]. Pixels are further swapped to build an aggregated soil structure. To do so, “parent” pixels are defined as well as their region of influence; then a pixel in this region and one outside are picked up and are swapped according to an aggregation rule *e.g.* with the pore aggregation rule: the pixel whose value is farthest from pore value is swapped outside the region of influence, the one with the closest value at the parent’s location. This model can be deeply parametrized and authors assume that it is able, by specific parametrization, to simulate a various structures such as cracks or biostructures. However, it would be relevant to compare simulated soil structures with real soil structures to assess the model accuracy.

Advantages

- The model could be easily coupled with structuring agents as the output is a raw image with both pores and solids

Disadvantages

- The model is still in 2D and no longer improved
- It does not account for OM content and location

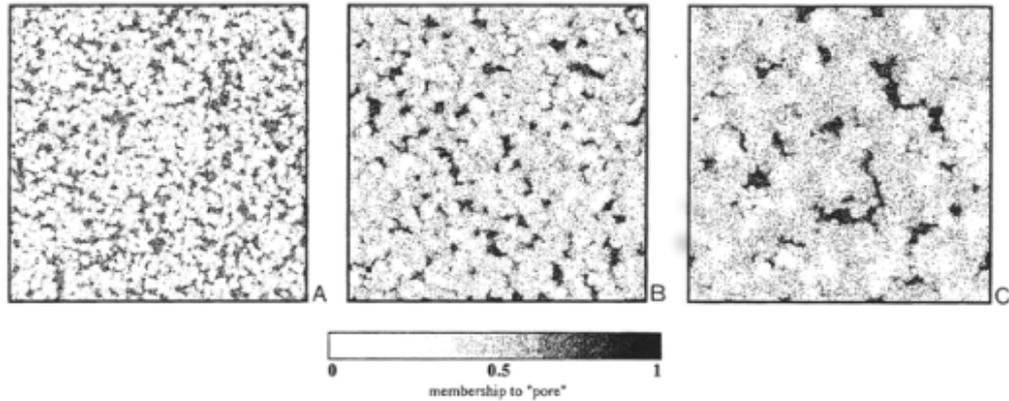


Figure 2.4 – Example of a 2D soil structure generated using fuzzy randomness (Moran and McBratney, 1997)

2.2.2.4 Geostatistics

Vogel et al. (2006) proposed a multi-scales approach to simulate soil structure. The principle of their model is to define several soil horizons based on observations or based on expert knowledge. In their article, there are four horizons (A1, A2, B and C) from tilled horizons to the altered one. Then, within some horizons (A1 and B), they implicitly account for soil structure through its impact on hydraulic properties. In this first version, they coupled their virtual soil structure with models of earthworm burrows and they simulated water flow and dye tracer distribution. The same approach was used in 2D and 1D without earthworm's burrows but with tillage-induced features, e.g. wheel track compaction or plow pan. They used this model to assess, *in silico*, the effect of tillage on water fluxes at the atmospheric and subsoil boundaries (Schlüter et al., 2012). An example is shown in figure 2.5

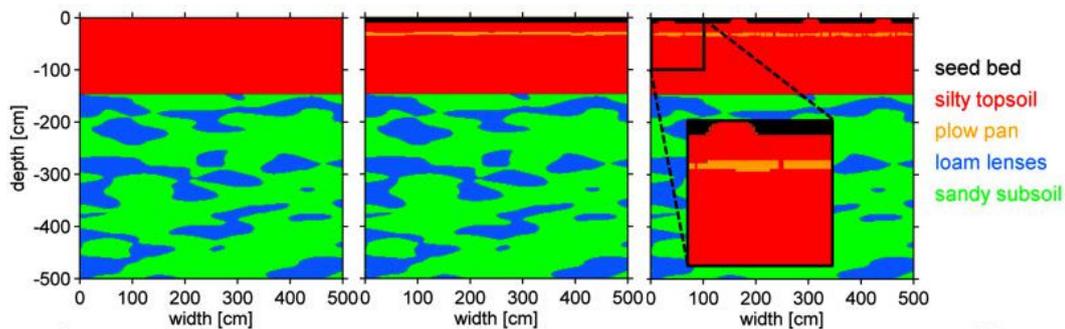


Figure 2.5 – Example of a 2D virtual soil structure with the distribution of various materials (Schelle et al., 2013)

Advantages

- The model allows to simulate a whole soil column with various features such as a plough pan
- It may be used to simulate hydraulic properties

Disadvantages

- Most developments are in 2D/1D

2.2.2.5 Conclusion

The deductive approach starts with a theoretical representation of soil structure which is then adjusted using a measured parameter, *e.g.* porosity, aggregate-size distribution, pore-size distribution, tortuosity. These models need to bring additional information than the ones provided by input parameters to be useful: *e.g.* water retention curve from connectivity and pore-size distribution (Vogel and Roth, 1998, 2001).

2.2.3 Inductive approach: from experimental data to a model of soil structure**2.2.3.1 Markov Chain and Markov Chain Monte-Carlo**

Markov chains were first introduced by Markov in 1906 and tally with a stochastic process whose variables take values at discrete time (t) and in a specific state space (S). This process also has the Markov property which means that the probability distribution at $t + 1$ does not depend on state at t , in other words it is a memoryless process. Moreover, a process is named k^{th} order Markov chain if its value at t depends on the k last values.

In soil science, only several-order Markov chains are used which is a way to account for spatially correlated structures. The soil structure is modelled by a set of conditional probabilities with precursors whose length corresponds to the order of the Markov chain.

- **Dexter's model (1976)**

To our knowledge, the first use of a Markov chain to build up a virtual soil structure was with work of Dexter (1976). He measured, on sections of impregnated soils, the presence or absence of an aggregate along a line every millimetre thus getting a string of 0's and 1's for respectively a pore or an aggregate. He then used a 4^{th} order Markov chain as it was shown to be a good compromise to account for soil heterogeneity and scale correlation. So sixteen transition probabilities were calculated.

Sets of probabilities were used to describe and compare the structure of various soils (Dexter, 1976; Hewitt and Dexter, 1981) and to generate virtual soil structures in 1D as strings of 0's and 1's (Dexter, 1976). These virtual soil structures were used to simulate root growth (Dexter and Hewitt, 1978; Hewitt and Dexter, 1979). The model was also used

as a predictive tool to assess the effect of both aggregate strength and aggregate size on root growth and nutrient uptake of several crop species.

Advantages

- The model was coupled with a root growth simulator
- It uses an explicit soil structure

Disadvantages

- The model is still in 1D and no longer improved
- It does not account for OM location

• Wu's (2004) model

An other interesting approach was proposed by [Wu et al. \(2004\)](#) who used Markov Chain Monte Carlo (MCMC) to simulate a 2D soil structure. They assumed that soil structure is spatially correlated and that a 5th order Markov Chain can catch this spatial correlation. Their state space (S) was $S = (0 ; 1)$, respectively pore and solid, thus resulting in a binary picture. The authors calculated the complete set of conditional probabilities: $2^{(\text{states})^{5(\text{neighbours})}} = 64$ conditional probabilities from 2-D thin sections of impregnated soils. The algorithm was shown to be sufficient to reproduce the anisotropic structure of a soil. Then [Wu et al. \(2006\)](#) and [Wu and Zhang \(2011\)](#) extended their 2D algorithm to a 3D one using three orthogonal thin sections to calculate sets of conditional probabilities. The 3D version of their algorithm is very interesting as it allows to avoid the use of X-ray tomography to get a 3D images of soil, an example is shown in figure 2.6. The state space S may easily be extended, for example [Wu and Zhang \(2011\)](#) added a spatial distribution of bacteria to their algorithm using thin sections ([Nunan et al., 2003](#)). In this new version, there are five states for pores, solids, 1-bacterium, 2-4 bacteria and more than 4 bacteria. In the same way, it would be interesting to account for organic matter distribution and linked this distribution with bacteria or fungi ones.

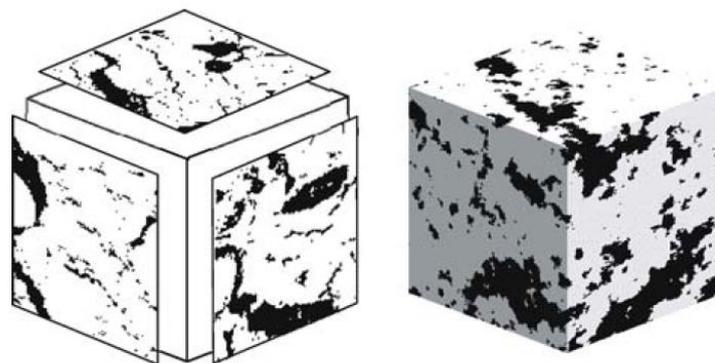


Figure 2.6 – Example of images reconstructed from three 2D thin sections using Markov chains ([Wu et al., 2006](#))

Advantages

- The model may account for solid particles, pores and bacteria's position
- It uses 2D images to get a 3D simulated volume

Disadvantages

- It could be outdated thanks to the increasing use of X-ray computed tomography

2.2.3.2 Soil as spheres

Glasbey et al. (1991) used a 3D random boolean process to simulate a soil structure (figure 2.7). They modelled a 1 mm side cube by randomly positioning spheres of varying radii in their 3D space. These spheres were the soil matrix and so the volume between spheres was the pore volume. In order to calibrate their model, they used 2D thin sections on which they calculated pore-hitting probabilities of disc of varying size. They used simulated soil structures to measure pore connectivity in 3D and showed large differences with measurements on 2D thin sections. It is a very interesting result that suggests that not all pore features can be catch in 2D. Among the uses of this model, it should be noted that it was used to assess the space that can be reached by protozoa (**Glasbey et al., 1991**), to simulate gas diffusion (**Horgan and Ball, 1994**), drying or wetting effect on air-filled pore space (**Horgan and Ball, 2005**) or to simulate bacteria leaching (**Horgan et al., 2007**). To conclude this model has been successfully used as a descriptive model to simulate various soil properties.

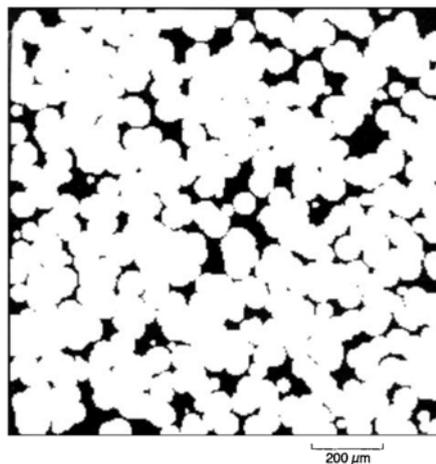


Figure 2.7 – Cross-section of a 3D soil structure simulated by boolean spheres (**Glasbey et al., 1991**). Spheres are 39 micrometers

Advantages

- The simulated soil structure is in 3D
- It was used to simulate various functional properties

Disadvantages

- The model does not account for OM location

2.2.3.3 Conclusion

The inductive approach heavily uses experimental data to provide a simulated soil structure. Among the available models, inductive models are the most well-designed to be coupled with structuring processes.

2.3 Models of structuring processes : examples

In the sections below, we will discuss of some available models that build a soil structure through the action of one process. These models are based on the description of a process which can be either a deterministic or a stochastic description. There are plenty of structuring processes (Bronick and Lal, 2005):

- pedogenesis processes;
- climatic structuring processes, due to wetting-drying cycles (Pires et al., 2005, 2007), freeze-thaw cycles (Sillanpää and Webber, 1961) or due to the rain impact (Moss, 1991);
- biological processes (Lee and Foster, 1991; Lobry de Bruyn and Conacher, 1990) mainly linked with the activity of earthworms, termites, ants or plants;
- anthropogenic processes such as soil tillage (Chapter 5).

While the above-mentioned processes are well known and studied, they are seldom modelled. One of the reasons is that experiments predominantly aim at describing the effect of processes on soil properties without describing processes themselves. Consequently, the knowledge about their inner mechanisms is often incomplete (or too scattered) which makes their modelling difficult. There are also other difficulties, besides the ones related to soil structure study, such as the need to take care of the interactions between processes, especially in natural conditions.

2.3.1 Modelling loess formation

Dibben et al. (1998) simulated a 2D loess¹ soil structure by dropping geometrical particles into a 2D grid. The column in which is dropped every particle was selected using a pseudo-random numbers generator. So particles overlapped more or less leading to a structure full of holes. To conclude, authors used their model as a prospective tool to

1. a type of soil made by wind deposition of particles of quartz bounded by clays and carbonates

assess the effect of the size and shape of particles on void ratio. They showed that simulated soil structure matched some real ones. This model was used to simulate sediment deposition in a lake (Smalley et al., 2005).

2.3.2 Modelling wetting-drying and freeze-thaw cycles effect on aggregates

Or (1996) and Ghezzehei and Or (2000) developed a model of soil subsurface aggregate coalescence due to wetting and drying cycles. These cycles can lead to an increase in soil bulk density. The authors simplified soil aggregates into pseudo-spheres. They assumed that soil particles move from aggregate caps to the contact zone between two aggregates which leads to an energy dissipation and the welding of soil aggregates. A set of theoretical equations is provided and can be adapted to various soil types. A complete review of this model was done by Or and Ghezzehei (2002).

2.3.3 Modelling earthworm bioturbation

There are two main models to simulate earthworm bioturbation activity which are both based on a multi-agents system:

- Bastardie et al. (2002) built a model that simulates the burrowing activity of anecic and endogeic earthworms. The model is based on probabilities derived from studies of earthworm burrowing activity such as Bastardie et al. (2003); Capowiez et al. (2001a,b) or Bastardie et al. (2005). It accounts for the effect of organic matter on earthworms burrowing and can be extended to other species (Bastardie, 2004). This model was a first approach to simulate burrowing activity of earthworms however it lacks an explicit soil structure that the virtual earthworm could alter and conversely;
- the second model combines a model of soil structure with a multi-agents system (Blanchart et al., 2009; Marilleau et al., 2008) which is an improvement over previous model. It first builds up a virtual soil structure, based on a fractal model. Then virtual endogeic earthworms alter soil structure by ingestion-egestion of soil. They also consume soil organic matter which content in the virtual soil gradually reduces. The model explicitly takes into account soil texture and organic matter availability and location.

2.3.4 Modelling soil tillage

Soil tillage is a major process that alters the structure of cultivated soils (chapter 2) but to our knowledge only the model SISOL (Roger-Estrade et al., 2000, 2004) allows to predict explicitly soil structure after tillage. The model aims at simulating the evolution of Δ clods. Various farming practices may be taken into account according to the kind of equipment that is used (wheels width, pressure), tillage frequency and type or climate. In this model, soil structure is represented as a 2D lattice of pixels of 1 cm side. These pixels are either Δ clods or not. The model is based on empirical equations obtained on a loamy soil.

2.4 Conclusion - Contribution of soil structure modelling to soil structure study

Modelling is one of the activities of scientists and the field of soil structure study is not an exception to the rule. Indeed there have been several models since the 70's, and the first model of soil structure that is listed: they may be in 1D (e.g. (Dexter, 1976)), in 2D (e.g. (Schlüter et al., 2012)) or in 3D (e.g. (Perrier et al., 1999)). They may be continuous (Schlüter et al., 2012) but are mainly not. They may be based on experimental data (Wu et al., 2004) or on few measured parameters (Peat et al., 2000)). But most of these models are dedicated to predict some hydraulic properties such as soil water content or hydraulic conductivity. These functional properties are undoubtedly important when dealing with soil structure but there are others that were not paid that much interest. For example, whereas CO₂ is recognized as a major global warming gas and that soil could help in mitigating global warming by trapping this gas (Paustian et al., 1997), to our knowledge, there has not been any model that links CO₂ emissions with an explicit soil structure. Based on existing models of gas diffusion and emission there could be advances in this field.

Models of soil structure are seldom dynamics. One way to get them dynamics is to couple them with models of structuring agents as was done with earthworms (Blanchart et al., 2009; Marilleau et al., 2008). This needs to be explored.

To conclude Addiscott (1993) stated more than 20 years ago that modelling soil structure was challenging, this is still the case but we expect that the improvement in scientific knowledges and the rise in computer power will be helpful to model soil structure in the next few years.

2.5 Références

- Addiscott, T. (1993). Simulation modelling and soil behaviour. *Geoderma*, 60(1–4):15–40. 37
- Anderson, A. N., McBratney, A., and Crawford, J. W. (1998). Applications of fractals to soil studies. In *Advances in Agronomy*, volume 63, pages 1–76. 29
- Bastardie, F. (2004). *Description et modélisation des comportements et des réseaux de galeries lombriciens : vers une typologie fonctionnelle des lombriciens*. PhD thesis, Université Rennes 1. 36
- Bastardie, F., Cannavacciuolo, M., Capowiez, Y., de Dreuzy, J.-R., Bellido, A., and Cluzeau, D. (2002). A new simulation for modelling the topology of earthworm burrow systems and their effects on macropore flow in experimental soils. *Biology and Fertility of Soils*, 36(2):161–169. 36
- Bastardie, F., Capowiez, Y., de Dreuzy, J.-R., and Cluzeau, D. (2003). X-ray tomographic and hydraulic characterization of burrowing by three earthworm species in repacked soil cores. *Applied Soil Ecology*, 24(1):3–16. 36
- Bastardie, F., Capowiez, Y., Renault, P., and Cluzeau, D. (2005). A radio-labelled study of earthworm behaviour in artificial soil cores in term of ecological types. *Biology and Fertility of Soils*, 41(5):320–327. 36

- Bird, N. R. A. and Dexter, A. R. (1997). Simulation of soil water retention using random fractal networks. *European Journal of Soil Science*, 48(4):633–641. [28](#)
- Bird, N. R. A., Díaz, M. C., Saa, A., and Tarquis, A. M. (2006). Fractal and multifractal analysis of pore-scale images of soil. *Journal of Hydrology*, 322(1-4):211–219. [29](#)
- Bird, N. R. A. and Perrier, E. (2003). The pore–solid fractal model of soil density scaling. *European Journal of Soil Science*, 54(3):467–476. [29](#)
- Bird, N. R. A. and Perrier, E. (2010). Multiscale percolation properties of a fractal pore network. *Geoderma*, 160(1):105–110. [29](#)
- Bird, N. R. A., Perrier, E., and Rieu, M. (2000). The water retention function for a model of soil structure with pore and solid fractal distributions. *European Journal of Soil Science*, 51(1):55–63. [29](#)
- Blanchart, E., Marilleau, N., Chotte, J.-L., Drogoul, A., Perrier, E., and Cambier, C. (2009). SWORM: an agent-based model to simulate the effect of earthworms on soil structure. *European Journal of Soil Science*, 60(1):13–21. [29](#), [30](#), [36](#), [37](#)
- Blunt, M. J. (2001). Flow in porous media — pore-network models and multiphase flow. *Current Opinion in Colloid & Interface Science*, 6(3):197–207. [26](#)
- Blunt, M. J., Jackson, M. D., Piri, M., and Valvatne, P. H. (2002). Detailed physics, predictive capabilities and macroscopic consequences for pore-network models of multiphase flow. *Advances in Water Resources*, 25(8–12):1069–1089. [26](#)
- Bronick, C. and Lal, R. (2005). Soil structure and management: a review. *Geoderma*, 124(1-2):3–22. [35](#)
- Burrough, P. A. (1989). Fuzzy mathematical methods for soil survey and land evaluation. *Journal of Soil Science*, 40(3):477–492. [30](#)
- Capowiez, Y., Monestiez, P., and Belzunces, L. (2001a). Burrow systems made by *Aporrectodea nocturna* and *Allolobophora chlorotica* in artificial cores: morphological differences and effects of interspecific interactions. *Applied Soil Ecology*, 16(2):109–120. [36](#)
- Capowiez, Y., Renault, P., and Belzunces, L. (2001b). Three-dimensional trajectories of ⁶⁰Co-labelled earthworms in artificial cores of soil. *European Journal of Soil Science*, 52(3):365–375. [36](#)
- Crawford, J. W., Verrall, S., and Young, I. M. (1997). The origin and loss of fractal scaling in simulated soil aggregates. *European journal of soil science*, 48(4):643–650. [29](#)
- Dal Ferro, N., Berti, A., Francioso, O., Ferrari, E., Matthews, G. P., and Morari, F. (2012). Investigating the effects of wettability and pore size distribution on aggregate stability: the role of soil organic matter and the humic fraction. *European Journal of Soil Science*, 63(2):152–164. [27](#)
- Dal Ferro, N., Sartori, L., Simonetti, G., Berti, A., and Morari, F. (2014). Soil macro- and microstructure as affected by different tillage systems and their effects on maize root growth. *Soil and Tillage Research*, 140(0):55–65. [27](#)

- Dexter, A. (1976). Internal structure of tilled soil. *Journal of Soil Science*, 27(3):267–278. [32, 37](#)
- Dexter, A. (1988). Advances in characterization of soil structure. *Soil and Tillage Research*, 11(3–4):199–238. [25](#)
- Dexter, A. R. and Hewitt, J. S. (1978). The deflection of plant roots. *Journal of Agricultural Engineering Research*, 23:17–22. [32](#)
- Dibben, S. C., Jefferson, I. F., and Smalley, I. J. (1998). The “loughborough loess” monte carlo model of soil structure. *Computers & Geosciences*, 24(4):345–352. [35](#)
- Fatt, I. (1956a). The network model of porous media i. capillary pressure characteristics. *Transactions of the American Institute of Mining and Metallurgical Engineers*, 207(7):144–159. [26](#)
- Fatt, I. (1956b). The network model of porous media II. dynamic properties of a single size tube network. *Transactions of the American Institute of Mining and Metallurgical Engineers*, 207(7):160–163. [26](#)
- Fatt, I. (1956c). The network model of porous media III. dynamic properties of networks with tube radius distribution. *Transactions of the American Institute of Mining and Metallurgical Engineers*, 207(7):164–181. [26](#)
- Filgueira, R. R., Fournier, L. L., Cerisola, C. I., Gelati, P., and García, M. G. (2006). Particle-size distribution in soils: A critical study of the fractal model validation. *Geoderma*, 134(3-4):327–334. [29](#)
- Ghanbarian, B. and Daigle, H. (2015). Fractal dimension of soil fragment mass-size distribution: A critical analysis. *Geoderma*, 245–246(0):98–103. [29](#)
- Ghanbarian-Alavijeh, B., Millán, H., and Huang, G. (2011). A review of fractal, prefractal and pore-solid-fractal models for parameterizing the soil water retention curve. *Canadian Journal of Soil Science*, 91(1):1–14. [29](#)
- Ghezzehei, T. A. and Or, D. (2000). Dynamics of soil aggregate coalescence governed by capillary and rheological processes. *Water Resources Research*, 36(2):367–379. [36](#)
- Gibson, J. R., Lin, H., and Bruns, M. A. (2006). A comparison of fractal analytical methods on 2- and 3-dimensional computed tomographic scans of soil aggregates. *Geoderma*, 134(3–4):335–348. [29](#)
- Giménez, D., Perfect, E., Rawls, W., and Pachepsky, Y. (1997). Fractal models for predicting soil hydraulic properties: a review. *Engineering Geology*, 48(3–4):161–183. [29](#)
- Glasbey, C. A., Horgan, G. W., and Darbyshire, J. F. (1991). Image analysis and three-dimensional modelling of pores in soil aggregates. *Journal of Soil Science*, 42(3):479–486. [v, 34](#)
- Hewitt, J. S. and Dexter, A. R. (1979). An improved model of root growth in structured soil. *Plant and Soil*, 52(3):325–343. [32](#)
- Hewitt, J. S. and Dexter, A. R. (1981). Measurement and comparison of soil structures. *Applied Mathematical Modelling*, 5(1):2–12. [32](#)

- Holtham, D. A., Matthews, G. P., and Scholefield, D. S. (2007). Measurement and simulation of void structure and hydraulic changes caused by root-induced soil structuring under white clover compared to ryegrass. *Geoderma*, 142(1-2):142–151. 27
- Horgan, G. W. and Ball, B. (1994). Simulating diffusion in a boolean model of soil pores. *European Journal of Soil Science*, 45(4):483–491. 34
- Horgan, G. W. and Ball, B. C. (2005). Modelling the effect of water distribution and hysteresis on air-filled pore space. *European Journal of Soil Science*, 56(5):647–654. 34
- Horgan, G. W., Molchanov, I., Shcherbakov, V., and Zuyev, S. (2007). Approximate models for bacteria leaching through porous media. *Applied Mathematics and Computation*, 188(2):1941–1954. 34
- Huang, G. and Zhang, R. (2005). Evaluation of soil water retention curve with the pore–solid fractal model. *Geoderma*, 127(1–2):52–61. 29
- Jiang, Z., van Dijke, M. I. J., Wu, K., Couples, G. D., Sorbie, K. S., and Ma, J. (2012). Stochastic pore network generation from 3D rock images. *Transport in Porous Media*, 94(2):571–593. 26
- Johnson, A., Roy, I. M., Matthews, G. P., and Patel, D. (2003). An improved simulation of void structure, water retention and hydraulic conductivity in soil with the pore-cor three-dimensional network. *European journal of soil science*, 54(3):477–490. 27
- Kim, J.-W., Perfect, E., and Choi, H. (2007). Anomalous diffusion in two-dimensional euclidean and prefractal geometrical models of heterogeneous porous media. *Water Resources Research*, 43(1):n/a–n/a. 29
- Kim, J.-W., Sukop, M. C., Perfect, E., Pachepsky, Y. A., and Choi, H. (2011). Geometric and hydrodynamic characteristics of three-dimensional saturated prefractal porous media determined with lattice boltzmann modeling. *Transport in Porous Media*, 90(3):831–846. 29
- Köhne, J. M., Schlüter, S., and Vogel, H.-J. (2011). Predicting solute transport in structured soil using pore network models. *Vadose Zone Journal*, 10(3):1082–1096. 26, 27
- Laudone, G., Matthews, G., Bird, N., Whalley, W., Cardenas, L., and Gregory, A. (2011). A model to predict the effects of soil structure on denitrification and N₂O emission. *Journal of Hydrology*, 409(1-2):283–290. 27
- Laudone, G. M., Matthews, G. P., Gregory, A. S., Bird, N. R. A., and Whalley, W. R. (2013). A dual-porous, inverse model of water retention to study biological and hydrological interactions in soil. *European Journal of Soil Science*, 64(3):345–356. v, 27
- Lee, K. E. and Foster, R. C. (1991). Soil fauna and soil structure. *Soil Research*, 29(6):745–775. 35
- Lobry de Bruyn, L. A. and Conacher, A. J. (1990). The role of termites and ants in soil modification - a review. *Soil Research*, 28(1):55–93. 35
- Luo, L. and Lin, H. (2009). Lacunarity and fractal analyses of soil macropores and preferential transport using micro-x-ray computed tomography. *Vadose Zone Journal*, 8(1):233. 29

- Mandelbrot, B. B. (1982). *The Fractal Geometry of Nature*. W.H.Freeman & Co Ltd, New York. 28
- Marilleau, N., Cambier, C., Drogoul, A., Chotte, J.-L., Perrier, E., and Blanchart, E. (2008). Multiscale MAS modelling to simulate the soil environment: Application to soil ecology. *Simulation Modelling Practice and Theory*, 16(7):736–745. 29, 30, 36, 37
- Matthews, G. P., Laudone, G. M., Gregory, A. S., Bird, N. R. A., de G. Matthews, A. G., and Whalley, W. R. (2010). Measurement and simulation of the effect of compaction on the pore structure and saturated hydraulic conductivity of grassland and arable soil. *Water Resources Research*, 46(5). 27
- Matthews, G. P. and Spearing, M. C. (1992). Measurement and modelling of diffusion, porosity and other pore level characteristics of sandstones. *Marine and Petroleum Geology*, 9(2):146 – 154. 27
- McBratney, A. and Odeh, I. O. (1997). Application of fuzzy sets in soil science: fuzzy logic, fuzzy measurements and fuzzy decisions. *Geoderma*, 77(2–4):85–113. 30
- Moran, C. J. and McBratney, A. B. (1997). A two-dimensional fuzzy random model of soil pore structure. *Mathematical geology*, 29(6):755–777. v, 30, 31
- Moss, A. J. (1991). Rain impact soil crust. i. formation on a granite derived soil. *Soil Research*, 29(2):271–289. 35
- Neimark, A. V. (1989). Multiscale percolation systems. *Sov. Phys.-JETP*, 69:786–791. 29
- Nunan, N., Wu, K., Young, I. M., Crawford, J. W., and Ritz, K. (2003). Spatial distribution of bacterial communities and their relationships with the micro-architecture of soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 44(2):203–215. 33
- Or, D. (1996). Wetting-induced soil structural changes: The theory of liquid phase sintering. *Water Resources Research*, 32(10):3041–3049. 36
- Or, D. and Ghezzehei, T. A. (2002). Modeling post-tillage soil structural dynamics: a review. *Soil and Tillage Research*, 64(1):41–59. 36
- Pachepsky, Y., Crawford, J., and Rawls, W., editors (2000). *Fractals in soil science*, volume 27 of *Developments in Soil Science*. Elsevier, Amsterdam. 29
- Pachepsky, Y., Perfect, E., and Martín, M. (2006). Fractal geometry applied to soil and related hierarchical systems. *Geoderma*, 134(3-4):237–239. 29
- Paustian, K., Andrén, O., Janzen, H. H., Lal, R., Smith, P., Tian, G., Tiessen, H., Van Noordwijk, M., and Woormer, P. L. (1997). Agricultural soils as a sink to mitigate CO₂ emissions. *Soil Use and Management*, 13:230–244. 37
- Peat, D. M. W., Matthews, G. P., Worsfold, P. J., and Jarvis, S. C. (2000). Simulation of water retention and hydraulic conductivity in soil using a three-dimensional network. *European Journal of Soil Science*, 51(1):65–79. 26, 27, 37
- Pereira, G., Pinczewski, W., Chan, D., Paterson, L., and Øren, P. (1996). Pore-scale network model for drainage-dominated three-phase flow in porous media. *Transport in Porous Media*, 24(2):167–201. 26

- Perfect, E. (1997). Fractal models for the fragmentation of rocks and soils: a review. *Engineering Geology*, 48(3–4):185–198. [29](#)
- Perfect, E., Diaz-Zorita, M., and Grove, J. H. (2002). A prefractal model for predicting soil fragment mass-size distributions. *Soil and Tillage Research*, 64(1):79–90. [29](#)
- Perfect, E. and Kay, B. D. (1995). Applications of fractals in soil and tillage research: a review. *Soil and Tillage Research*, 36(1–2):1 – 20. [29](#)
- Perrier, E. (1994). *Structure géométrique et fonctionnement hydrique des sols, Simulations exploratoires*. PhD thesis, Université Paris VI, Paris. [28](#), [29](#)
- Perrier, E., Bird, N., and Rieu, M. (1999). Generalizing the fractal model of soil structure: The pore–solid fractal approach. *Geoderma*, 88(3):137–164. [28](#), [29](#), [37](#)
- Perrier, E. and Bird, N. R. A. (2002). Modelling soil fragmentation: the pore solid fractal approach. *Soil and Tillage Research*, 64(1):91–99. [v](#), [29](#)
- Perrier, E., Bird, N. R. A., and Rieutord, T. B. (2010). Percolation properties of 3-d multi-scale pore networks: how connectivity controls soil filtration processes. *Biogeosciences*, 7(10):3177–3186. [29](#)
- Perrier, E., Mullon, C., Rieu, M., and de Marsily, G. (1995). Computer construction of fractal soil structures: Simulation of their hydraulic and shrinkage properties. *Water Resources Research*, 31(12):2927–2943. [28](#)
- Perrier, E., Rieu, M., Sposito, G., and de Marsily, G. (1996). Models of the water retention curve for soils with a fractal pore size distribution. *Water Resources Research*, 32(10):3025–3031. [29](#)
- Pires, L. F., Bacchi, O. O., and Reichardt, K. (2005). Gamma ray computed tomography to evaluate wetting/drying soil structure changes. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B: Beam Interactions with Materials and Atoms*, 229(3–4):443–456. [35](#)
- Pires, L. F., Bacchi, O. O., and Reichardt, K. (2007). Assessment of soil structure repair due to wetting and drying cycles through 2D tomographic image analysis. *Soil and Tillage Research*, 94(2):537–545. [35](#)
- Rieu, M. and Sposito, G. (1991a). Fractal fragmentation, soil porosity, and soil water properties: I. theory. *Soil Science Society of America Journal*, 55(5):1231–1238. [28](#)
- Rieu, M. and Sposito, G. (1991b). Fractal fragmentation, soil porosity, and soil water properties: II. applications. *Soil Science Society of America Journal*, 55(5):1239–1244. [29](#)
- Roger-Estrade, J., Richard, G., Boizard, H., Boiffin, J., Caneill, J., and Manichon, H. (2000). Modelling structural changes in tilled topsoil over time as a function of cropping systems. *European Journal of Soil Science*, 51(3):455–474. [36](#)
- Roger-Estrade, J., Richard, G., Caneill, J., Boizard, H., Coquet, Y., Defosse, P., and Manichon, H. (2004). Morphological characterisation of soil structure in tilled fields: from a diagnosis method to the modelling of structural changes over time. *Soil and Tillage Research*, 79(1):33–49. [36](#)

- Schelle, H., Durner, W., Schlüter, S., Vogel, H.-J., and Vanderborght, J. (2013). Virtual soils: Moisture measurements and their interpretation by inverse modeling. *Vadose Zone Journal*, 12(3). v, 31
- Schlüter, S., Vogel, H.-J., Ippisch, O., Bastian, P., Roth, K., Schelle, H., Durner, W., Kasteel, R., and Vanderborght, J. (2012). Virtual soils: Assessment of the effects of soil structure on the hydraulic behavior of cultivated soils. *Vadose Zone Journal*, 11(4):0. 31, 37
- Sillanpää, M. and Webber, L. R. (1961). The effect of freezing-thawing and wetting-drying cycles on soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 41(2):182–187. 35
- Smalley, I., Kumar, R., O'Hara Dhand, K., Jefferson, I., and Evans, R. (2005). The formation of silt material for terrestrial sediments: Particularly loess and dust. *Sedimentary Geology*, 179(3-4):321–328. 36
- Spearing, M. and Matthews, G. (1991). Modelling characteristic properties of sandstones. *Transport in Porous Media*, 6(1):71–90. 27
- Sukop, M., van Dijk, G.-J., Perfect, E., and van Loon, W. (2002). Percolation thresholds in 2-dimensional prefractal models of porous media. *Transport in Porous Media*, 48(2):187–208. 29
- Vogel, H.-J. (1997). Morphological determination of pore connectivity as a function of pore size using serial sections. *European Journal of Soil Science*, 48(3):365–377. 26
- Vogel, H.-J. (2000). A numerical experiment on pore size, pore connectivity, water retention, permeability, and solute transport using network models. *European Journal of Soil Science*, 51(1):99–105. 27
- Vogel, H.-J., Cousin, I., Ippisch, O., and Bastian, P. (2006). The dominant role of structure for solute transport in soil: experimental evidence and modelling of structure and transport in a field experiment. *Hydrology and Earth System Sciences*, 10(4):495–506. 31
- Vogel, H.-J. and Roth, K. (1998). A new approach for determining effective soil hydraulic functions. *European Journal of Soil Science*, 49(4):547–556. 26, 27, 32
- Vogel, H.-J. and Roth, K. (2001). Quantitative morphology and network representation of soil pore structure. *Advances in Water Resources*, 24(3–4):233 – 242. 26, 27, 32
- Vogel, H.-J., Tölke, J., Schulz, V. P., Krafczyk, M., and Roth, K. (2005). Comparison of a lattice-boltzmann model, a full-morphology model, and a pore network model for determining capillary pressure–saturation relationships. *Vadose Zone Journal*, 4(2):380. v, 26, 27
- Vogel, H.-J., Weller, U., and Schlüter, S. (2010). Quantification of soil structure based on minkowski functions. *Computers & Geosciences*, 36(10):1236–1245. 26
- Wang, K., Zhang, R., and Wang, F. (2005). Testing the pore-solid fractal model for the soil water retention function. *Soil Science Society of America Journal*, 69(3):776–782. 29
- Wu, K., Nunan, N., Crawford, J. W., Young, I. M., and Ritz, K. (2004). An efficient markov chain model for the simulation of heterogeneous soil structure. *Soil Science Society of America Journal*, 68(2):346–351. 33, 37

Wu, K., Van Dijke, M. I. J., Couples, G. D., Jiang, Z., Ma, J., Sorbie, K. S., Crawford, J., Young, I., and Zhang, X. (2006). 3D stochastic modelling of heterogeneous porous media – applications to reservoir rocks. *Transport in Porous Media*, 65(3):443–467. [v](#), [33](#)

Wu, K. and Zhang, X. (2011). Modelling soil structure and processes. In Ritz, K. and Young, I. M., editors, *The architecture and biology of soils: life in inner space*, pages 13–36. CAB International. [33](#)

Chapter 3

Modélisation 3D de la structure du sol : le modèle MOSST

MOSST : Model of Soil Structure in Three-dimensional

Sommaire

3.1 Introduction	47
3.2 Enjeux et difficultés liés à la modélisation de la structure du sol	47
3.2.1 Structure du sol : une propriété du sol à considérer dans un espace 3D et multi-échelles	47
3.2.2 Structure du sol : une propriété du sol qui évolue avec le temps	48
3.3 Caractéristiques du modèle de structure du sol en lien avec les choix faits pour simplifier le sol	48
3.3.1 Environnement à trois niveaux basé sur des voxels cubiques	48
3.3.1.1 Utilisation et intérêt des voxels cubiques	48
3.3.1.2 Utilisation d'une structure à trois niveaux	49
3.3.2 Intérêt des pièces : chargement dynamique et encodage	49
3.3.2.1 Chargement dynamique des pièces	51
3.3.2.2 Encodage par plages des pièces	52
3.3.3 Systèmes de coordonnées utilisés	52
3.4 Initialisation de la structure du sol	53
3.4.1 Utilisation de la composition du sol pour différentes couches	53
3.4.2 Utilisation d'images tomographiques	56
3.5 Implémentation du modèle	59
3.5.1 Fonctionnement informatique du code et choix des langages	59
3.5.2 Classe <i>Piece</i> : stockage de la structure du sol	59
3.5.2.1 Algorithme d'encodage des pièces	59
3.5.2.2 Algorithme de décodage des pièces	61
3.5.3 Classe <i>PiecesManager</i> : gestion des pièces	62
3.5.3.1 Instanciation de <i>PiecesManager</i>	62
3.5.3.2 Base de données de sauvegarde des <i>Pieces</i>	62
3.5.3.3 Chargement d'une pièce	63
3.5.3.4 Déchargement d'une pièce	63
3.5.4 Classe <i>PiecesInterfaceAndDB</i> : interfacage entre les agents et le modèle de structure du sol	63

3.6 Reconstruction de la structure du sol	65
3.6.1 Une nécessaire reconstruction de l'environnement	65
3.6.2 Implémentation de la reconstruction	65
3.6.3 Exemple de reconstruction	66
3.7 Analyse des performances du modèle de structure du sol appliqué à la simulation de l'activité des vers de terre	66
3.8 Discussion - Conclusion	67
3.9 Références	67

3.1 Introduction

La nécessité de créer un modèle dynamique de structure du sol qui puisse simuler un système de culture a été abordée en introduction. Pour remplir cet objectif, il convient de créer un modèle, au sens d'une représentation informatique, de la structure du sol. Ce modèle deviendra ensuite l'environnement dans lequel des agents structurants, par exemple les vers de terre ou les outils de travail du sol, agiront. Dans le cadre de cette thèse, nous avons principalement intégré, comme agent structurant, les vers de terre. Cependant le modèle de structure du sol a été conçu pour être le plus générique possible afin de permettre, à terme, de simuler et de coupler l'action de plusieurs agents structurants. La liste de ces agents n'est pas définie a priori.

Ce chapitre a pour objectifs de présenter (i) les enjeux et les contraintes liés à la modélisation de la structure du sol; (ii) les choix pris pour réaliser le modèle et donc les caractéristiques de ce modèle; (iii) l'initialisation de la structure du sol; (iv) l'implémentation du modèle de structure du sol.

3.2 Enjeux et difficultés liés à la modélisation de la structure du sol

La création d'un modèle de structure du sol doit répondre aux contraintes imposées par cette même structure; il s'agit principalement de la contrainte spatiale puisque la structure du sol est une propriété multi-échelles et en trois dimensions d'un sol, cette contrainte est abordée au chapitre 3.2.1. Il y a aussi une contrainte temporelle compte tenu de l'évolution dans le temps de la structure d'un sol. Cette contrainte est brièvement abordée au chapitre 3.2.2

3.2.1 Structure du sol : une propriété du sol à considérer dans un espace 3D et multi-échelles

La structure du sol a été définie par Dexter (1988) comme « *l'hétérogénéité spatiale des différents composants ou propriétés du sol* »¹. Derrière cette notion « *d'hétérogénéité spatiale* » se cache deux contraintes qui doivent être prises en compte.

La première est la nécessité de construire un modèle de structure du sol en 3D. En effet:

- des travaux ont mis en évidence la nécessité d'appréhender la structure du sol en 3D pour mesurer avec précision certaines de ses propriétés et notamment la connectivité des pores (Moreau et al., 1999; Vogel, 1997);
- le modèle de structure du sol a pour vocation d'être l'environnement dans lequel des agents structurants agiront. Or l'activité des agents structurants se considère majoritairement dans un espace tri-dimensionnel, ex. les vers de terre, le travail du sol, la formation d'une croûte de battance par l'impact de la pluie;

Les techniques actuelles d'analyse de la structure du sol permettent d'obtenir une information en 3D, notamment via la tomographie aux rayons X. Un des enjeux est alors de construire un modèle de structure du sol qui puisse être facilement comparé avec des

1. *the spatial heterogeneity of the different components or properties of soil*

structures observées en 3D par ces techniques. La mise en place d'un modèle de structure du sol permet de se rapprocher de cet objectif.

La seconde contrainte spatiale à considérer est la caractéristique multi-échelles de la structure du sol. Dans son article [Dexter \(1988\)](#) estime qu'un pédologue (« *soil scientist* ») peut étudier des objets allant de l'échelle des particules d'argile (10^{-7} m) jusqu'à celle d'une parcelle (10^3 m)². L'utilisation de ces échelles est à réfléchir en fonction des agents structurants qu'il s'agira de modéliser.

3.2.2 Structure du sol : une propriété du sol qui évolue avec le temps

Comme souligné par plusieurs auteurs ([Dexter, 1988](#); [Young et al., 2001](#)), la structure du sol n'est pas seulement hétérogène dans l'espace mais aussi dans le temps. Cette dynamique de la structure du sol est induite par les agents structurants qui la modifient selon leur activité. C'est le cas par exemple des agents climatiques (gel/dégel, pluie, etc) qui agissent tout au long de l'année, des outils de travail du sol qui agissent sur une période définie et en un laps de temps très court ou des vers de terre qui bioturbent le sol.

Ainsi, la structure du sol mise en place devra aussi pouvoir être mise à jour régulièrement, ce dont il faut prendre en compte dès la conception du modèle.

3.3 Caractéristiques du modèle de structure du sol en lien avec les choix faits pour simplifier le sol

Dans cette section, nous détaillons les simplifications qui ont été faites sur le sol pour aboutir à un modèle de structure du sol. Dans un premier temps, nous abordons la discrétisation du sol et la mise en place d'une structure à trois niveaux (chapitre 3.3.1) qui permet de répondre aux contraintes spatiales abordées précédemment. Puis l'intérêt du niveau intermédiaire utilisé dans le modèle est détaillé (chapitre 3.3.2) et finalement nous introduisons les systèmes de coordonnées utilisés (chapitre 3.3.3).

3.3.1 Environnement à trois niveaux basé sur des voxels cubiques

3.3.1.1 Utilisation et intérêt des voxels cubiques

Pour modéliser le sol, nous avons fait le choix d'un environnement en 3D, discret et régulièrement découpé en voxels cubiques (contraction de « *volumetric pixel* »). L'utilisation des voxels couvre de nombreux domaines telles que l'industrie du jeu vidéo ou de l'aéronautique ([Crassin, 2011](#); [Gobbetti and Marton, 2005](#)), la simulation d'environnements complexes, d'arbres ([Hosoi and Omasa, 2006](#)), de l'anatomie humaine ([Caon, 2004](#)), la tomographie aux rayons X et la neuroimagerie³ ([Ashburner and Friston, 2000](#)).

Dans le domaine de l'étude des sols, la tomographie est maintenant fréquemment utilisée pour reconstruire en 3D la structure d'un sol (voir les reviews de [Taina et al. \(2008\)](#) et [Helliwell et al. \(2013\)](#)). De ce fait, la comparaison entre une structure du sol imagée par

2. Au sens large, [Dexter \(1988\)](#) évoque un facteur 10^{17} entre l'échelle atomique et l'échelle intercontinentale

3. La recherche « voxel AND neuroimag* » renvoie 2 031 résultats dans Web Of Science (le 29/05/2015)

cette technique et une structure du sol simulée est rendue plus facile grâce à l'utilisation de voxels.

Les voxels sont les briques élémentaires 3D du modèle et aucune structure plus petite ne pourra être explicitement représentée. C'est à l'échelle des voxels que l'information concernant la structure du sol est stockée. A chaque voxel est associé un état qui est stocké dans un `uint8`⁴. L'utilisation d'`uint8`, le plus petit type de données facilement accessible en C++, permet de réduire la mémoire nécessaire au stockage de la structure du sol. Son usage induit l'hypothèse que 256 états différents suffiront, ce qui ne semble pas déraisonnable pour la structure du sol. Dans le cadre des simulations réalisées jusqu'à présent, les pores ont été représentés par la valeur 0, les solides par 100 et la matière organique par 2. Il reste ainsi 253 états utilisables même si, pour maintenir les performances du modèle, il n'est pas souhaitable d'utiliser tous ces états (Cf. 3.3.2.2).

3.3.1.2 Utilisation d'une structure à trois niveaux

Trois niveaux différents ont été définis dans le modèle (figure 3.1). Par ordre de grandeur croissant il y a :

- les voxels;
- les pièces qui sont des cubes de 40 voxels de côté soit un total de 64 000 voxels par pièce;
- le bloc de sol qui est une forme géométrique non nécessairement cubique et qui correspond à un ensemble de pièces.

En théorie, le modèle permet de rendre compte du facteur 10^{10} évoqué par Dexter (1988), entre l'échelle la plus petite et la plus large à prendre en compte dans le sol; cependant un environnement de cette taille (en 2D : au minimum 10^{100} pixels) ne pourrait être stocké ni dans la mémoire vive ni sur un disque dur. Pour limiter l'empreinte mémoire du bloc de sol que l'on souhaite simuler, il faut limiter le nombre total de voxels. Dans notre modèle cela se fait en limitant le nombre de pièces qui constituent le bloc de sol. Pour l'ensemble des simulations réalisées jusqu'à présent, un facteur 10^3 entre l'échelle la plus fine et la plus large a été utilisé.

En outre, la limitation de l'empreinte mémoire est un compromis entre la taille de l'environnement et la résolution⁵ souhaitées. Dans le cadre de ce modèle, il faut les définir en fonction des agents structurants qui utiliseront et modifieront le bloc de sol, par exemple des microorganismes *vs.* des vers de terre. Pour toutes les simulations réalisées au cours de cette thèse, nous avons choisi des voxels faisant $0,1 \times 0,1 \times 0,1$ mm et un bloc de sol standard de $300 \times 300 \times 400$ mm soit 36 milliards de voxels et 562 500 pièces. Pour la taille des voxels, il faut veiller à prendre une taille plus petite que celle des agents que l'on souhaite modéliser pour éviter la pixelisation de leur activité.

3.3.2 Intérêt des pièces : chargement dynamique et encodage

Le niveau intermédiaire introduit, celui des pièces, ne correspond pas obligatoirement à une réalité physique des sols. Il faut donc qu'il y ait un avantage à son utilisation, il est ici informatique. Dans un premier temps, nous décrivons en quoi l'utilisation des

4. un `uint8` permet de stocker un chiffre entre 0 et 255

5. c.à-d. la taille des voxels

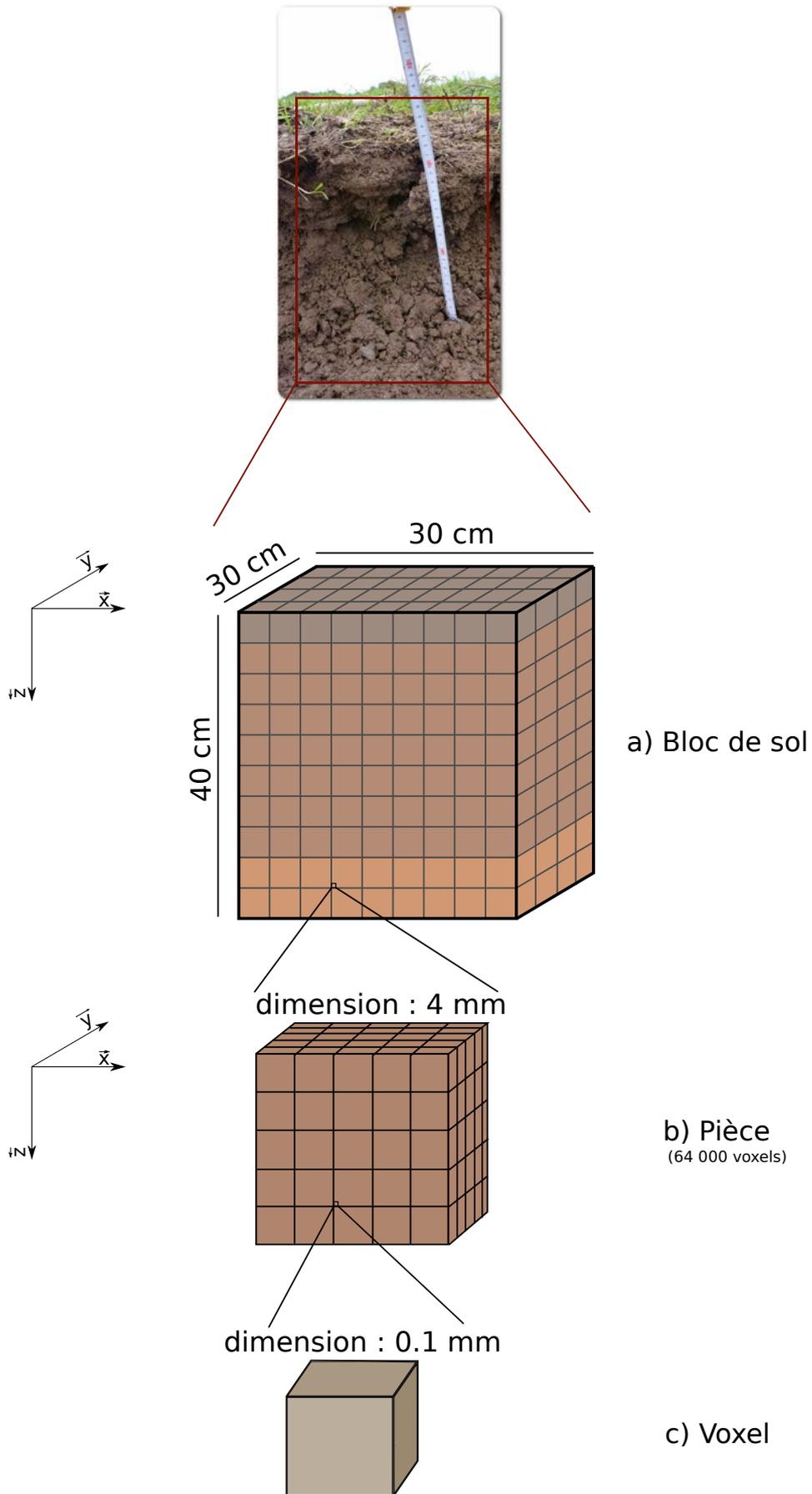


Figure 3.1 – Les trois niveaux du modèle de structure du sol (voxel, pièce et bloc de sol) avec les tailles utilisées lors des simulations

pièces permet de stocker un environnement de grande taille et de le charger plus rapidement (chapitre 3.3.2.1) et ensuite l'intérêt des pièces pour limiter l'empreinte mémoire du modèle (chapitre 3.3.2.2).

3.3.2.1 Chargement dynamique des pièces

L'environnement que nous avons utilisé pour simuler l'activité des vers de terre fait 30 x 30 x 40 cm soit 36 milliards de voxels. Sans encodage particulier cet environnement demanderait au minimum 36 Go de mémoire pour être chargé intégralement et au même moment, ce qui limiterait l'utilisation de cet environnement à des machines très spécifiques et rares. Il convient alors de réfléchir à la limitation de son empreinte mémoire et/ou au chargement de volumes d'intérêt au sein de l'environnement. Nous décrivons ci-dessous l'avantage procuré par les pièces dans ce chargement de volumes d'intérêt.

Pour des jeux de données importants, des algorithmes out-of-core sont souvent utilisés, par exemple en analyse d'images ou dans l'analyse et la visualisation de données (géo-)spatiales (Alexa et al., 2003; Lindstrom, 2000; Lindstrom and Pascucci, 2002; Richter et al., 2015, 2013). Les algorithmes out-of-core cherchent à optimiser l'accès au disque dur (problèmes du temps de latence, d'écriture et de lecture) à l'aide de structures de données particulières : arbre k-d (Richter et al., 2015), octree (Cignoni et al., 2003), etc. Ils divisent généralement le jeu de données massif en sous-ensembles qui peuvent être chargés dans la mémoire pour y être traités de façon intensive. Pour une revue des techniques utilisées par les algorithmes out-of-core voir Vitter (2001).

L'algorithme utilisé pour notre modèle de structure du sol s'inspire des algorithmes out-of-core à la différence que dans les exemples précédents, il existe un jeu de données stocké sur disque dur qui doit être traité, tandis que dans notre cas ce jeu de données est créé au début de la simulation puis il est peu à peu complété pendant celle-ci. En fonction des besoins des agents structurants des parties du bloc de sol sont chargées dans la mémoire ou déchargées de la mémoire vers le disque dur. Par la suite, cette procédure sera appelée « le chargement dynamique du bloc de sol ». Pour ce chargement dynamique plusieurs options sont possibles :

- le chargement/déchargement au niveau des voxels. Cependant cette solution n'optimise pas l'accès au disque dur, par exemple pour la simulation des vers de terre, plusieurs dizaines de voxels sont nécessaires pour le représenter⁶ ce qui amènerait à autant d'accès au disque dur.
- le chargement/déchargement au niveau des pièces. Les pièces permettent de limiter le nombre d'accès au disque dur en chargeant ou déchargeant en une seule fois 64 000 voxels ce qui améliore les performances du modèle. C'est cette option qui a été privilégiée.

Dans tous les cas, il faut noter que la performance du modèle de structure est cruciale pour le reste du simulateur puisque les accès au bloc de sol sont nombreux : les agents structurants interrogent leur environnement régulièrement. Une analyse des performances du modèle est réalisée à la section 3.7.

6. Les agents ver de terre sont représentés par leur coupe transversale voir chapitre 4.2.1

3.3.2.2 Encodage par plages des pièces

L'intérêt des pièces est aussi de pouvoir encoder les voxels par un encodage dérivé du run-length encoding (RLE), c'est à dire un encodage par plages sans pertes. Cela permet de diminuer l'espace mémoire nécessaire au chargement de la structure du sol.

A la différence du RLE classique c'est la position du dernier élément d'une plage qui est enregistrée (figure 3.2). Cette position comprise entre 0 et 63 999 est enregistrée dans un `uint16`⁷, sachant que l'état des voxels est enregistré dans un `uint8`, il faut regrouper en moyenne au moins trois voxels pour que l'encodage permette un gain d'espace. L'intérêt de retenir la position du dernier élément d'une plage plutôt que sa longueur est de ne pas avoir à décoder la pièce pour obtenir sa composition partielle, par exemple la composition d'un ensemble de voxels au sein d'une pièce.

Il faut noter que la taille des pièces, $40 \times 40 \times 40$ soit 64 000 voxels, a été définie en fonction du type de données utilisé pour enregistrer le dernier élément d'une plage, c.-à-d. un `uint16` qui peut stocker un entier entre 0 et 65 535. Cette taille des pièces en nombre de voxels est fixée et ne peut être modifiée. Par ailleurs, l'utilisation d'un type de données permettant de stocker des nombres plus grands était possible mais cela aurait amené à des pièces de trop grandes tailles, environ 1625 et 2,6 millions voxels de coté pour respectivement un `uint32` et un `uint64`.

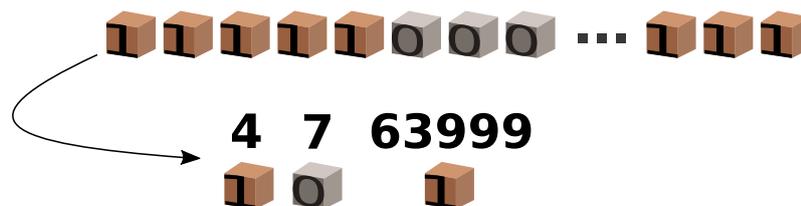


Figure 3.2 – Exemple de l'encodage sans pertes des pièces avec l'enregistrement de la position terminale d'une plage. En python et C++, l'indice 0 correspond au premier élément d'une liste et donc l'indice 63 999 au 64 000^{ième}

3.3.3 Systèmes de coordonnées utilisés

L'orientation de l'environnement est représentée figure 3.1. Plusieurs notations des coordonnées existent au sein du modèle. Chacune des pièces possède une coordonnée dans le bloc de sol qui est génériquement notée $(x_{pièce}, y_{pièce}, z_{pièce})$. La taille, en nombre de pièces, du bloc de sol est noté $X_{pièce}, Y_{pièce}, Z_{pièce}$. Les pièces chargées dans la mémoire sont stockées dans une table de hachage. Cependant la coordonnée 3D n'est pas une clé de hachage pratique, c'est pourquoi on utilise une version vectorisée, unique pour chaque pièce, et qui est calculée selon l'équation (3.1).

$$coord_{pièce} = x_{pièce} + y_{pièce} \times X_{pièce} + z_{pièce} \times (X_{pièce} \times Y_{pièce}) \quad (3.1)$$

Quant aux voxels, leurs coordonnées peuvent être exprimées à l'échelle du bloc de sol ou au sein de la pièce à laquelle ils appartiennent. A l'échelle du bloc, les coordonnées sont génériquement notées $(x_{voxel-bloc}, y_{voxel-bloc}, z_{voxel-bloc})$ tandis qu'au sein d'une pièce elles sont notées $(x_{voxel-pièce}, y_{voxel-pièce}, z_{voxel-pièce})$. La taille, en nombre de voxels, du bloc de sol est notée $X_{voxel-bloc}, Y_{voxel-bloc}, Z_{voxel-bloc}$. Au sein des pièces,

7. un `uint16` permet d'enregistrer un nombre entier entre 0 et 65 535

une version vectorisée des coordonnées des pièces est aussi utilisée selon l'équation (3.2). Cette forme vectorisée est utilisée pour encoder les pièces (Figure 3.2).

$$coord_{voxel} = x_{voxel-pièce} + y_{voxel-pièce} \times l_{pièce-voxel} + z_{voxel-pièce} \times (l_{pièce-voxel} \times l_{pièce-voxel}) \quad (3.2)$$

avec $l_{pièce-voxel}$ fixé à 40 et qui correspond donc à la dimension d'une pièce.

3.4 Initialisation de la structure du sol

Avant qu'un agent structurant agisse dans la structure du sol mise en place, il faut initialiser cette dernière. Pour cela, on distingue deux types de données nécessaires : **données de forme** et **données de composition**.

Les données de forme permettent d'initialiser la taille de la structure du sol : combien de pièces dans chacune des directions \vec{x} , \vec{y} et \vec{z} .

Les données de composition permettent, à chaque fois qu'une pièce doit être créée, de définir sa structure initiale en accord avec une stratégie d'initialisation. Plusieurs stratégies d'initialisation ont été mises en place : (i) basée sur de l'aléatoire et la décomposition du sol en couches de compositions différentes (chapitre 3.4.1); (ii) basée sur des images 3D de sols issues de la tomographie aux rayons X.

3.4.1 Utilisation de la composition du sol pour différentes couches

Quel que soit la stratégie utilisée pour initialiser l'environnement, la première étape est toujours celle visant à renseigner les paramètres de forme du bloc de sol simulé. Les renseignements sont stockés dans un fichier XML, ce qui permet d'y accéder facilement depuis la partie du programme codée en Python ou celle en C++. Un exemple de fichier XML est fourni dans la figure 3.1. Ce fichier peut être découpé en trois parties différentes :

1. la première partie, jusqu'à la ligne 9, définit les différents états qu'un voxel peut prendre. Cette partie est rarement modifiée. Comme le montre l'exemple de fichier, il existe deux états de voxels déjà implémentés dans le modèle mais qui n'ont pas été utilisés : "denseSolid" égal à 150 et "humifiedOM" égal à 3.
2. la partie allant des lignes 10 à 16, définit la taille d'une pièce. Cette partie ne doit jamais être modifiée.
3. la dernière partie correspond aux lignes 17 à 23 et permet de configurer la taille du bloc simulé. Les valeurs sont exprimées en nombre de pièces.

```

1 <?xml version="1.0" encoding="UTF-8"?>
2 <data>
3   <state>
4     <pore> 0 </pore>
5     <normalSolid> 100 </normalSolid>
6     <denseSolid> 150 </denseSolid> <!-- Etat d fini mais
7       non utilis -->
8     <freshOM> 2 </freshOM>
9     <humifiedOM> 3 </humifiedOM> <!-- Etat d fini mais
       non utilis -->
10  </state>

```

```

10 <piece>
11   <size> <!-- Dimensions d'une pi ce , ne pas modifier
12     -->
13     <x> 40 </x>
14     <y> 40 </y>
15     <z> 40 </z>
16   </size>
17 </piece>
18 <environment_piece>
19   <size>
20     <x> 75 </x>
21     <y> 75 </y>
22     <z> 100 </z>
23   </size>
24 </environment_piece>
</data>

```

Listing 3.1 – Exemple de fichier XML renseignant la forme d'un bloc de sol virtuel

Une fois la forme du bloc de sol définie, il faut générer une structure pour chaque pièce qui sera créée. La principale stratégie utilisée consiste à générer de façon aléatoire la structure du sol en ne tenant compte que de sa composition. Pour cela, il faut fournir au programme une colonne de sol « patron » qui pour chaque profondeur donne la proportion des différents types de voxels. Pour définir cette colonne « patron » nous utilisons aussi un fichier XML dont un exemple est donné à la figure 3.2. L'utilisation d'une colonne « patron » permet de définir un nombre variable de couches, entre 1 et $Z_{\text{pièce}}$. Cela permet de rendre compte de la stratification des sols cultivés avec, par exemple, une couche plus dense (la couche 3 de la figure 3.3) qui pourrait correspondre à la semelle de labour. En outre, pour chacune des couches définies, une proportion des types de voxels est renseignée à travers, par exemple, un taux de matière organique et une porosité. Il faut noter que les dimensions horizontales du bloc de sol peuvent être fixées arbitrairement par l'utilisateur mais que la dimension verticale donnée dans le fichier de configuration de la forme (Figure 3.2) doit correspondre à la fin de la dernière couche dans le fichier de configuration qui donne la composition (figure 3.2).

```

1 <?xml version="1.0" encoding="utf-8"?>
2 <structure>
3   <info num="0">
4     <nblayer> 4 </nblayer>
5   </info>
6   <layer num="1">
7     <zstart> 0 </zstart>
8     <zend> 20 </zend>
9     <freshOMRate> 0.053</freshOMRate>
10    <porosity> 0.30</porosity>
11  </layer>
12  <layer num="2">
13    <zstart> 21</zstart>
14    <zend> 66 </zend>
15    <freshOMRate> 0.053 </freshOMRate>
16    <porosity> 0.250 </porosity>

```

```

17 </layer>
18 <layer num="3">
19   <zstart> 67 </zstart>
20   <zend> 74 </zend>
21   <freshOMRate> 0.010 </freshOMRate>
22   <porosity> 0.100 </porosity>
23 </layer>
24 <layer num="4">
25   <zstart> 75 </zstart>
26   <zend> 99 </zend>
27   <freshOMRate> 0.010 </freshOMRate>
28   <porosity> 0.180 </porosity>
29 </layer>
30 </structure>

```

Listing 3.2 – Exemple de fichier XML renseignant la composition d’une colonne patron

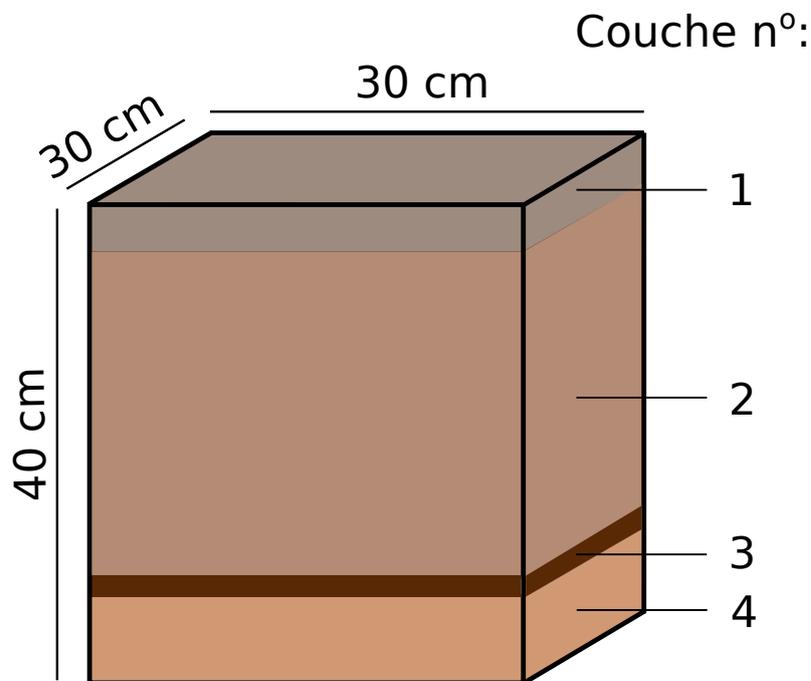


Figure 3.3 – Exemple de stratification d’une structure du sol avec une stratégie aléatoire

Lorsque les pièces sont générées pour la première fois, un vecteur de 64 000 voxels est créé puis est rempli en fonction des proportions stockées dans la colonne « patron ». Par exemple pour générer une pièce avec 40 % de porosité et 5 % de voxels de type matière organique, 25 600 éléments du vecteur prennent la valeur d’un pore, 3 200 la valeur de la matière organique et le reste la valeur d’un solide. Ce vecteur est ensuite randomisé et enfin encodé. Pour le fichier de configuration donné en exemple, le sol modélisé doit faire 100 pièces de hauteur. Une première couche de voxels entre 0 et 20 voxels de profondeur possède 5.3 % de MO (en volume) et une porosité volumique de 30 %. Une deuxième couche entre 21 et 66 pièces de profondeur a 5.3 % de MO et 25 % de porosité volumique. Une troisième couche, plus dense, entre 67 et 74 pièces possède 1 % de matière organique et une porosité de 10 %. La dernière couche a une porosité et un pourcentage de MO de respectivement 18 et 1 %.

Cette technique d'initialisation a pour avantages d'être peu gourmande en temps de calcul et celui de pouvoir représenter la stratification verticale des sols. Cependant elle reflète mal la réalité d'un sol structuré comme le montre la figure 3.4 à cause de la méthode employée qui est basée sur de l'aléatoire. De même, l'hétérogénéité horizontale d'un sol n'est pas prise en compte.

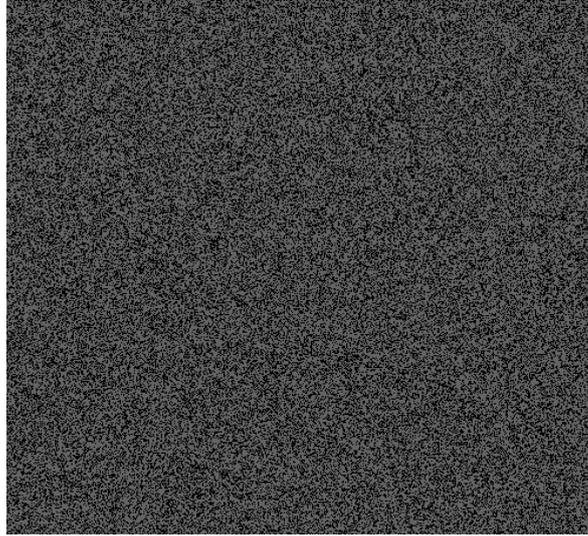


Figure 3.4 – Exemple d'une coupe horizontale d'un sol virtuel de 50 × 50 mm avec 20 % de porosité (gris) et 1 % de MO (blanc)

3.4.2 Utilisation d'images tomographiques

Une autre stratégie consiste à utiliser des colonnes de sol imagées par tomographie aux rayons X comme structure du sol initiale. Ces colonnes de sol peuvent représenter une large diversité de situation, par exemple la figure 3.5 montre une colonne de sol utilisée pour initialiser la structure du sol virtuel et qui représente une situation post-labour.

Les images tomographiques⁸ doivent donc être adaptées à notre modèle de structure du sol. La procédure consiste à :

1. rogner les images pour éliminer les parties ne représentant pas le sol, ex. le cylindre et l'air autour du cylindre.
2. redimensionner les voxels des images tomographiques pour les adapter aux agents considérés. Pour le cas des vers de terre, les voxels doivent faire 0,1 mm de côté.
3. découper les images en pièces et encoder ces pièces afin de construire la base de données HDF5. Il faut veiller lors de l'encodage des pièces et au calcul des coordonnées vectorisées à préserver l'orientation des images. En outre, la coordonnée vectorisée 0 doit correspondre à une pièce à la surface et non au fond du bloc.

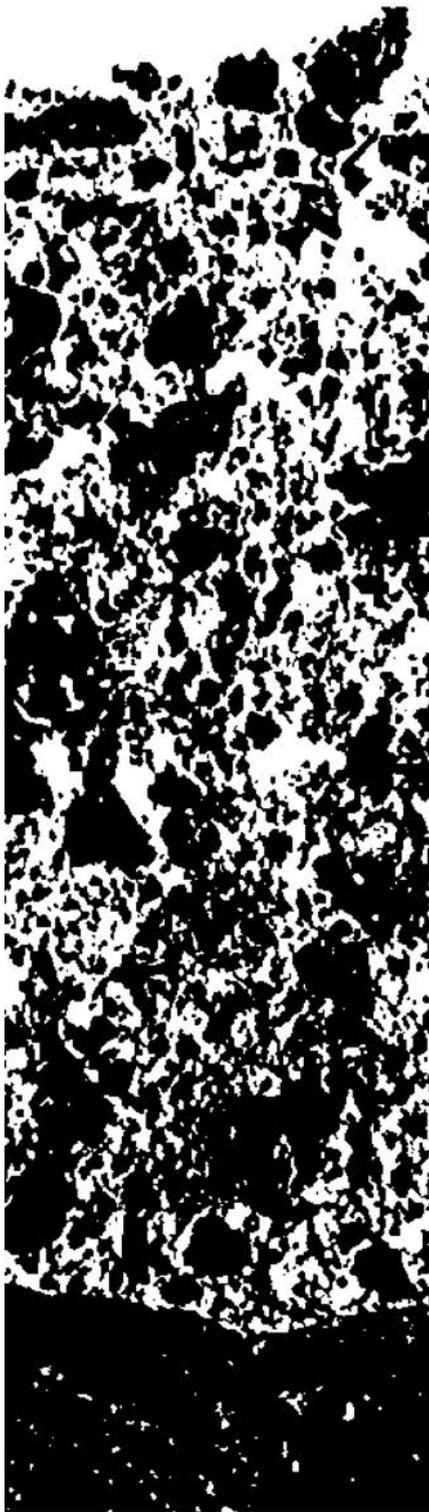
Le fichier XML de configuration de la forme du bloc de sol simulé est semblable à celui utilisé dans le cadre de la première stratégie mais cette fois, les dimensions du bloc de sol correspondent à celle de l'image tomographique utilisée et ne sont donc pas libres.

En ce qui concerne la composition du bloc de sol, nous n'utilisons plus un simple fichier XML mais une base de données (HDF5) dans laquelle les caractéristiques de l'image tomographique source sont sauvegardées sous une forme semblable au sol virtuel

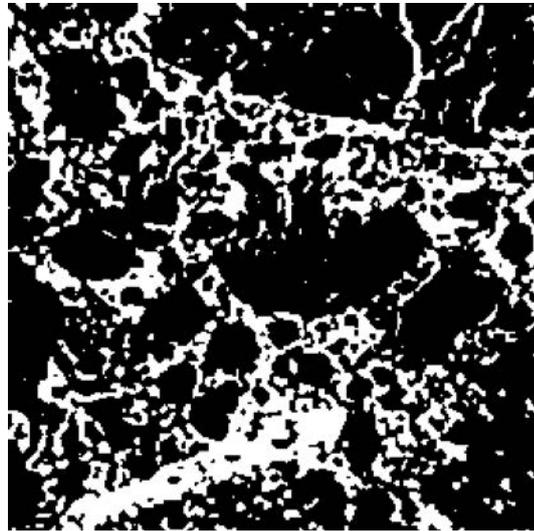
8. une image 3D issue de la tomographie aux rayons X peut être considérée comme une matrice 3D

mis en place. En outre, les pièces y sont représentées par leur coordonnée vectorisée et elles sont sauvegardées encodées.

L'utilisation de cette stratégie permet d'initialiser notre bloc de sol virtuel avec une structure du sol réelle, ce qui est un avantage. Cependant, cette stratégie pâtit des limites de la tomographie et principalement de l'absence d'informations sur le positionnement de la matière organique ainsi que de la faible dimension des blocs imagés.



(a) Coupe verticale



(b) Coupe horizontale

Figure 3.5 – Coupe a) verticale et b) horizontale d'une colonne de sol imagée par la tomographie aux rayons X et ayant été rognée puis redimensionnée pour être utilisée comme structure initiale. En blanc la porosité et en noir le sol

3.5 Implémentation du modèle

Nous abordons dans cette partie l'implémentation informatique du modèle décrit précédemment.

Dans un premier temps, (i) les outils utilisés tels que les langages, frameworks, base de données sont présentés ainsi que la(les) raison(s) de leur choix et les problèmes rencontrés lors de l'implémentation. Ensuite (ii), la classe correspondant aux pièces est présentée puis (iii) celle correspondant au gestionnaire de toutes les pièces. Nous terminerons (iv) par le détail d'une classe nommée *PiecesInterfaceAndDB* qui permet de faire l'interface de manière sécurisée entre le modèle de structure du sol et les agents structurants développés.

3.5.1 Fonctionnement informatique du code et choix des langages

Le diagramme de classes de la figure 3.6 montre les relations entre les différentes classes du modèle de structure du sol. La classe *PiecesManager* a pour rôle de gérer les pièces (classe *Piece*). Comme le montre le diagramme de classes, les pièces appartiennent à un unique gestionnaire de pièces et un gestionnaire peut contenir de multiples pièces. Ces deux classes, *PiecesManager* et *Piece* ont été implémentées en C++. En effet, après avoir été implémentées initialement en Python, elles ont été traduites en C++ afin d'obtenir de meilleures performances, ici de meilleurs temps de calcul.

L'interfaçage entre le modèle de structure du sol codé en C++ et le reste du programme, codé en Python, a été réalisé à l'aide de Boost.Python. Du côté Python, la classe *PiecesInterfaceAndDB*, gère la communication avec le modèle de structure du sol. Elle permet aussi de s'assurer du bon typage des données passées au gestionnaire de pièces.

3.5.2 Classe *Piece* : stockage de la structure du sol

Chaque pièce stockent une partie de l'information relative à la structure du sol, c'est à dire les 64 000 voxels qu'elles représentent. Ces voxels sont stockés sous forme encodée. L'encodage et le décodage des 64 000 voxels est réalisé au sein des pièces.

3.5.2.1 Algorithme d'encodage des pièces

L'encodage des pièces se fait à l'aide d'une simple boucle *for* qui permet de parcourir, à l'aide d'un indice, le conteneur à encoder. Cette boucle est combinée avec une condition *if* qui teste si la valeur dans le conteneur à l'indice précédent est différente de celle à l'indice courant. Le cas échéant cela déclenche l'enregistrement de la valeur précédente et de l'indice précédent dans deux conteneurs spécifiques (*m_voxelTypes* et *m_rleCoordinates*). Cette boucle est complétée par l'enregistrement de la dernière valeur et du dernier indice, c.-à-d. 63 999, qui sont obligatoirement présents dans les données encodées (voir la section 3.3.2.2).

```

1 template<typename T>
2 void RLEEncoding(T& arrayToEncode)
3 {
4     m_rleCoordinates.clear();
5     m_voxelTypes.clear();
6     size_t n = arrayToEncode.size();

```

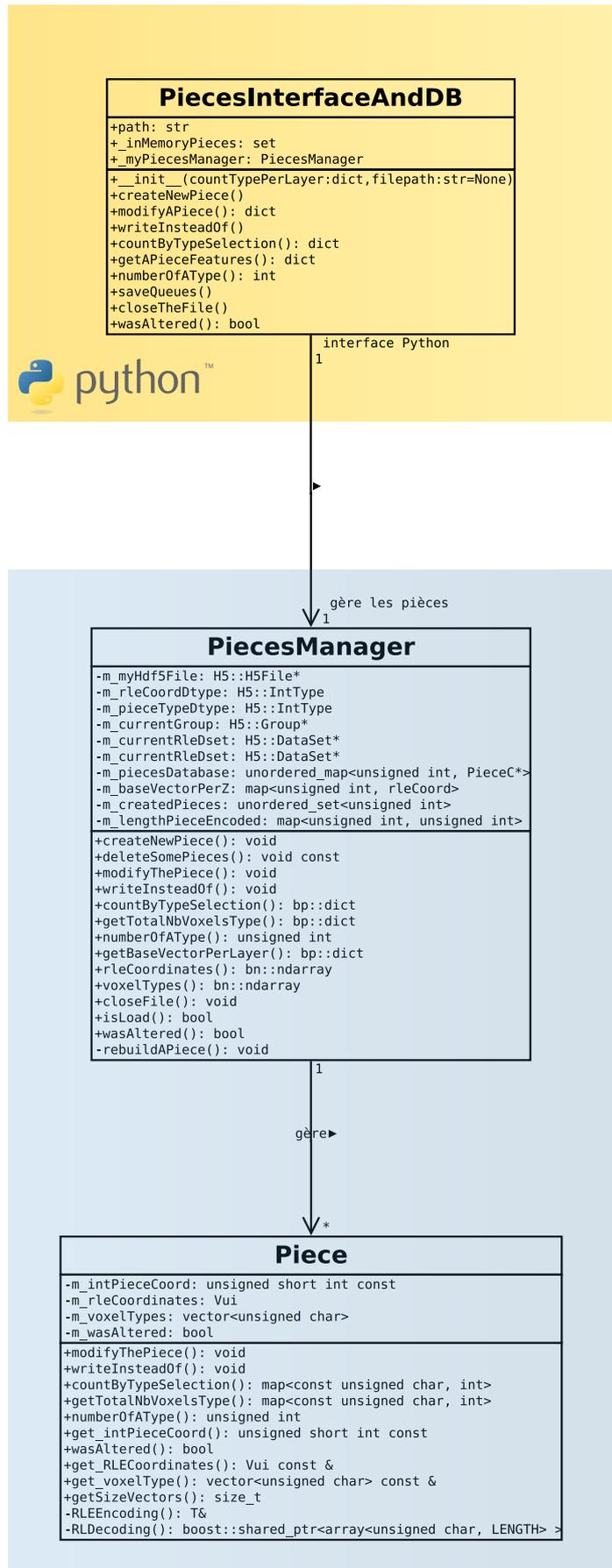


Figure 3.6 – Diagramme de classes du modèle de structure du sol

```

7 // <-- control
8 if (n != LENGTH) {
9     throw Except("Size of the piece to encode is different from the
10         theoretical length of a piece (RLEEncoding)");
11 }
12 // -->
13 for (size_t it = 1; it < n ; it++)
14 {
15     if (arrayToEncode[it] != arrayToEncode[it - 1])
16     {
17         m_rleCoordinates.push_back(it - 1);
18         m_voxelTypes.push_back(arrayToEncode[it - 1]);
19     }
20 }
21 m_rleCoordinates.push_back(n - 1);
22 m_voxelTypes.push_back(arrayToEncode[n - 1]);
23
24 // <-- control
25 if (m_rleCoordinates.size() != m_voxelTypes.size())
26 {
27     throw Except("ERROR: when trying to initialize a new piece:
28         m_rleCoord and m_voxelType are not of the same size (
29         RLEEncoding)");
30 }
31 // -->
32 }

```

Listing 3.3 – Code C++ permettant l’encodage des pièces

3.5.2.2 Algorithme de décodage des pièces

Pour certaines opérations telles que la modification des pièces, il est nécessaire de les décoder. Cette opération est réalisée à l’aide de deux boucles, l’une permettant de parcourir la pièce encodée, ligne 8, et l’autre répète l’inclusion d’un état de voxel autant de fois que nécessaire, ligne 11.

```

1 boost::shared_ptr<array<unsigned char, LENGTH> > RLDecoding()
2 {
3     boost::shared_ptr<array<unsigned char, LENGTH> > myDecodedArray(
4         new array<unsigned char, LENGTH>());
5     size_t currentIndexInPiece(0);
6     size_t maxIndexInEncodedPiece(m_rleCoordinates.size());
7     unsigned short myIt;
8     unsigned char myVoxelType;
9     for (size_t indexInEncodedPiece(0); indexInEncodedPiece <
10         maxIndexInEncodedPiece; ++indexInEncodedPiece) {
11         myIt = m_rleCoordinates[indexInEncodedPiece];
12         myVoxelType = m_voxelTypes[indexInEncodedPiece];
13         for (size_t nbOfRep(currentIndexInPiece); nbOfRep <= myIt; ++
14             nbOfRep) {
15             myDecodedArray->at(nbOfRep) = myVoxelType;
16         }
17         currentIndexInPiece = myIt+1;
18     }
19 }
20
21 if (currentIndexInPiece != LENGTH) {

```

```

18     cout << "Value of currentIndexInPiece: " <<
        currentIndexInPiece << endl;
19     throw Except("The final iterator is different than the piece
        length");
20 }
21 return myDecodedArray;
22 }

```

Listing 3.4 – Code C++ permettant le décodage des pièces

3.5.3 Classe *PiecesManager* : gestion des pièces

La classe *PiecesManager* a un rôle crucial dans le modèle puisqu'il s'agit de l'interface unique permettant d'accéder aux données de la structure du sol. Au delà de ce rôle d'interface, la classe *PiecesManager* assure la gestion des instances de la classe *Pieces* qu'il crée. Il peut aussi décharger ces pièces et il gère la modification de leur contenu. Le fait qu'il n'y ait qu'un seul gestionnaire des pièces permet de centraliser leur gestion et de simplifier le contrôle des erreurs telles que la création de la même pièce plusieurs fois, la demande d'informations sur une pièce qui n'a jamais été créée ou qui n'est pas chargée, etc. Le rôle du gestionnaire de pièces est aussi de contrôler la base de données qui sauvegarde la structure du sol lorsque des pièces sont déchargées.

3.5.3.1 Instanciation de *PiecesManager*

Au début de chaque simulation, un seul système de gestion des pièces doit être créé. En fonction de la stratégie d'initialisation des pièces, différentes actions sont réalisées lors de la création du gestionnaire de pièces : avec les stratégies basées sur la colonne patron, la proportion des différents types de voxel par profondeur (voir section 3.4) est stockée; avec l'image tomographique, la base de données correspondant à cette image est chargée.

3.5.3.2 Base de données de sauvegarde des *Pieces*

Un des aspects du gestionnaire de pièces est la gestion de la base de données qui sauvegarde la structure du sol de façon pérenne. Le choix s'est porté sur une base de données hiérarchique HDF5⁹. Cette base de données a aussi été choisie parce qu'elle est largement utilisée en science pour le stockage d'informations numériques où elle tend à devenir un standard (De Carlo et al., 2014; Dougherty et al., 2009; Folk et al., 2011; Könnicke et al., 2015; Słonina et al., 2015). Par ailleurs, les développements et nouvelles utilisations autour de cette base de données, tels que l'utilisation en parallèle, permettent d'espérer des améliorations de performances du modèle de structure du sol. Finalement, cette base de données est accessible depuis les deux langages utilisés dans ce modèle (Python et C++).

Le format HDF5 propose deux structures : les groupes et les ensembles de données. Dans notre cas, un groupe est créé pour chacune des pièces avec comme nom la coordonnée vectorisée de cette pièce. Comme ce sont les pièces encodées qui sont stockées, il y a deux ensembles de données dans chaque groupe:

- l'un contenant des uint8 et qui stocke l'état des voxels ;

9. HDF pour Hierarchical Data Format; voir <https://www.hdfgroup.org/HDF5/>

- l'autre contenant des uint16 et qui stocke la position du dernier élément d'une plage.

3.5.3.3 Chargement d'une pièce

Lorsqu'une pièce n'est pas chargée dans la mémoire, mais qu'un des agents structurants y fait appel, un processus spécifique de chargement de cette pièce est mis en place. La figure 3.7 représente le diagramme d'activité lié à ce processus.

Il y a deux possibilités principales lors du chargement d'une pièce :

1. lorsque la pièce n'a jamais été créée, le modèle va créer cette pièce en fonction de la stratégie d'initialisation utilisée puis va sauvegarder les données encodées de cette pièce dans la base de données HDF5.
2. lorsque la pièce a déjà été créée puis a été déchargée, alors le modèle va rechercher les données encodées de cette pièce dans la base de données HDF5 puis va recréer la pièce.

3.5.3.4 Déchargement d'une pièce

Comme évoqué au chapitre 3.3.2.1, une technique utilisée pour simuler un environnement de grande taille est le chargement dynamique des pièces. La technique suppose que le modèle peut décharger des pièces. Les raisons de ce déchargement sont multiples : trop de pièces sont chargées au même moment, une pièce a été chargée mais n'est plus nécessaire, c'est le cas lorsqu'il n'y a plus d'agents structurants autour de cette pièce. Lorsque le programme veut décharger une pièce, il existe deux possibilités : soit la pièce n'a pas été modifiée depuis sa création, auquel cas la pièce est simplement supprimée du gestionnaire de pièces; soit la pièce a été modifiée alors la base de données est mise à jour puis la pièce est supprimée.

3.5.4 Classe *PiecesInterfaceAndDB* : interfacage entre les agents et le modèle de structure du sol

La dernière classe à faire partie du modèle de structure du sol est *PiecesInterfaceAndDB*. Au contraire des deux autres, cette classe est codée en Python. Elle reprend intégralement les méthodes publiques de la classe *PiecesManager*. Son intérêt est principalement axé sur le contrôle du modèle de structure du sol et de son bon fonctionnement. Les flux vers le gestionnaire de pièces sont contrôlés afin d'assurer une gestion des erreurs de typage des arguments. Cette interface contrôle aussi les flux sortants du gestionnaire de pièces et leur cohérence : par exemple il vérifie que les coordonnées vectorisées sont en accord avec la forme du bloc de sol ou que le nombre total de voxels dans une pièce n'excède pas 64 000.

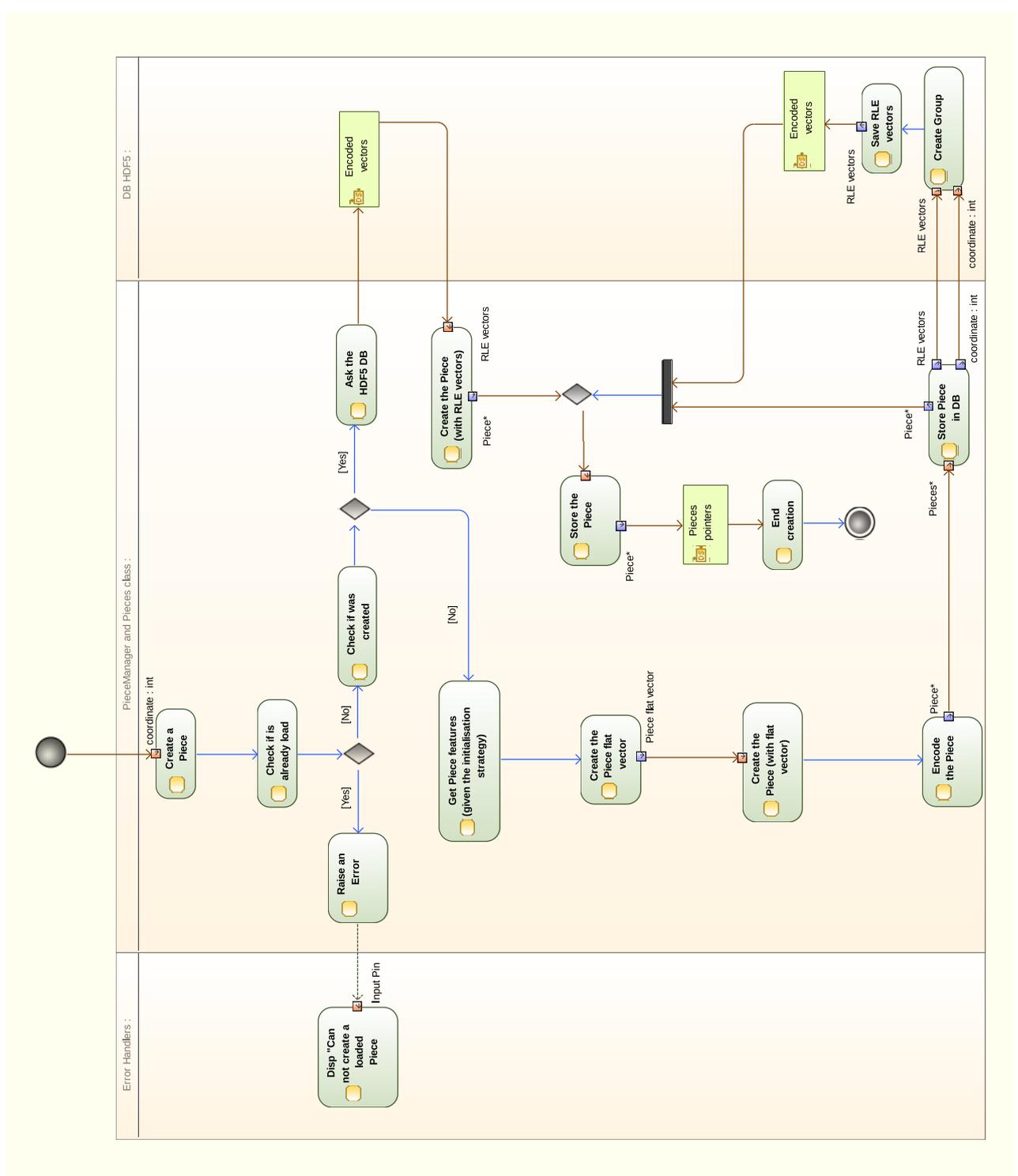


Figure 3.7 – Diagramme d'activité pour le chargement d'une pièce

3.6 Reconstruction de la structure du sol

Jusqu'à présent, nous avons traité des caractéristiques et de l'implémentation du modèle de structure du sol en tant qu'environnement numérique pour des agents structurants. L'intérêt d'avoir un sol décrit de façon explicite, comme ce modèle, est aussi de pouvoir étudier la structure du sol qui résulte de l'activité des agents structurants.

Dans ce chapitre, nous détaillons (i) pourquoi une reconstruction de la structure du sol est nécessaire puis (ii) l'implémentation de cette reconstruction et (iii) finalement nous donnons un exemple.

3.6.1 Une nécessaire reconstruction de l'environnement

Lorsque la structure virtuelle est utilisée comme un environnement pour des agents structurants, nous avons vu qu'elle était chargée de façon dynamique selon les besoins des agents. Ainsi, certaines parties du sol peuvent ne pas avoir été chargées et donc ne pas être enregistrées dans la base de données HDF5 de sauvegarde. Nous avons ainsi une base de données HDF5 qui stocke les pièces ayant été modifiées et un fichier XML (Stratégie 1) ou une autre base de données (Stratégie 2) qui « stocke » les pièces ne l'ayant pas été. Or cette sauvegarde en deux endroits de la structure du sol ne permet pas de l'étudier simplement avec les outils d'analyses que nous connaissons ¹⁰.

Il s'agit ci-dessus d'une première justification validant la nécessité de reconstruire l'environnement. On notera aussi que le format HDF5 est utile pour stocker des informations mais qu'il l'est moins pour les analyser ces informations.

Ces trois points, une information séparée, le format HDF5 et l'encodage de l'information, nous ont amené à implémenter un algorithme de reconstruction de l'environnement. Nous avons choisi un format final proche de celui utilisé en tomographie aux rayons X : une image TIFF par couche de voxels. Chaque couche correspond à une profondeur.

3.6.2 Implémentation de la reconstruction

Face aux temps de reconstruction importants, nous avons mis en place un algorithme de reconstruction multi-processeurs. Cet algorithme est constitué de trois classes qui réalisent des tâches différentes :

- la classe *worker* qui a en charge de reconstruire et de sauvegarder une ou plusieurs couches de pièces. Plusieurs instances de cette classe sont créées à chaque reconstruction;
- la classe *feeder* qui a en charge de chercher dans une base de données HDF5 les informations contenues dans une pièce. Pour la stratégie d'initialisation 1, une seule instance est créée. Elle concerne la recherche des pièces dans le fichier HDF5 de sauvegarde des pièces modifiées par les agents ¹¹. Pour la stratégie 2, une autre instance est créée pour chercher les pièces non modifiées par les agents et qui sont elles aussi dans une base de données HDF5;
- la classe principale qui instancie les différentes classes et qui découpe la structure à reconstruire en couches de pièces qu'elle distribue aux instances d'une classe *worker*.

10. Ces outils sont présentés au chapitre 5. Nous utilisons Fiji, une distribution d'*ImageJ*

11. Les pièces non modifiées sont créées à partir du fichier de configuration XML

3.6.3 Exemple de reconstruction

Nous présentons ci-dessous (Figure 3.8), une coupe horizontale située à 21 cm de profondeur issue d'une simulation de la bioturbation d'un ver de terre pendant 21 jours. Lors de cette simulation, la structure a été initialisée avec la stratégie 1.

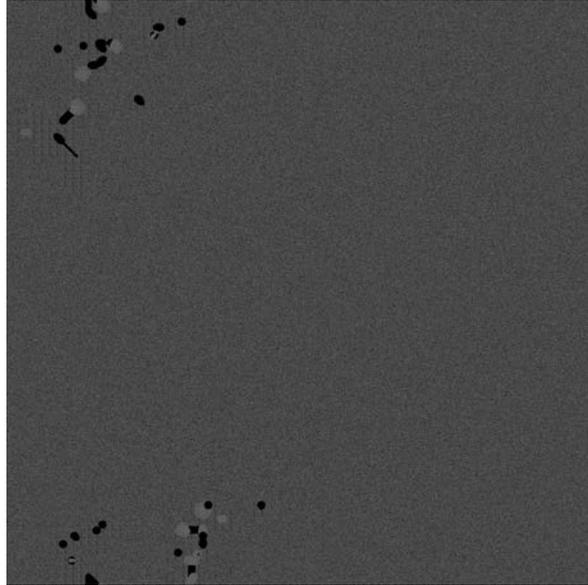


Figure 3.8 – Exemple de coupe horizontale issue de la reconstruction d'un sol virtuel. Les pixels noirs correspondent à de la porosité, les pixels gris à la matrice du sol.

3.7 Analyse des performances du modèle de structure du sol appliqué à la simulation de l'activité des vers de terre

Pour rappel, la taille des voxels impacte directement sur celle des pièces. Pour toutes les simulations réalisées dans le cadre de cette thèse, les voxels ont été définis comme des cubes de 0.1 mm de côté amenant ainsi à des pièces de 4 mm de côté. Puisque le bloc de sol simulé peut contenir un nombre variable de pièces, sa taille est indirectement liée à celle des voxels. Nous avons choisi un environnement de $75 \times 75 \times 100$ pièces soit un environnement de $30 \times 30 \times 40$ cm.

Pour les quatre simulations types (voir Annexe C, tableau C.1), en moyenne 23 345 pièces ont été créées soit une exploration d'environ 4 % de l'environnement; il y a eu en moyenne 26 905 rechargements, ce qui signifie que chaque pièce a été rechargées environ 1,15 fois. En terme de temps de calcul, il faut pour construire ou reconstruire une pièce environ 0,18 ms; Pour compter le nombre de voxels par état, il faut 0,15 ms; Lorsque l'on souhaite compter le nombre de voxels par état sur une sélection de coordonnées dans la pièce, la performance se dégrade très légèrement puisqu'il faut 0,21 ms par demande. Lorsqu'un ver produit un fèces, c'est la fonction *writeInsteadOf* qui est appelée car elle a la particularité de ne remplacer que les voxdéfinitionels d'un certain état, ex. les pores, par un autre. Cette fonction nécessite 0,33 ms par appel. Quant à la modification d'une pièce avec la fonction *modifyAPiece* qui est utilisée lors du creusement d'une galerie et donc pour remplacer une liste de voxels par des voxels « pore », elle nécessite 0,26 ms.

Le temps cumulé passé dans la partie « structure du sol » du modèle est en moyenne

de 15 % du temps total de simulation, cette partie est suffisamment optimisée pour les besoins actuels.

3.8 Discussion - Conclusion

Il faut souligner que le modèle de structure du sol présenté dans ce chapitre est la représentation informatique que l'on a souhaité faire de la structure du sol. L'avantage de ce modèle est qu'il peut être adapté à divers agents structurants, ce qui était un des objectifs. Pour cela, nous avons privilégié un modèle en 3D et basé sur des voxels. Cependant, la conception du modèle ne permet pas de rendre compte de toutes les échelles de la structure du sol et il faudra garder un facteur proche de 10^3 entre la taille d'un voxel et celle de l'environnement.

Jusqu'à présent, seuls trois états de voxels ont été utilisés (pore, solide minéral et matière organique). D'autres états pourraient être nécessaires et déjà un état correspondant à la matière organique humifiée et à un solide dense ont été ajoutés dans les fichiers de configuration d'une des stratégies d'initialisation des pièces. Il faut néanmoins souligner que plus il y a d'états et plus la modélisation des agents structurants se complexifie. En effet, il faut rendre compte de leur comportement vis à vis de ces nouveaux états. Par ailleurs, plus il y aura d'états et moins l'encodage des pièces devrait diminuer leur empreinte mémoire.

Autour de ce modèle de structure du sol, un gestionnaire des demandes des agents structurants doit être construit. Il est spécifique aux agents structurants utilisés et il permet de coordonner les demandes de chargement et déchargement des pièces. Ce gestionnaire des demandes doit aussi prendre en compte les caractéristiques de l'ordinateur utilisé (selon sa mémoire vive notamment) afin d'ajuster le nombre de pièces chargeable au même moment.

3.9 Références

- Alexa, M., Behr, J., Cohen-Or, D., Fleishman, S., Levin, D., and Silva, C. T. (2003). Computing and rendering point set surfaces. *IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics*, 9(1):3–15. [51](#)
- Ashburner, J. and Friston, K. J. (2000). Voxel-based morphometry—the methods. *NeuroImage*, 11(6):805–821. [48](#)
- Caon, M. (2004). Voxel-based computational models of real human anatomy: a review. *Radiation and Environmental Biophysics*, 42(4):229–235. [48](#)
- Cignoni, P., Montani, C., Rocchini, C., and Scopigno, R. (2003). External memory management and simplification of huge meshes. *Visualization and Computer Graphics, IEEE Transactions on*, 9(4):525–537. [51](#)
- Crassin, C. (2011). *GigaVoxels: A Voxel-Based Rendering Pipeline For Efficient Exploration Of Large And Detailed Scenes*. Ph. d. thesis, Université de Grenoble. [48](#)
- De Carlo, F., Guersoy, D., Marone, F., Rivers, M., Parkinson, D. Y., Khan, F., Schwarz, N., Vine, D. J., Vogt, S., Gleber, S.-C., Narayanan, S., Newville, M., Lanzirotti, T., Sun, Y.,

- Hong, Y. P., and Jacobsen, C. (2014). Scientific data exchange: a schema for HDF5-based storage of raw and analyzed data. *Journal of synchrotron radiation*, 21(6):1224–1230. [62](#)
- Dexter, A. (1988). Advances in characterization of soil structure. *Soil and Tillage Research*, 11(3–4):199–238. [47](#), [48](#), [49](#)
- Dougherty, M. T., Folk, M. J., Zadok, E., Bernstein, H. J., Bernstein, F. C., Eliceiri, K. W., Benger, W., and Best, C. (2009). Unifying biological image formats with HDF5. *Communications of the ACM*, 52(10):42–47. [62](#)
- Folk, M., Heber, G., Koziol, Q., Pourmal, E., and Robinson, D. (2011). An overview of the HDF5 technology suite and its applications. In *Proceedings of the EDBT/ICDT 2011 Workshop on Array Databases*, pages 36–47, Uppsala, Sweden. ACM. [62](#)
- Gobbetti, E. and Marton, F. (2005). Far voxels: a multiresolution framework for interactive rendering of huge complex 3D models on commodity graphics platforms. *ACM Trans. Graph.*, 24(3):878–885. [48](#)
- Helliwell, J. R., Sturrock, C. J., Grayling, K. M., Tracy, S. R., Flavel, R. J., Young, I. M., Whalley, W. R., and Mooney, S. J. (2013). Applications of x-ray computed tomography for examining biophysical interactions and structural development in soil systems: a review. *European Journal of Soil Science*, 64(3):279–297. [48](#)
- Hosoi, F. and Omasa, K. (2006). Voxel-based 3-d modeling of individual trees for estimating leaf area density using high-resolution portable scanning lidar. *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions on*, 44(12):3610–3618. [48](#)
- Könnecke, M., Akeroyd, F. A., Bernstein, H. J., Brewster, A. S., Campbell, S. I., Clausen, B., Cottrell, S., Hoffmann, J. U., Jemian, P. R., Männicke, D., Osborn, R., Peterson, P. F., Richter, T., Suzuki, J., Watts, B., Wintersberger, E., and Wuttke, J. (2015). The NeXus data format. *Journal of Applied Crystallography*, 48(1):301–305. [62](#)
- Lindstrom, P. (2000). Out-of-core simplification of large polygonal models. In *Proceedings of the 27th annual conference on Computer graphics and interactive techniques*, pages 259–262. ACM Press/Addison-Wesley Publishing Co. [51](#)
- Lindstrom, P. and Pascucci, V. (2002). Terrain simplification simplified: a general framework for view-dependent out-of-core visualization. *Visualization and Computer Graphics, IEEE Transactions on*, 8(3):239–254. [51](#)
- Moreau, E., Velde, B., and Terribile, F. (1999). Comparison of 2D and 3D images of fractures in a vertisol. *Geoderma*, 92(1–2):55–72. [47](#)
- Richter, R., Discher, S., and Döllner, J. (2015). Out-of-core visualization of classified 3D point clouds. In Breunig, M., Al-Doori, M., Butwilowski, E., Kuper, P. V., Benner, J., and Haefele, K. H., editors, *3D Geoinformation Science*, Lecture Notes in Geoinformation and Cartography, pages 227–242. Springer International Publishing. [51](#)
- Richter, R., Kyprianidis, J. E., and Döllner, J. (2013). Out-of-core GPU-based change detection in massive 3D point clouds. *Transactions in GIS*, pages n/a–n/a. [51](#)
- Słonina, M., Goździewski, K., and Migaszewski, C. (2015). Mechanic: The MPI/HDF code framework for dynamical astronomy. *New Astronomy*, 34(0):98–107. [62](#)

- Taina, I. A., Heck, R. J., and Elliot, T. R. (2008). Application of x-ray computed tomography to soil science: A literature review. *Canadian Journal of Soil Science*, 88(1):1–19. [48](#)
- Vitter, J. S. (2001). External memory algorithms and data structures: dealing with massive data. *ACM Comput. Surv.*, 33(2):209–271. [51](#)
- Vogel, H.-J. (1997). Morphological determination of pore connectivity as a function of pore size using serial sections. *European Journal of Soil Science*, 48(3):365–377. [47](#)
- Young, I. M., Crawford, J. W., and Rappoldt, C. (2001). New methods and models for characterising structural heterogeneity of soil. *Soil and Tillage Research*, 61(1):33–45. [48](#)

Chapter 4

Implémentation d'un modèle biologique : les agents vers de terre

Sommaire

4.1 Introduction	72
4.2 Les agents vers de terre : caractéristiques et hypothèses réalisées	74
4.2.1 Caractéristiques morphologiques	74
4.2.2 Caractéristiques comportementales : le mouvement	74
4.2.2.1 Comportements implémentés	74
4.2.2.2 Mouvement d'un ver de terre : spatialité et temporalité	75
4.2.2.3 La création de galeries : ingestion <i>vs.</i> poussement des particules ?	76
4.2.3 Comportement physiologique : système digestif	77
4.2.3.1 Description du modèle de système digestif	77
4.2.3.2 Forme des déjections : fèces et turricules	79
4.2.4 Champ de perception : une caractéristique ajoutée au ver virtuel	79
4.2.4.1 Intérêt du champ de perception	79
4.2.4.2 A la recherche de matière organique	79
4.2.4.3 Relation avec la porosité et la densité apparente	80
4.2.4.4 Forme et fonctionnement du champ de perception	80
4.2.5 Conclusion - liste des paramètres d'entrée utilisés	81
4.3 Implémentation détaillée des vers de terre	83
4.3.1 L'action de creuser : création et gestion des galeries	83
4.3.1.1 Forme des galeries	83
4.3.1.2 Gestion de la trajectoire et des galeries	87
4.3.1.3 Modification de la structure du sol	92
4.3.1.4 Etapes de création d'une galerie - diagramme d'activités	93
4.3.2 L'action de bouger dans ses galeries : utilisation du système de gestion des galeries	95
4.3.3 Action de créer des déjections : fèces ou turricule	95
4.3.3.1 Stratégie de production et de positionnement des déjections	95
4.3.3.2 Stratégie de production et de positionnement des turricules	96
4.3.3.3 Diagramme d'activité de la production de fèces	96
4.4 Paramétrisation des vers	99

4.4.1	Introduction	99
4.4.2	Cas des endogés, une étude en microcosmes	99
4.4.2.1	Introduction	100
4.4.2.2	Materials and Methods	101
4.4.2.3	Results	103
4.4.2.4	Discussion	110
4.4.2.5	Conclusion	111
4.4.3	Compléments bibliographiques pour la paramétrisation et la calibration du modèle	112
4.4.3.1	<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny, 1826)	115
4.4.3.2	<i>Allolobophora rosea</i> (Savigny, 1826)	116
4.4.3.3	<i>Lumbricus terrestris</i> (Linné, 1758) adulte	116
4.4.3.4	<i>Nicodrilus giardi</i> (Ribaucout, 1901)	117
4.4.3.5	Taux d'assimilation de la matière organique	117
4.5	Analyse de sensibilité du modèle	118
4.5.1	Métriques de sortie calculées	118
4.5.2	Analyse de sensibilité de Morris	119
4.5.2.1	Principes de la méthode de Morris	119
4.5.2.2	Mise en place de l'analyse	120
4.5.2.3	Résultats et discussion	122
4.5.2.4	Conclusion et recommandations	127
4.6	Analyse des résultats et calibration du modèle	128
4.6.1	Variabilité des métriques de sortie	128
4.6.1.1	Introduction	128
4.6.1.2	Méthodes utilisées	129
4.6.1.3	Résultats	129
4.6.2	Calibration du modèle basée sur la longueur des galeries	129
4.6.2.1	Pourquoi calibrer cette métrique est utile et nécessaire ?	129
4.6.2.2	Méthode utilisée	132
4.6.2.3	Résultats et discussions	133
4.7	Discussion des hypothèses	137
4.8	Conclusion du chapitre	138
4.9	Références	139

4.1 Introduction

Ce chapitre présente le modèle d'agent ver de terre. Nous utiliserons le terme de **bioturbation** qui englobe à la fois la **création de galeries** et la **production de déjections** par les vers, ces deux actions amènent à la création de porosité tubulaire et d'agrégation respectivement. Il existe deux types de déjections, les fèces qui sont produits au sein des galeries et les turricules qui sont produits à la surface.

Seuls les vers anéciques et les vers endogés ont été modélisés car ils sont majoritaires dans les sols cultivés (Peigné et al., 2009; Pélosi et al., 2014). Par ailleurs, ils sont connus pour impacter fortement la structure du sol (Bouché, 1977). Les épigés sont plus rares dans les systèmes cultivés ce qui s'explique notamment par les perturbations fréquentes et fortes de leur milieu de vie, la surface du sol, liées au travail mécanique. Les épigés produisent des déjections en surface et ne creusent quasiment pas de galeries qui sont dans tous les cas très superficielles. Ainsi, l'impact de leur non prise en compte se limite à la couche la plus superficielle du sol.

Pour rappel, les espèces anéciques sont considérées comme des espèces qui creusent des galeries permanentes et plutôt verticales; elles se nourrissent de matières organiques en surface et produisent des turricules à la surface. Les espèces endogés sont des espèces qui creusent des galeries horizontales à sub-horizontales, temporaires et qui sont rebouchées partiellement par les fèces produits. Les endogés se nourrissent de la matière organique contenue dans le sol qu'ils ingèrent avec de la matière minérale.

Il y a une variabilité de l'activité de bioturbation au sein des catégories écologiques. Par exemple, au sein des anéciques, l'espèce *Nicodrilus giardi* est considérée comme un anécique strict (Bouché, 1972, 2014) qui creuse un réseau de galeries plus ramifié et plus complexe que *Lumbricus terrestris* qui est considérée comme un épi-anécique (Bouché, 1972, 2014) (Figure 4.1).

Il existe la même variabilité de la bioturbation au sein des endogés, par exemple, *Allolobophora chlorotica* est parfois considérée comme une espèce épi-endogée (Bouché, 1977; Le Couteulx et al., 2015) qui creuse des galeries plus en surface que d'autres endogés tels que *Allolobophora icterica* qui est un endogé strict (Bastardie et al., 2005b).

Ainsi, il existe un continuum d'espèces entre les trois catégories écologiques (Figure 4.2). Dans le cadre de la modélisation de l'activité de bioturbation des vers de terre, on ne peut se contenter de les modéliser au niveau des catégories écologiques car il existe de grandes différences dans la bioturbation des espèces qui composent ces catégories. C'est pourquoi, le modèle d'agent ver de terre sera construit puis calibré dans l'objectif de refléter les différences inter-espèces.

Ce chapitre s'organise en cinq sections qui correspondent aux différentes étapes de construction et d'exploitation du modèle. La première (*i*) présente les différentes hypothèses utilisées pour passer d'un ver réel à un modèle; la seconde (*ii*) présente l'implémentation du modèle et les principales actions permises aux vers virtuels; la troisième partie (*iii*) présente, pour la calibration ultérieure du modèle, une expérience sur l'activité de bioturbation de trois vers endogés ainsi qu'une revue de la littérature. La quatrième partie (*iv*) détaille l'analyse de sensibilité réalisée et finalement la cinquième partie (*v*) présente un essai de calibration du modèle.

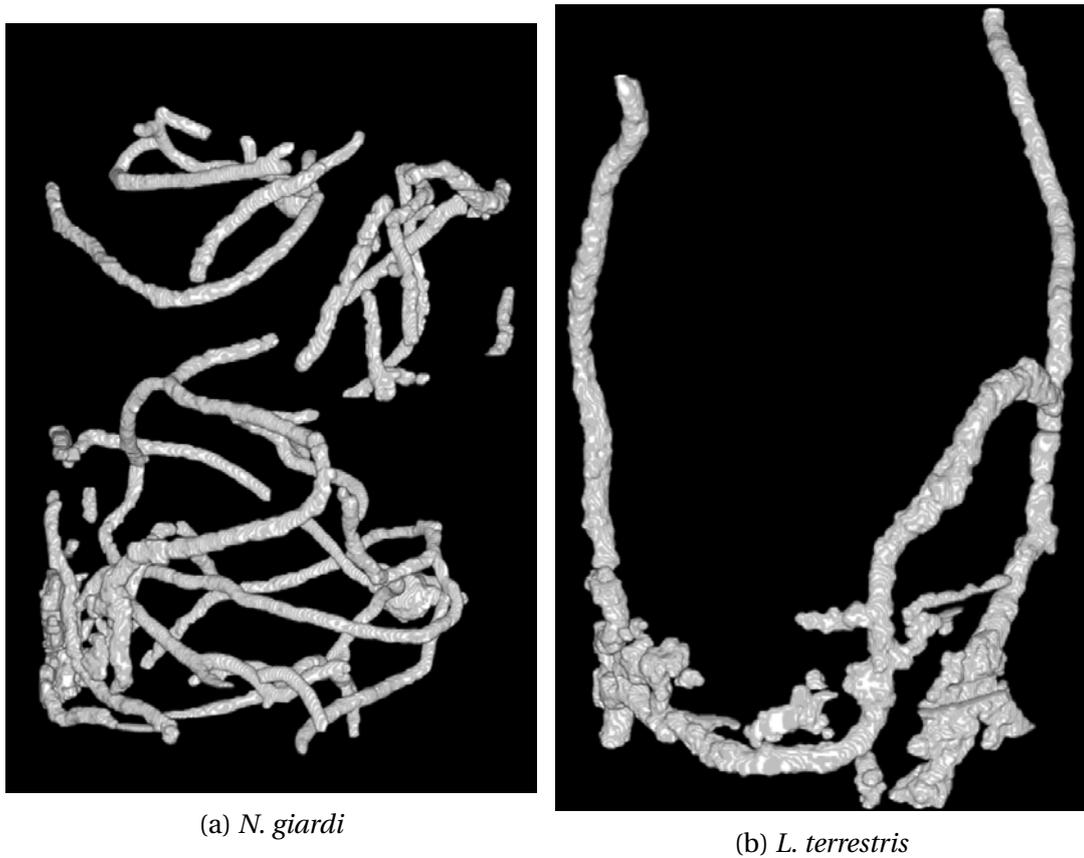


Figure 4.1 – Réseau de galeries après 60 jours de bioturbation de *N. giardi* et *L. terrestris*

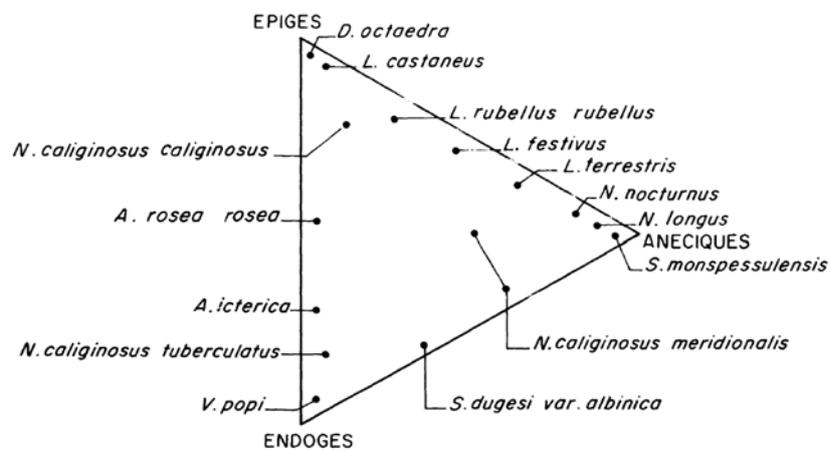


Figure 4.2 – Position de différentes espèces de ver de terre entre les différentes catégories écologiques (Bouché, 1977)

4.2 Les agents vers de terre : caractéristiques et hypothèses réalisées

Dans cette première partie, les caractéristiques majeures des vers de terre virtuels sont présentées. Elles sont issues de simplifications faites depuis la réalité, *i.e.* ce que l'on a retenu d'un ver de terre réel, mais aussi de caractéristiques ajoutées aux vers de terre virtuels (voir chapitre 1.2.1). L'implémentation détaillée des caractéristiques retenues et ajoutées aux vers sera abordée au chapitre 4.3.

Pour représenter les vers de terre, nous avons sélectionné des caractéristiques morphologiques, comportementales et physiologiques d'un ver de terre réel. C'est la différence de l'une ou plusieurs de ces caractéristiques qui permet de représenter les différentes espèces existantes dans les sols, et en particulier dans les sols cultivés. Seules les caractéristiques qui impactent la bioturbation des vers de terre seront analysées dans ce chapitre.

Certaines caractéristiques ont été ajoutées aux vers de terre et principalement une zone de perception qui correspond au volume de sol dans lequel un ver perçoit la composition du sol. L'utilisation de ces caractéristiques ajoutées a toujours pour but d'approximer un comportement ou une propriété supposée ou observée du ver de terre, par exemple pour la zone de perception, la capacité d'un ver à repérer un volume riche en matière organique (Cook and Linden, 1996). En outre, il s'agit de proposer un mécanisme sous-jacent à un comportement ou une propriété des vers de terre qui n'ont pas été renseignés et qui sont susceptibles d'affecter l'activité de bioturbation des vers.

4.2.1 Caractéristiques morphologiques

Tout d'abord, les vers de terre ne sont pas représentés explicitement dans le modèle : il n'y a pas de voxels dont l'état correspond à un ver de terre. Néanmoins, une forme implicite leur est donnée: un disque de rayon fixe. Cela correspond à la section d'un cylindre, qui est une forme fréquemment utilisée pour décrire les vers de terre et leurs galeries (Bouché, 2014; Capowiez et al., 1998; Jégou et al., 1999); la figure 4.3 donne un exemple d'une galerie cylindrique. Le rayon¹ du disque correspond à celui du ver de terre et il ne varie pas au cours d'une simulation. Ce disque est utilisé comme précurseur pour générer l'impact des vers de terre sur la structure tubulaire du sol (voir chapitre 4.2.2.2), ce qui signifie qu'ils creusent des galeries cylindriques.

Ce choix d'une représentation implicite des vers de terre correspond à notre hypothèse que le corps du ver ne participe pas ou peu à la bioturbation : on agrège la création de galeries et la production de déjections, au niveau de la tête du ver.

4.2.2 Caractéristiques comportementales : le mouvement

4.2.2.1 Comportements implémentés

Cinq comportements ont été implémentés aux agents ver, trois correspondent à des mouvements (creuser, se déplacer ou attendre) et deux correspondent à la produc-

1. on utilise le rayon plutôt que le diamètre pour pouvoir positionner la tête du ver de terre au niveau du voxel central, ce qui ne serait pas possible pour un diamètre impair

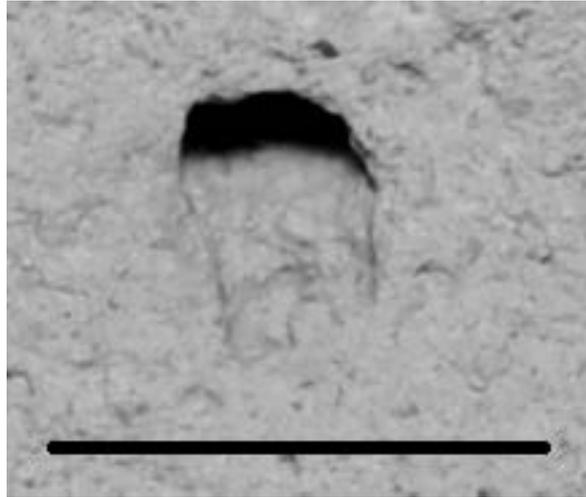


Figure 4.3 – Exemple d'une galerie de ver de terre avec une forme cylindrique caractéristique

tion de déjections (fèces, turricules). Ces deux derniers comportements sont détaillés au chapitre 4.2.3.

Les comportements de mouvement sont :

- **Creuser** une galerie, ce qui implique un impact sur la structure du sol;
- **Se déplacer** au sein de ses galeries sans creuser, qui peut être subdivisé en deux sous-actions :
 - se déplacer au sein de ses galeries;
 - se déplacer en direction d'une extrémité de sa galerie à savoir vers la surface ou vers les couches plus profondes. Ce type de déplacement est utilisé par les anéciques;
- **Attendre**.

Dans tout le reste du manuscrit, le terme « mouvement » sera utilisé comme synonyme de ces trois comportements. Le choix de ces comportements est lié à ceux pris en compte par [Bastardie et al. \(2005b\)](#), nous avons simplement subdivisé l'action de se déplacer en deux sous-actions.

En ce qui concerne la paramétrisation des agents, le modèle nécessite :

- la probabilité de chacune de ces trois principales actions : P_WAIT, P_MOVE et P_BURROW;
- la vitesse d'un ver lorsqu'il creuse (BURROW_SPEED) ou qu'il se déplace (MOVE_SPEED).

4.2.2.2 Mouvement d'un ver de terre : spatialité et temporalité

Les actions de mouvement et en premier lieu celle de creuser doivent être modélisées de façon suffisamment générique pour permettre de simuler ultérieurement une large gamme de réseau de galeries plus ou moins complexes (voir chapitre 4.1). Deux aspects sont à prendre en compte pour décrire les actions de mouvement : l'aspect spatial, à savoir comment le mouvement est inséré dans un environnement 3D et discret ? L'aspect temporel : à quel pas de temps les mouvements sont-ils déclenchés ?

- Spatialité

L'environnement dans lequel les vers de terre vont creuser et bouger est constitué de voxels, ce qui borne le nombre de directions qu'ils peuvent choisir. Dans notre modèle, le nombre de directions possibles pour un ver de terre a été ramené à 26, ce qui correspond aux 26 voisins d'un voxel comme le montre la figure 4.4. Il y a 8 directions horizontales (HO), 16 directions médianes (MED) et 2 directions verticales (VE).

Pour choisir une direction, lorsqu'ils creusent, les vers utilisent les paramètres d'entrée P_HO, P_MED et P_VE.

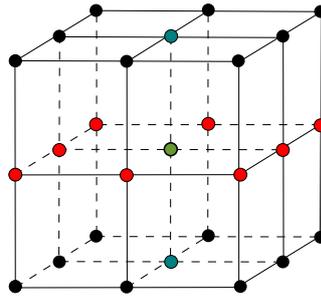


Figure 4.4 – Les 26 directions possibles pour un ver de terre situé au niveau de la sphère verte. Un déplacement vers les points rouges correspond à une direction horizontale, vers les points noirs à une direction médiane et vers les points bleus à une direction verticale

- Temporalité

Le pas de temps utilisé dans le modèle est l'heure ce qui implique que le ver est engagé pour une heure complète lorsqu'il choisit une action. Pour un ver virtuel, on agrège ainsi à l'échelle de l'heure des actions qui peuvent être plus courtes pour un ver réel. En moyenne les vers virtuels et réels passent autant de temps dans les différents mouvements.

Néanmoins, il y a dans le cas du creusement d'une galerie, des itérations au sein de l'heure afin d'éviter qu'un ver creuse pendant une heure dans la même direction. L'activité de creusement des vers est d'une manière générale divisée en sections d'un centimètre, ce qui correspond aux itérations intra-heure. Ainsi (i) tous les 1 cm, une nouvelle direction est choisie selon les paramètres d'entrée configurant le ver et (ii) lorsqu'un ver creuse à une vitesse qui n'est pas un multiple de 1 cm/h alors la décision de création du dernier centimètre est décidée selon une loi uniforme tenant compte de la distance restant à creuser. Cette technique évite d'obtenir des réseaux trop linéaires, ce qui ne permettrait pas de représenter toutes les espèces.

4.2.2.3 La création de galeries : ingestion vs. poussement des particules ?

Deux manières de créer des galeries sont répertoriées dans la littérature : en poussant les particules de sol ou en les ingérant (Barnett et al., 2009; Dexter, 1978). On distinguera bien la notion de particules ingérées vs. poussées. Lorsque nous utilisons le terme d'ingestion de particules ou de particules ingérées, nous faisons uniquement référence aux particules qui se retrouvent dans le tube digestif d'un ver, il n'y a pas ici de particules

qui sont poussées par le ver. En outre, l'ingestion de particules, c'est le résultat produit par l'action d'ingérer des particules qui elle, peut amener le ver à pousser des particules.

Le poussement des particules est lié à la pression radiale qu'exerce un ver de terre sur les parois d'une galerie ce qui entraîne, notamment, un élargissement de la galerie. Il est aussi lié à la pression axiale exercée au niveau du prostomium du ver, pour plus de détails voir [Keudel and Schrader \(1999\)](#); [McKenzie and Dexter \(1988a,b\)](#); [Quillin \(2000\)](#). Le déterminisme de ces actions est notamment lié à la catégorie écologique du ver.

- Catégorie écologique

Des déplacements de particules ont été fréquemment observés ou déduits chez les espèces anéciques avec des conséquences sur la densité apparente autour des galeries ([Barnett et al., 2009](#); [Binet and Curmi, 1992](#); [Rogasik et al., 2014](#); [Schrader et al., 2007](#)). [Barnett et al. \(2009\)](#) observent chez *A. longa* et *L. terrestris*, un déplacement de sol autour des galeries avec un déplacement plus prononcé autour de celles de *L. terrestris*. Dans les deux cas, les déplacements dus à la pression axiale sont moins importants que ceux dus à la pression radiale et plus l'on s'éloigne du ver et moins les déplacements engendrés par ces pressions sont importants. Les déplacements de particules ont engendré une augmentation de 0.2 et 0.8 mm du rayon de la galerie pour respectivement *A. longa* et *L. terrestris*. Il faut mettre en perspective cette valeur avec le rayon moyen de leurs galeries, autour de 4 mm pour *L. terrestris* selon [Bastardie et al. \(2003\)](#).

Même si les endogés peuvent exercer une pression radiale et axiale ([Keudel and Schrader, 1999](#); [McKenzie and Dexter, 1988a,b](#)), [Dexter \(1978\)](#) estiment que la création de galeries de *A. caliginosa*, se fait principalement par ingestion car il n'observe pas de signes indiquant que des particules aient été poussées.

Ainsi, en ce qui concerne la catégorie écologique, les anéciques semblent plus enclin à créer des galeries en poussant les particules que les endogés.

Le faible impact du déplacement de particules sur la porosité tubulaire chez les anéciques, ainsi que son absence chez certains endogés expliquent pourquoi nous n'avons pas pris en compte explicitement le déplacement de particules dans le modèle.

4.2.3 Comportement physiologique : système digestif

Chez les endogés, la création de galeries et la production de fèces sont liées puisque sans l'ingestion de sol, il n'y a pas de fèces à égréger. Chez les anéciques, c'est aussi le cas puisqu'un mélange entre les débris végétaux et de la matière minérale est opéré par les vers. La creusement de galeries ayant déjà été abordé dans le chapitre précédent, nous n'abordons ici que le système digestif du ver de terre pour compléter notre approche de la bioturbation en intégrant la production de déjections.

4.2.3.1 Description du modèle de système digestif

Deux types de déjections existent :

- les fèces, *i.e.* qui sont des déjections produites au sein des galeries (Figure 4.5);
- les turricules qui sont des déjections de surface (Figure 4.6).

Ces comportements ont un rôle important dans la production de porosité d'agrégation qui correspond à la porosité entre les déjections. Les deux comportements de production

de déjections sont liés au système digestif du ver de terre, c'est pourquoi nous allons baser leur déclenchement sur le fonctionnement de celui-ci.

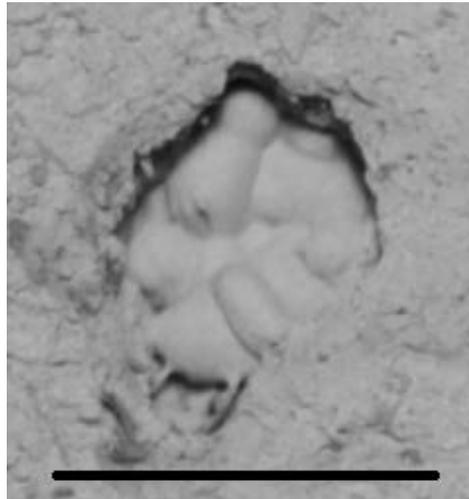


Figure 4.5 – Un fèces produit dans une galerie par un ver endogé. La ligne noire représente 1 cm



Figure 4.6 – Un turricule produit à la surface (G. Pérès)

Le système digestif des vers de terre a été assez fréquemment étudié, soit de manière directe en mesurant le temps de transit dans l'intestin, le taux d'absorption ou encore le volume intestinal (Bolton and Phillipson, 1976; Curry and Schmidt, 2007; Hartenstein and Amico, 1983; Taylor and Taylor, 2014), soit indirectement en mesurant la production de déjections (Perreault et al., 2007; Perreault and Whalen, 2006; Scheu, 1987). Cependant, les éléments qui déclenchent la production d'une déjection ne sont pas explicitement connus, c'est pourquoi dans le cadre du modèle, deux stratégies basées sur le volume intestinal ou le temps de transit ont été implémentées (voir chapitre 4.3.3.1).

Les agents vers de terre possèdent un système digestif virtuel qui est modélisé dans la classe *Gut*². Cet intestin virtuel possède un volume donné (GUT_CONTENT) et un temps de transit (GUT_TRANSIT_TIME) qui sont deux caractéristiques qui rentrent en jeu pour la production de déjections. Il possède aussi un taux d'absorption de la matière organique (GUT_ABSORPTION_RATE) qui va entraîner une perte de matière organique dans le système sol. On notera que le modèle ne se bloque pas si le ver de terre stocke un volume plus important dans son intestin ni si un volume de sol passe plus de temps dans l'intestin que le temps de transit, ce qui peut arriver lorsque les vers ont une forte probabilité d'attendre (P_WAIT).

2. «l'intestin» en anglais

4.2.3.2 Forme des déjections : fèces et turricules

Si des travaux portent sur la production de fèces (Schrader, 1993; Scullion et al., 2007; Shipitalo et al., 1988; Whalen et al., 2004), leur distribution (Le Couteulx et al., 2015; Piron et al., 2012), et leur forme en 2D (McKenzie and Dexter, 1987), nous n'avons pas connaissance d'articles qui étudient la forme des déjections en 3D. C'est pourquoi plusieurs stratégies ont été mis en place pour former les fèces et les positionner dans les galeries. L'implémentation de ces stratégies est détaillée au chapitre 4.3.3.1.

4.2.4 Champ de perception : une caractéristique ajoutée au ver virtuel

4.2.4.1 Intérêt du champ de perception

Comme dans un système multi-agents, le ver de terre a une certaine perception de son environnement ce qui lui permet notamment de prendre des décisions. L'implémentation d'une zone de perception est pertinente pour modéliser les vers de terre car certaines caractéristiques du sol sont connues pour impacter leur activité de bioturbation. Par exemple, certaines études indiquent que les vers de terre sont attirés par la matière organique (Cook and Linden, 1996; Hughes et al., 1994). De la même manière, les vers de terre sont impactés par la porosité ou la densité du sol.

Il convient alors de mettre en place un système permettant au ver de terre de détecter et de mesurer les propriétés du sol qui peuvent potentiellement impacter sur son activité de bioturbation. C'est l'utilité du champ de perception.

4.2.4.2 A la recherche de matière organique

Il existe un lien fort entre la matière organique et les vers de terre puisque celle-ci constitue leur nourriture. Pour rendre le modèle adaptable à différentes situations de répartition de la matière organique, il est intéressant de modéliser le comportement des vers vis à vis de celle-ci. L'une des premières questions que l'on se pose est : est-ce que les vers de terre recherchent activement la matière organique et le cas échéant comment ?

Pour les endogés, plusieurs études ont montré que lorsqu'ils trouvent une zone riche en matière organique, ils l'exploitent et creusent leurs galeries autour de cette zone (Cook and Linden, 1996; Hughes et al., 1994). Cook and Linden (1996) estiment que les vers creusent aléatoirement leurs galeries jusqu'à ce qu'ils atteignent une zone riche en matière organique, sans que les critères d'atteinte, à distance ou après ingurgitation, soient précisés. En outre, ce résultat suggère que la recherche de matière organique se fait par opportunisme. Il n'y a pas à notre connaissance d'autres études qui corroborent ou infirment ce comportement.

Pour les anéciques, des études ont montré un enrichissement en carbone organique des déjections par rapport au sol environnant (Decaëns et al., 1999; Jégou et al., 2001b). Or cet enrichissement intervient alors même que les vers de terre ont absorbé du carbone lors du passage du mélange sol + matière organique dans leur intestin. Un enrichissement des fèces chez les espèces anéciques peut être expliqué par le fait qu'ils prélèvent des débris organiques en surface qu'ils mélangent à de la matière minérale. Il y a dans ce cas une recherche active de la matière organique. Il n'y a pas à notre connaissance d'études relatives à la recherche de matière organique par les anéciques lorsqu'ils creusent leurs galeries.

Différents travaux ont montré que la matière organique impacte l'activité de bioturbation des vers de terre (Cook and Linden, 1996; Hughes et al., 1994; Le Couteux et al., 2015) mais le mécanisme exact les reliant reste inconnu. Les connaissances actuelles ne permettent pas de préciser comment les vers de terre perçoivent leur environnement et de nombreuses questions restent en suspens pour mettre en place le modèle. Par exemple, pour la matière organique, les vers sont-ils capables de la repérer à distance ou bien est-ce lorsque le sol est ingéré que la détection d'une forte teneur en matière organique est faite ? Quels types de matière organique peuvent-ils repérer et y a-t-il un seuil de sensibilité ?

Une des hypothèses du modèle est que les vers de terre ne sont pas coprophages, basé sur les travaux de Hartenstein and Amico (1983) pour *L. terrestris*. Ils ne sont par conséquent pas autorisés à creuser dans leurs propres fèces.

4.2.4.3 Relation avec la porosité et la densité apparente

Parmi les différentes propriétés du sol susceptibles d'affecter le comportement de bioturbation des vers, il y a la compaction. L'augmentation de la densité apparente, de 1.39-1.47 g.cm⁻³ à 1.66-1.67 g.cm⁻³ pour Jégou et al. (2002) a amené les deux espèces anéciques *L. terrestris* et *N. giardi* à creuser un réseau de galeries moins long avec des galeries plus nombreuses mais individuellement plus courtes (Jégou et al., 2002; Rushton, 1986).

En terme de production de déjections, l'augmentation de la densité apparente augmente la production de déjections en surface jusqu'à une certaine limite (Kretzschmar, 1991)

4.2.4.4 Forme et fonctionnement du champ de perception

Dans ses travaux Bastardie (2004) utilise comme zone de perception un cône avec pour sommet la tête du ver (Figure 4.7a) et qu'il appelle le «collimateur». Néanmoins, cette vision optique³ de la zone de perception qui s'élargit lorsque l'on s'éloigne du ver, ne nous semble pas adaptée au milieu opaque qu'est le sol. En effet, dans le sol, plus l'on s'éloigne de la tête du ver et plus la probabilité d'avoir rencontré un obstacle, ex. un agrégat de sol, bloquant le signal à percevoir, dont la nature exacte reste à déterminer, nous semble importante.

Nous utilisons un cône dont la base se situe au niveau de la tête du ver de terre (figure 4.7b). L'idéal aurait été une demi-sphère car cette forme englobe tous les voxels situés à une distance définie, mais c'est techniquement plus difficile à obtenir dans un environnement discret. La forme de la zone de perception peut être modifiée suivant deux paramètres donnés lors de l'instanciation d'un ver : le rayon du cône (CONE_RADIUS) et sa hauteur (CONE_HEIGHT).

La porosité et le taux de matière organique ont été retenus pour être des paramètres susceptibles d'impacter l'activité des vers de terre. Pour chacun de ces paramètres, un seuil de sensibilité et un facteur d'impact ont été définis.

- Le seuil de sensibilité correspond à la proportion dans la zone de perception d'un état de voxel donné (MO ou pore) au delà de laquelle le ver devient sensible à cet état. Par exemple, pour la porosité si l'on définit un seuil de 30 % alors le ver ne sera sensible qu'à des taux supérieurs à 30 % dans sa zone de perception.

3. un collimateur est un dispositif optique, <https://fr.wikipedia.org/wiki/Collimateur>

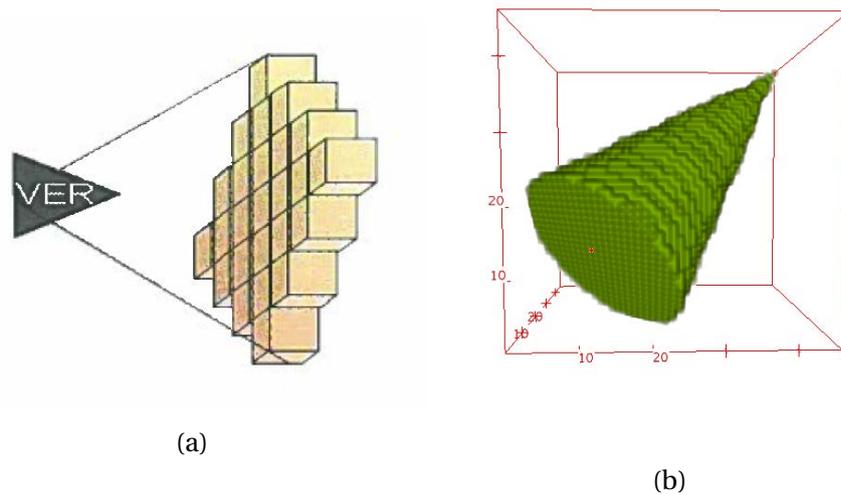


Figure 4.7 – a) Cône de perception utilisé par Bastardie (2004); b) Exemple d'un cône utilisé dans notre modèle dont la base fait 15 voxels de rayon, la hauteur 60 voxels et le vecteur directeur est $\vec{v}(1, 1, 1)$. Le point rouge symbolise la tête du ver de terre

- Lorsque le ver est rendu sensible à un état donné (MO, pore), un autre paramètre est utilisé : le facteur d'impact. Il s'agit d'un réel dans $[-1; +\infty]$ qui permet de favoriser ou défavoriser la direction « sensible ». Lorsque ce facteur est négatif, il représente une situation repoussante pour le ver et défavorise la direction et inversement lorsqu'il est positif.

4.2.5 Conclusion - liste des paramètres d'entrée utilisés

L'ensemble des paramètres utilisés dans le modèle, leur nom dans le modèle ainsi que leur gamme de variation sont détaillés dans le tableau 4.1.

		Paramètres	Nom dans le modèle	Gamme de variations
Morphologie		Rayon du ver de terre (mm)	ERTW_RADIUS	[1 ; 4,5]
Physiologie (système digestif)	Intestin	Temps de transit intestinal (h)	GUT_TRANSIT_TIME	[1 ; 20]
		Taux d'absorption de la MO (%)	GUT_ABSORPTION_RATE	[2,5 ; 45]
		Volume maximal de l'intestin	GUT_CONTENT	/
		Porosité des fèces (%)	C_POROSITY	/
	Fèces	Rayon des fèces (mm)	C_RADIUS	/
		Distance entre deux fèces (mm)	C_SPACER	/
Physiologie (locomotion)	Angle	Probabilité des angles horizontaux	P_HO]0 ; 1[
		Probabilité des angles médians	P_MED]0 ; 1[
		Probabilité des angles verticaux	P_VE]0 ; 1[
	Action	Probabilité d'attendre	P_WAIT]0 ; 1[
		Probabilité de bouger	P_MOVE]0 ; 1[
		Probabilité de creuser	P_BURROW]0 ; 1[
	Vitesse	Vitesse d'un mouvement	MOVE_SPEED	[26 ; 64,5]
		Vitesse lors du creusement	BURROW_SPEED	[1,1 ; 12,4]
	Sensibilité	Seuil au-delà duquel le vers est sensible à la MO	OM_SENSIBILITY_THRESHOLD]0 ; 100]
		Facteur appliqué en cas de sensibilité à la MO	OM_SENSIBILITY_INCREASE] -1 ; +inf[
		Seuil au-delà duquel le vers est sensible à la porosité	PORE_SENSIBILITY_THRESHOLD]0 ; 100]
		Facteur appliqué en cas de sensibilité à la porosité	PORE_SENSIBILITY_INCREASE] -1 ; +inf[
		Hauteur du cône représentant la zone de perception	CONE_HEIGHT	/
		Rayon de la base du cône représentant la zone de perception	CONE_RADIUS	/
Divers	Profondeur maximale autorisée (facultatif)	MAX_DEPTH	/	
	Profondeur initiale (facultatif)	INIT_DEPTH	/	

Table 4.1 – Paramètres utilisés pour configurer les vers de terre avec leur gamme de valeurs possibles

4.3 Implémentation détaillée des vers de terre

4.3.1 L'action de creuser : création et gestion des galeries

4.3.1.1 Forme des galeries

Dans notre modèle, les vers de terre sont représentés par un disque dont le rayon est un paramètre d'entrée (voir tableau 4.1 et chapitre 4.2.1) et donc ils creusent des galeries composées de sections cylindriques. La génération d'une telle forme, simple sur le plan mathématique et dans un espace continu, soulève de nombreux problèmes dans un espace discret, problèmes que nous allons aborder dans la suite de ce chapitre. Pour générer les cylindres, une technique basée sur la création d'un patron qui est ensuite translaté a été mise en place.

Le disque semble être un patron naturel et facile à mettre en place pour générer un cylindre : on recense tous les voxels correspondant à la base du cylindre, via l'équation d'un cercle, puis on translate itérativement ce disque pour créer le cylindre. Cette technique fonctionne bien pour tous les cylindres dont le vecteur directeur (\vec{v}) est colinéaire à \vec{x} , \vec{y} ou \vec{z} . Pour tous les autres cylindres, que l'on appellera «penchés», se pose deux problèmes pour leur génération :

1. la génération d'un disque patron sur un plan autre que les plans normaux à \vec{x} , \vec{y} ou \vec{z} . En outre, sur les plans normaux à \vec{x} , \vec{y} ou \vec{z} on peut fixer une des coordonnées en x , y ou z et utiliser l'équation d'un cercle dans notre espace 3D, ce qui n'est pas le cas pour les autres plans où nous devons utiliser l'équation d'une sphère.
2. le problème des voxels non recouverts par les translations successives du disque, comme le montre la figure 4.8 en 2D⁴. La présence de ces voxels, potentiellement des voxels solides, au sein des galeries n'est pas envisageable.

On ajoutera que l'utilisation de cylindres avec des extrémités planes se confronte au problème du passage d'un ver entre des cylindres successifs dont les vecteurs directeurs sont différents. La figure 4.9 montre un exemple de ce problème en 2D. On observe que le passage entre deux cylindres successifs est inférieur au diamètre d'un ver : $d_1 < d_{\text{ver}}$. Ainsi, ce type de cylindre n'est pas adapté pour simuler les galeries de vers de terre.

Afin de palier à l'ensemble des problèmes énoncés précédemment, nous avons utilisé des cylindres à bouts sphériques (figure 4.10 b). Ces cylindres seront ensuite appelés «cylindres sphériques».

Pour générer les cylindres sphériques, une possibilité est d'utiliser une sphère qui serait ensuite translatée autant de fois que la longueur du cylindre (en voxels). Cependant cette technique génère beaucoup de coordonnées identiques puisque les voxels sont translatés vers un de leurs voisins, en fonction du vecteur directeur \vec{v} , et donc souvent vers un voxel déjà référencé. Cela limite les performances du modèle tant sur le plan de la mémoire, avec le stockage de la même coordonnée plusieurs fois, que du temps de calcul. Des problèmes d'interrogation de la structure du sol se posent aussi, avec un biais dans les résultats en lien avec l'interrogation plusieurs fois de certaines coordonnées. Pour palier à ce problème un ensemble de voxels dits *précurseurs* a été identifié (Figure 4.11). Ce sont ces voxels qui sont translatés itérativement et qui permettent de générer le cylindre sans

4. Par facilité de lecture, nous utiliserons par la suite des exemples en 2D. Il peut exister des différences entre la 2D et la 3D et en général les problèmes que l'on soulève sont amplifiés par le passage à la 3D

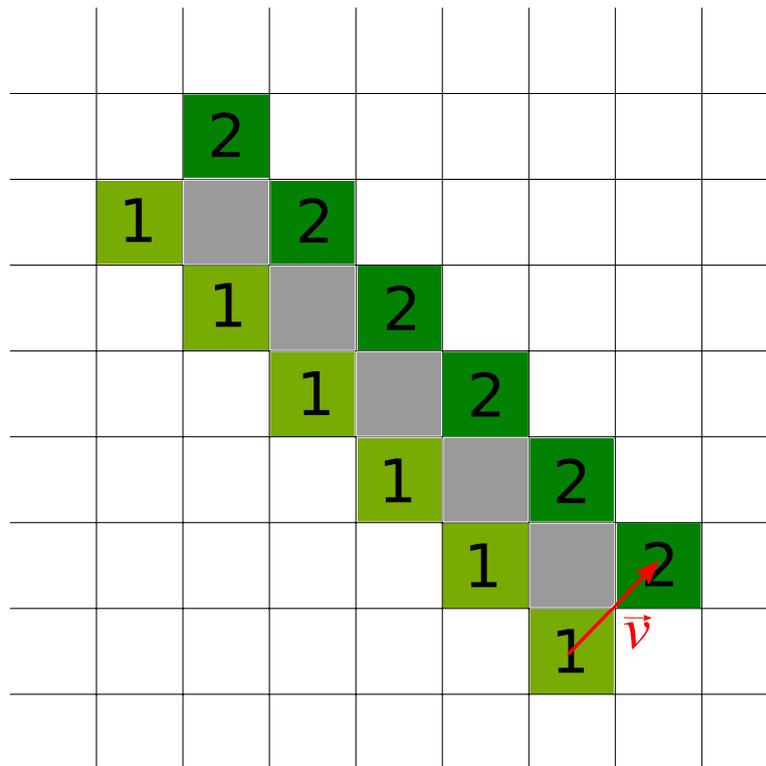


Figure 4.8 – Exemple 2D de pixels non recouverts (en gris) par la translation des pixels «1» par un vecteur $\vec{v}(1, 1)$ vers la position «2»

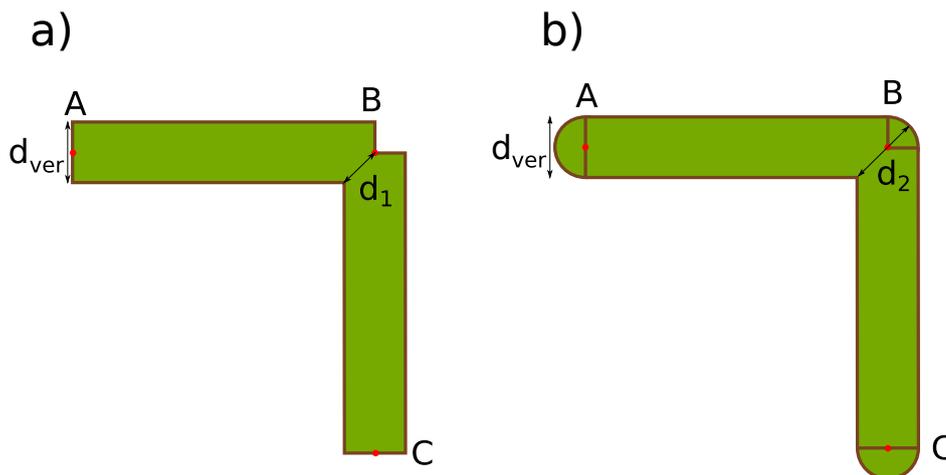


Figure 4.9 – Jonction entre a) deux cylindres classiques comparée à celle entre b) deux cylindres basés sur des sphères. d_{ver} représente le diamètre d'un ver, d_1 et d_2 représentent la largeur disponible pour le passage du ver de terre à la jonction de deux galeries. Les points rouges représentent les positions successives du vers de terre ayant permis la création des cylindres AB et BC

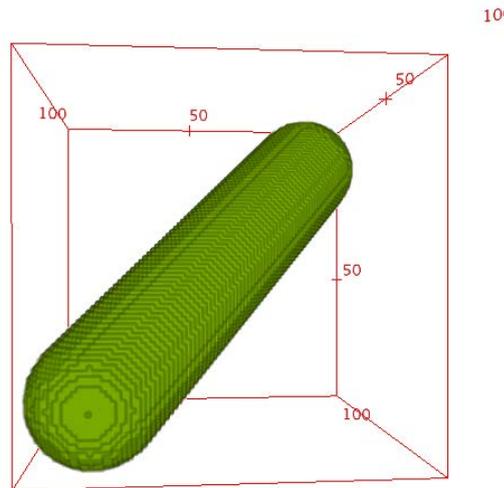


Figure 4.10 – Exemple d'un cylindre dont la base fait 15 voxels de rayon, la hauteur 60 voxels et dont le vecteur directeur est $\vec{v}(1, 1, 1)$

répétions.

La génération des cylindres se fait en C++. Les étapes de la création d'un cylindre sont :

1. La première étape consiste en la création de la sphère grâce à un algorithme récursif basé sur l'utilisation d'itérateurs et le passage par référence. Le principe est de contrôler l'ensemble des voxels du cube contenant la sphère que l'on souhaite construire. Ces voxels sont affectés ou non à la sphère en fonction de leur distance avec le voxel central;
2. Ensuite, chaque voxel appartenant à la sphère est translaté d'une itération du vecteur directeur, \vec{v} . Si le voxel translaté n'appartient plus à la sphère alors son voxel d'origine est sauvegardé comme un voxel précurseur;
3. le cylindre est alors généré par translations successives des voxels précurseurs. Le nombre d'itérations dépend de \vec{v} . Il faut adapter le nombre d'itérations car les vers doivent creuser des galeries de 1 cm mais une itération vers $\vec{v}_1(0, 0, 1)$, $\vec{v}_2(0, 1, 1)$ ou $\vec{v}_3(1, 1, 1)$ ne parcourt pas la même distance, avec respectivement une distance parcourue équivalente à 1, $\sqrt{2}$ ou $\sqrt{3}$ fois la taille d'un voxel;
4. Les cylindres créés ont leur sphère précurseuse centrée sur $(0, 0, 0)$, il convient donc de les translater en fonction de la position du ver de terre;
5. Finalement avant de transférer un cylindre au ver de terre, c.-à.d. de C++ à Python, ils sont encodés selon la norme établie pour la structure du sol (voir chapitre 4).

La plupart des cylindres à générer sont ceux dont la longueur totale est de 1 cm dans les 26 directions permises aux vers. Pour éviter de générer à chaque itération ces cylindres, un système de mise en cache a été implémenté sous python dans la classe *LoaderCylinder*. Dans un certain nombre de cas particuliers développés ci-dessous, des cylindres plus courts doivent être générés, ce qui peut occuper un espace mémoire important. C'est pourquoi le système de mise en cache décharge les cylindres les moins utilisés lorsque le nombre maximal de cylindres chargés est atteint.

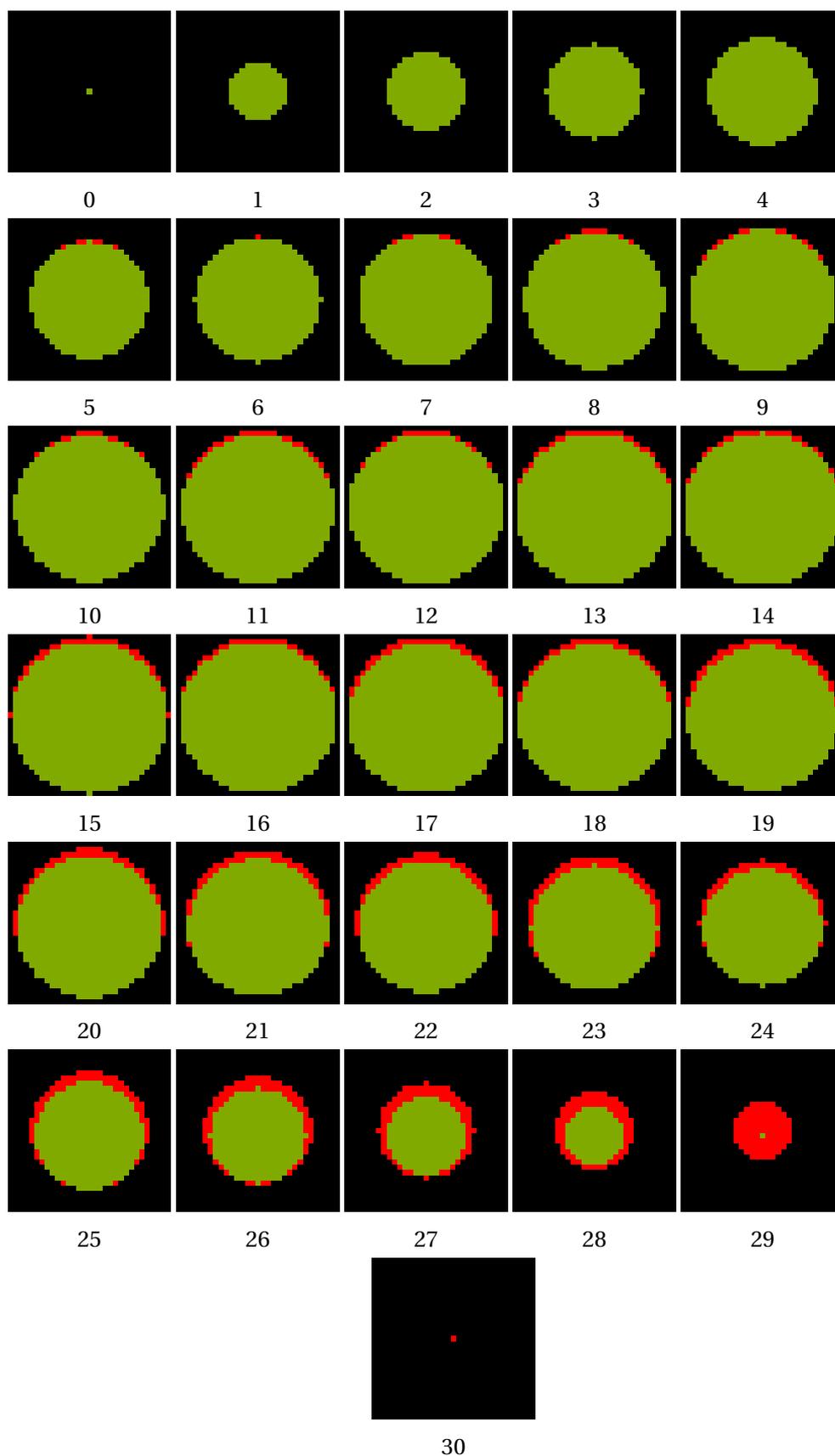


Figure 4.11 – Exemple d'une sphère de 15 voxels de rayon permettant de générer un cylindre sphérique sans répétitions de vecteur directeur $\vec{v}(-1, 0, 1)$. En vert les voxels normaux de cette sphère, en rouge les voxels précurseurs.

4.3.1.2 Gestion de la trajectoire et des galeries

Un des points clés du modèle d'agents vers de terre est la gestion de leur trajectoire et de leurs galeries.

• Utilité du système de gestion de la trajectoire

Il y a deux utilités principales au système de gestion des galeries et de la trajectoire :

- Lors de la **création de nouvelles galeries** le système de gestion des trajectoires est nécessaire pour contrôler les intersections possibles entre les galeries et aussi éviter qu'un ver creuse à nouveau dans sa propre galerie.
- Lors d'un **déplacement**, pour savoir dans quelle direction le ver peut creuser, il est nécessaire qu'il connaisse le positionnement de ses galeries.

• Solution mise en place

Plusieurs solutions sont envisageables pour ce système de gestion des galeries et de la trajectoire. Celle qui semble la plus naturelle consiste à explorer la structure du sol en tentant de découvrir les espaces assez larges pouvant être des galeries. Cela demande de faire une exploration intensive de la structure du sol, c'est aussi faire appel à une partie du programme qui est intensive en calculs. L'autre solution, plus complexe mais plus performante, est de garder en mémoire le réseau de galeries telle une carte des routes possibles pour le ver. C'est la solution qui a été privilégiée et qui est détaillée ci-dessous.

Le réseau de galeries des vers de terre est découpé en **nœuds** et **segments** (Figure 4.12). Les segments sont composés d'au moins deux nœuds principaux, comme le segment 2 de la figure 4.12. Ils peuvent aussi être complétés par d'autres nœuds qui préservent le caractère rectiligne du segment comme le nœud B du segment 1 (figure 4.12) ou bien par des nœuds ajoutés comme des *nœuds «à côté»*⁵ comme le nœud F pour le segment 1. Ces derniers ne sont pas sur le segment mais sont suffisamment proches pour y être rattachés, dans le cas de la figure 4.12, d est inférieur au seuil défini par l'utilisateur. Pour toutes les simulations réalisées jusqu'à présent, ce seuil est fixé à 1 mm. Ce dispositif est notamment utilisé lors d'un déplacement pour permettre à un ver d'atteindre n'importe quel nœud du segment sur lequel il est.

• Etapes de création d'une galerie

La création d'une nouvelle galerie passe par plusieurs étapes détaillées ci-dessous:

- Recensement des directions disponibles

Lorsqu'un ver doit creuser une galerie, une des premières étapes est d'interroger le système pour savoir dans quelles directions il peut creuser (Figure 4.19). La réponse dépend de la position du ver, du nœud sur lequel il est, et des segments auxquels appartient ce nœud. La figure 4.13 présente un exemple simplifié de trajectoires possibles ou non pour un ver situé au niveau de différents nœuds sur un segment (A, B, C) ou autour (D, E). Le cas des nœuds autour est particulier puisque le ver ne peut pas aller ni dans

5. «side node» dans le modèle

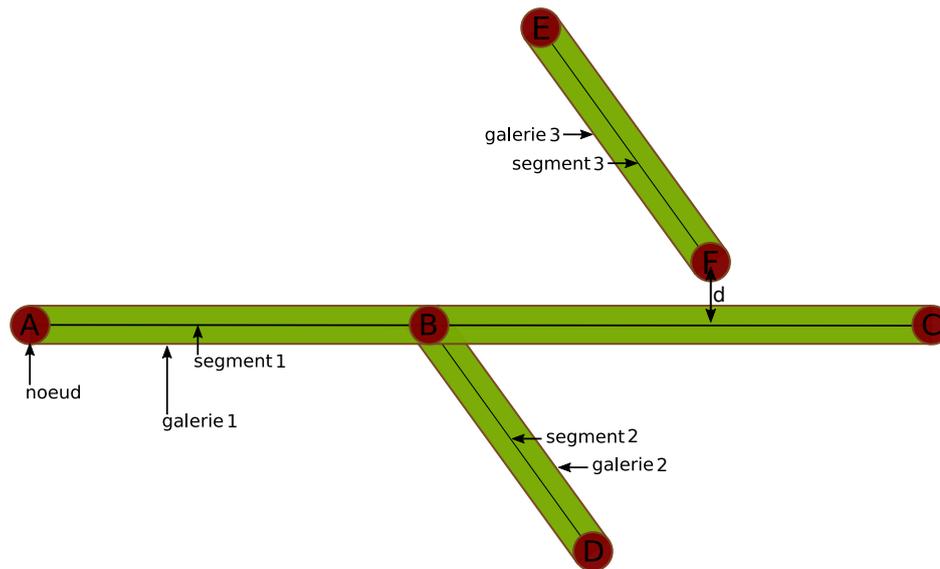


Figure 4.12 – Exemple de trois galeries découpées en nœuds et segments. d est la distance entre le nœud F et le segment [A, C]

la direction du segment auquel il appartient ni dans la direction opposée. La figure 4.13 n'intègre que deux directions sur les 26 possibles il faut réaliser le même tableau pour les autres directions.

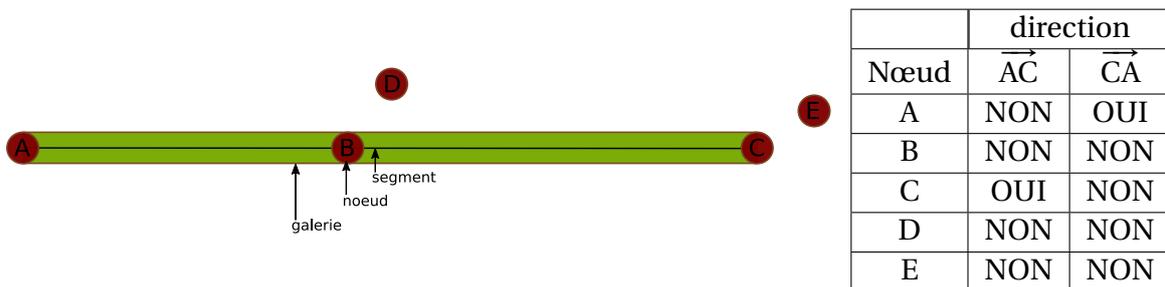


Figure 4.13 – Exemple de points avec ou sans la possibilité de créer une nouvelle galerie en fonction de la direction. Cette figure représente deux directions sur les 26 possibles, un tableau similaire doit être mis en place pour celles-ci

- Choix d'une direction

Une fois toutes les directions disponibles recensées, il s'agit d'en choisir une. Pour cela les directions disponibles sont regroupées par classe d'angles (VE, MED, HO) puis chacune des directions se voit attribuer un poids équivalent à $P_{classeangles}/N_{classeangles}$ avec $P_{classeangles}$ la probabilité de la classe d'angles auquel appartient la direction et $N_{classeangles}$ le nombre de directions répertoriées dans cette classe d'angles.

C'est à ce niveau que peut intervenir une stratégie vis à vis de la porosité ou de la matière organique (Chapitre 4.2.4.2 et 4.2.4.4). Pour chacune des directions, les caractéristiques de la zone de perception sont mesurées. Si la porosité ou le taux de matière organique dépasse le seuil défini en entrée, respectivement PORE_SENSIBILITY_THRESHOLD et OM_SENSIBILITY_THRESHOLD, alors le poids affecté à cette direction est augmenté de POROSITY_SENSIBILITY_INCREASE et OM_SENSIBILITY_INCREASE pour la porosité et la matière organique respectivement.

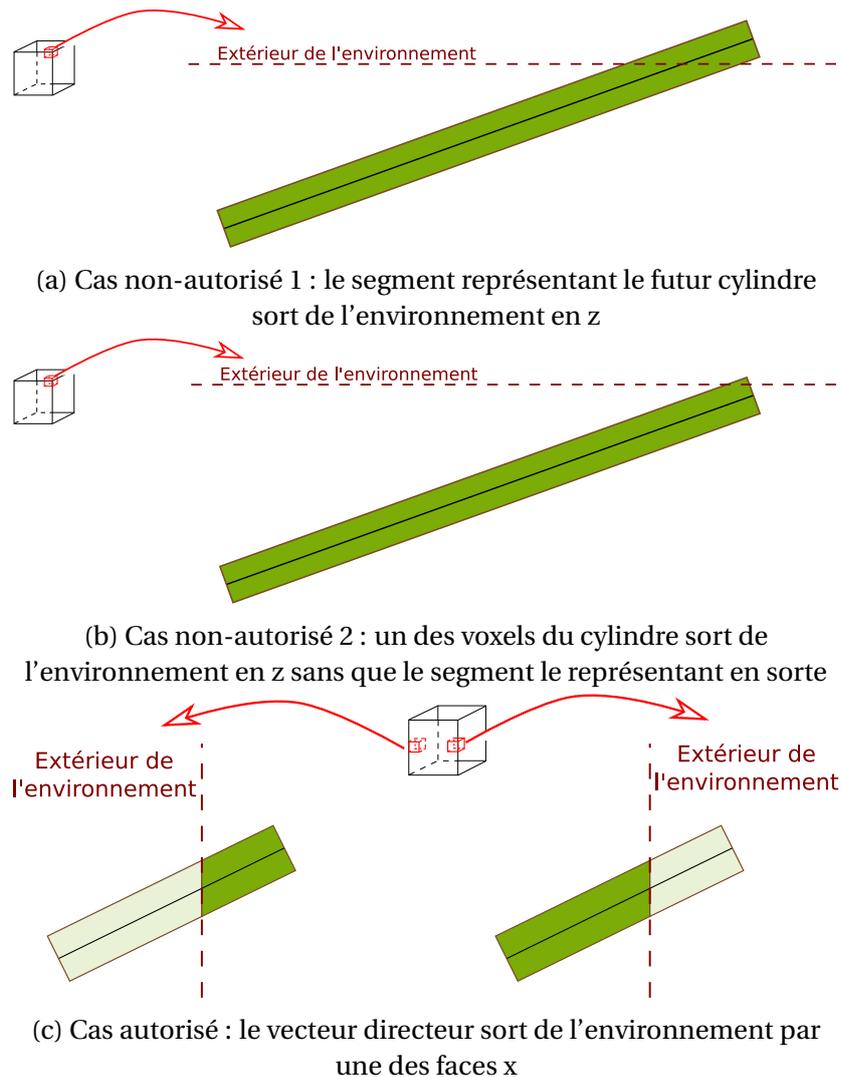


Figure 4.14 – Les différents cas de sortie d'une galerie de l'environnement

- Contrôle de la direction choisie

Une fois cette première étape effectuée, il faut contrôler que la galerie ne dépassera pas l'environnement, en sachant que l'environnement est rendu torique latéralement, c'est à dire vers $+\vec{x}$, $-\vec{x}$, $+\vec{y}$ et $-\vec{y}$, ex. un ver qui sort en $+x$ rentre en $-x$. Le dépassement de l'environnement en $+\vec{z}$ ou $-\vec{z}$ n'est pas autorisé (Figure 4.14) puisqu'il n'est pas écologiquement pertinent. Ce système de contrôle intervient à deux moments :

1. lorsque l'on est dans la phase de contrôle de la trajectoire. Ce premier cas est simple et rapide à traiter puisqu'il suffit de contrôler les coordonnées du segment correspondant à la galerie à construire;
2. lorsque le cylindre est en construction : au moment où les coordonnées du cylindre sont translatées, les coordonnées $z_{\text{voxel-bloc}}$ sont vérifiées et doivent être dans $[0; Z_{\text{voxel-bloc}}]$. Ce second contrôle est coûteux en temps de calcul puisqu'il faut contrôler tous les voxels du cylindre. Cela justifie le premier contrôle qui n'est que partiel mais qui permet de filtrer rapidement des situations non autorisées. Pour les cylindres qui traversent latéralement l'environnement, une correction de leurs coordonnées est réalisée juste après la translation du cylindre au niveau du ver de terre.

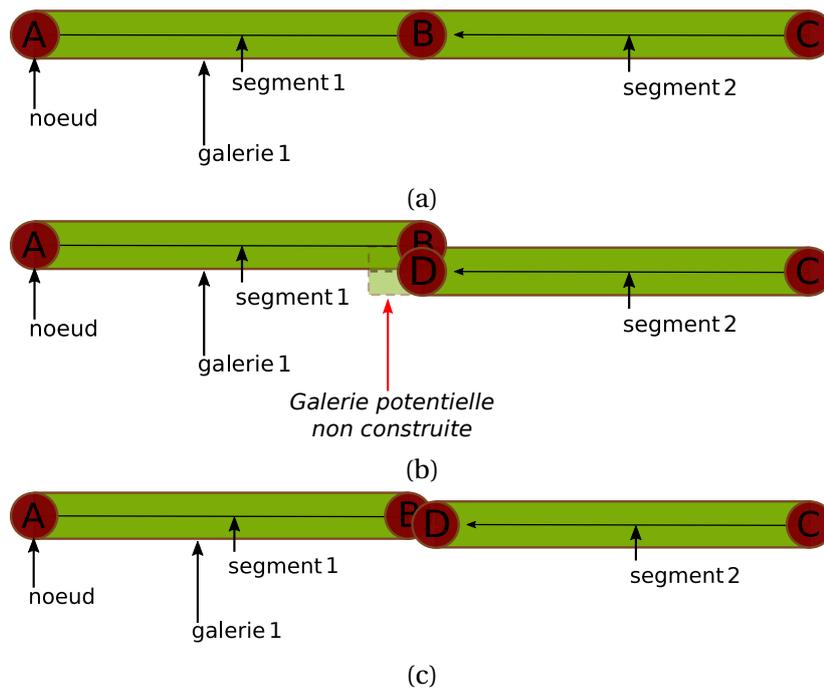


Figure 4.15 – Exemple de la fusion de galeries colinéaires

- Contrôle des intersections entre la galerie en création et les galeries existantes

Par la suite, le système contrôle si la galerie qui doit être construite intersecte d'autres galeries existantes. Deux types d'intersections sont distinguées selon qu'elles sont colinéaires ou non.

Une intersection colinéaire va entraîner la fusion des deux galeries en jeu. Plusieurs cas d'intersections colinéaires existent dans le modèle :

- deux galeries peuvent fusionner parfaitement, *i.e.* elles ont des segments directeurs qui se rejoignent (figure 4.15a). Puisqu'il y a fusion, l'extension de la galerie en construction ne s'étend pas au delà du nœud B.
- deux galeries peuvent se chevaucher sans fusionner complètement (figure 4.15b). Dans ce cas, les segments directeurs de la galerie construite et celui de la galerie en construction ne se chevauchent pas. L'extension de la galerie en construction s'arrête au niveau de celle déjà construite.
- deux galeries peuvent fusionner à distance, l'extension de la galerie en construction ne progresse pas au delà du nœud B (Figure 4.15c). Les galeries sont dans ce cas suffisamment proches pour estimer qu'elles doivent fusionner.

Il faut remarquer que dans tous les cas, les galeries ne peuvent pas se recouvrir car la progression d'une nouvelle galerie est arrêtée au niveau de l'intersection. L'intersection colinéaire est un des cas lors duquel un ver ne creuse pas un segment d'un centimètre. La gestion de la fusion des galeries en interne sépare le cas 1 des cas 2 et 3. En cas d'intersection colinéaire le ver doit attendre le prochain tour pour entamer une nouvelle action.

Le cas des intersections non colinéaires est géré différemment et notamment ce type d'intersection n'entraîne pas l'arrêt du creusement. En effet, un nœud est créé au niveau de l'intersection puis est ajouté dans la galerie en cours de creusement et dans celle en intersection afin de les relier. Ensuite le ver continue de creuser. A nouveau,

l'algorithme distingue de nombreux cas, notamment le cas des intersections «à distance» ou s'il y a une intersection entre les segments directeurs ou non (Figure 4.16). L'intersection non colinéaire est fréquente lors des simulations. Il gère aussi les cas d'intersections multiples, c'est à dire lorsqu'au cours d'une itération, le vers traverse plusieurs galeries. Le programme gère aussi les cas d'intersections non colinéaires puis colinéaire, même si l'occurrence de cette série est extrêmement rare.

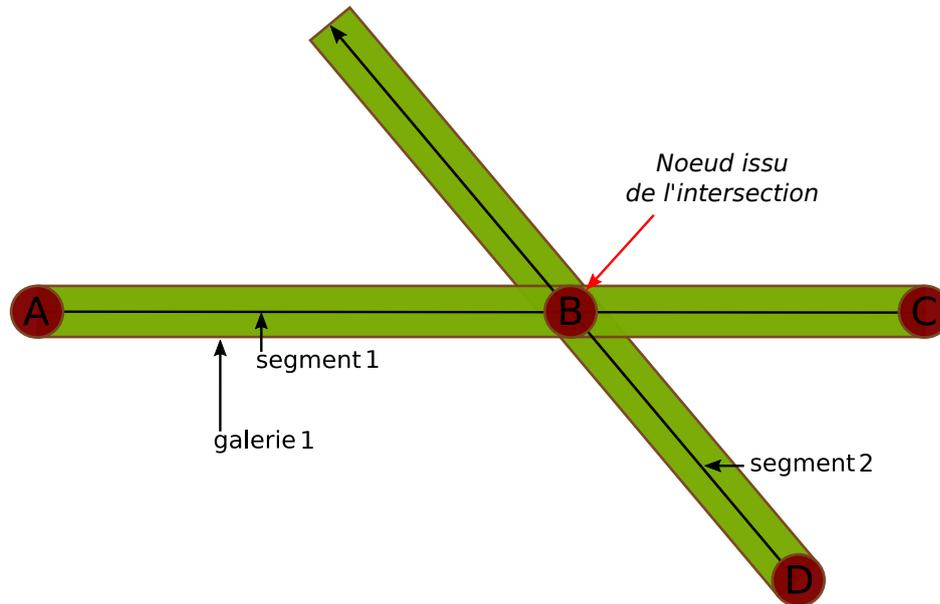


Figure 4.16 – Exemple d'une intersection non colinéaire entre une galerie existante AC et une galerie en construction ayant entraîné la création du nœud B

- Méthode de calcul des distances entre galeries

Lors de la création d'une nouvelle galerie, de nombreux calculs sont nécessaires pour tester si la nouvelle galerie intersecte d'autres galeries. Ces calculs reposent tous sur la trajectoire de la galerie, c'est à dire, le segment qui la représente. Puisque nous nous basons sur ces segments pour tester l'intersection d'une forme géométrique 3D, un seuil a été défini et qui correspond à la distance en dessous de laquelle deux segments sont dits en intersection. Dans les simulations menées jusqu'à présent ce seuil est équivalent à 1 mm.

Dans un espace discret, l'intersection de deux segments nécessite de tester si l'un des voxels d'un segment est proche d'un des voxels de l'autre segment, autrement dit calculer la distance entre toutes les combinaisons de voxels de ces deux segments. Ce processus est ainsi coûteux en temps de calcul et en mémoire. Pour améliorer les performances du modèle, le calcul des intersections a été séparé en deux étapes de performance décroissante et qui permettent de filtrer les segments potentiellement en intersection. Les étapes sont :

1. calculer la distance entre les droites issues des segments. On distingue deux cas :
 - les droites ne sont pas colinéaires. Alors la distance entre les droites (D_0) et (D_1) dans notre espace est $d(D_0, D_1) = |det(\overrightarrow{M_0D_1}, \vec{v}_0, \vec{v}_1)| / \|\vec{v}_0 \wedge \vec{v}_1\|$ avec $\overrightarrow{M_0}$ un point de la première droite, $\overrightarrow{M_1}$ un point de la seconde droite, \vec{v}_0 le vecteur directeur de la première droite, \vec{v}_1 le vecteur directeur de la seconde droite.

- si les droites sont colinéaires, alors on calcule la distance entre un point M de la première droite (D_0) et la seconde droite (D_1). La distance entre M et (D_1) est $d(M, D_1) = \|\overrightarrow{MM_0} \wedge \vec{v}\| / \|\vec{v}\|$, avec M_0 un point de la droite (D_1) et \vec{v} le vecteur directeur de la droite (D_1).
- 2. les lignes dont la distance est inférieure au seuil défini sont sélectionnées et on calcule la distance entre les segments, ce qui se fait en calculant la distance euclidienne entre toutes les combinaisons de points des deux segments.

Un exemple de la trajectoire d'un ver de terre ayant bioturbé pendant 21 jours avec une probabilité de creuser de 0,45 et une vitesse de creusement de 3,3 cm/h est présenté figure 4.17.

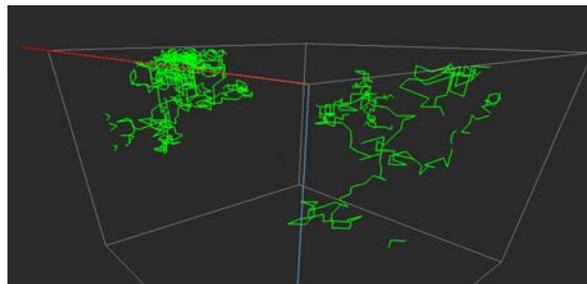


Figure 4.17 – Exemple d'une trajectoire d'un ver de terre ayant bioturbé pendant 21 jours

4.3.1.3 Modification de la structure du sol

La modification de la structure du sol avec l'ingestion des particules vient clôturer l'activité de creusement. En outre, les coordonnées du cylindre généré sont utilisées pour modifier la structure du sol virtuel. Le ver de terre creuse une galerie, il ingère tous les voxels sur son passage et les stocke dans son intestin. Après son passage, il ne reste plus que des voxels dont l'état correspond à un pore.

Un exemple de l'impact d'un ver de terre sur la structure du sol est donné figure 4.18.

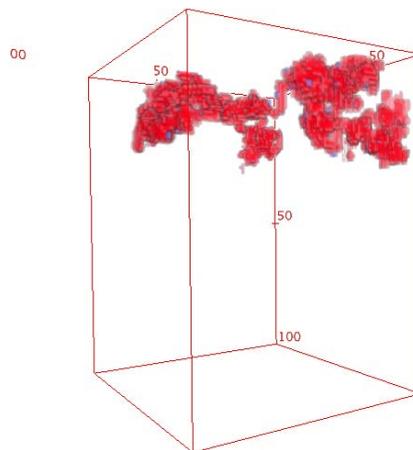


Figure 4.18 – Impact d'un ver de terre, ayant bioturbé le sol pendant 21 jours, à l'échelle des pièces. Les pièces rouges et bleues correspondent à des pièces dont la porosité a, respectivement, diminué et augmenté au cours de la simulation.

4.3.1.4 Etapes de création d'une galerie - diagramme d'activités

Pour représenter l'activité de création de galeries, un diagramme d'activités a été mis en place (Figure 4.19). En particulier, ce diagramme insiste sur l'enchaînement des différentes activités réalisées pour creuser une galerie :

1. dans un premier temps les activités relatives au recensement de toutes les directions et à leur étude *via* la zone de perception mise en place pour analyser la porosité et la matière organique;
2. puis le choix d'une des directions et le contrôle de la trajectoire afin d'éviter que la galerie qui sera construite sorte de l'environnement en +z et -z;
3. une fois qu'une direction est validée, il y a les étapes permettant la construction du cylindre par le recensement de tous les voxels qui le compose;
4. une étape de contrôle qui consiste à valider définitivement la trajectoire en contrôlant la non-sortie de la trajectoire en +z et -z
5. le contrôle des intersections avec d'autres galeries et le calcul de toutes les intersections colinéaires ou non;
6. la dernière étape vise à modifier la structure du sol virtuel et à stocker les voxels ingérés dans l'intestin. Cette action concrétise l'activité de creusement du ver.

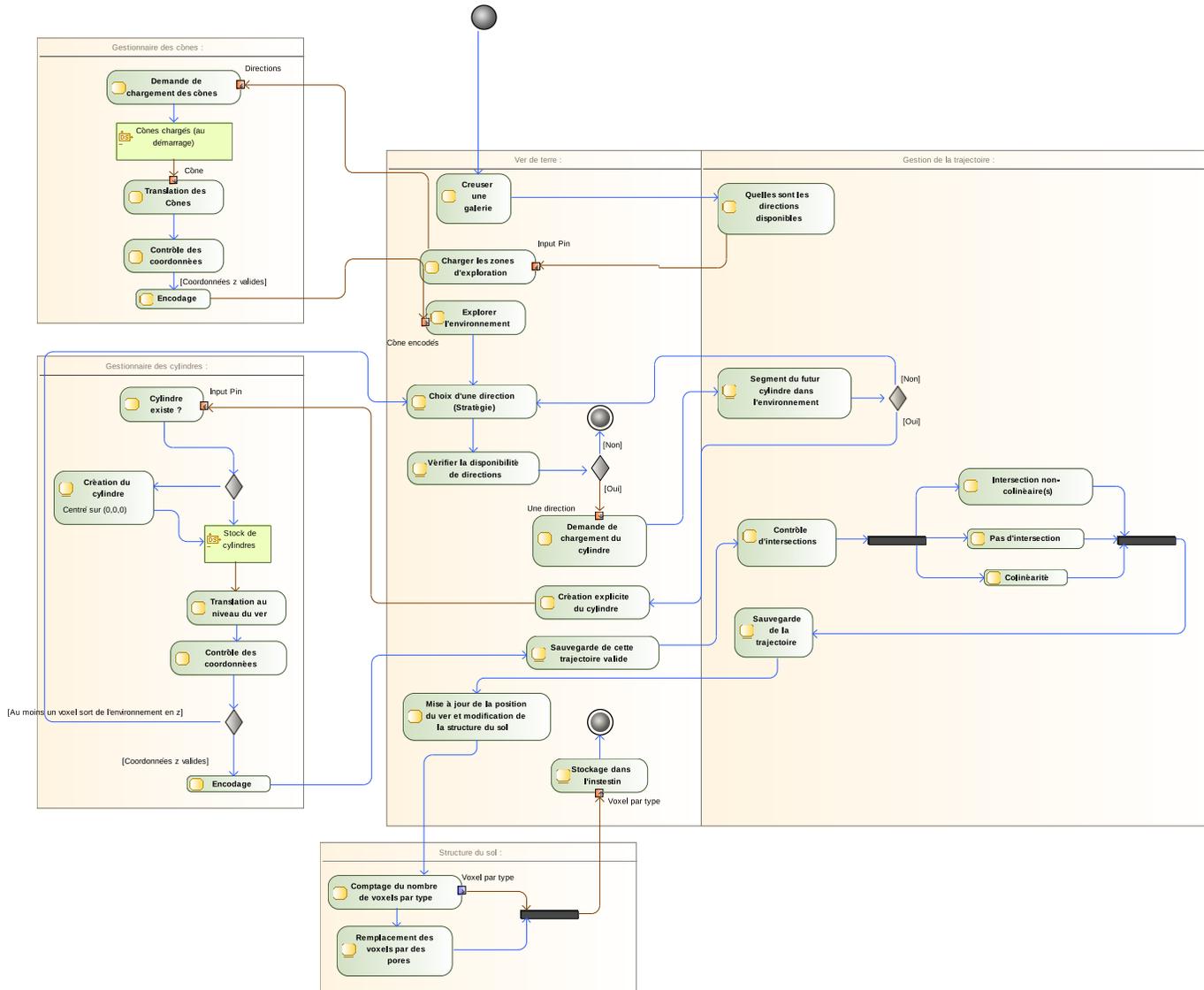


Figure 4.19 – Diagramme d'activité correspondant à l'action de creuser une galerie

4.3.2 L'action de bouger dans ses galeries : utilisation du système de gestion des galeries

L'action de bouger dans ses galeries tire partie du système de contrôle des trajectoires et des galeries. Puisque le mécanisme qui régit le déplacement des vers de terre n'est pas clairement établi, cette action se base principalement sur des tirages aléatoires.

La première étape d'un déplacement consiste à recenser tous les segments auxquels appartient le nœud sur lequel le ver se situe. Parmi ces segments, un est choisi au hasard et la position du nœud sur celui-ci est relevée. En fonction de cette position, une direction est choisie, c-à-d- \vec{v} ou $-1 \times \vec{v}$, et la distance entre chaque nœud dans cette direction et la position du ver est calculée. Le nœud qui minimise l'écart entre la distance alors parcourue et la distance à parcourir est choisi, c'est la plupart du temps le nœud le plus lointain. Pour éviter la création de nombreux nœuds, lorsqu'il y a un nœud situé à +/- 2 mm de l'objectif de distance à parcourir, il est choisi.

4.3.3 Action de créer des déjections : fèces ou turricule

Il existe deux types de déjection chez les vers de terre :

- les turricules qui sont des déjections de surface et qui forment de petits monticules;
- les fèces qui sont des déjections produites dans les galeries.

4.3.3.1 Stratégie de production et de positionnement des déjections

Pour produire des fèces, nous avons choisi d'utiliser des sphères dont l'arrangement spatial doit, à terme, permettre de représenter de véritables fèces.

Comme évoqué au chapitre 4.2.3.1, le mécanisme qui amène les vers de terre à produire des fèces n'est pas connu avec précision. C'est pourquoi nous avons proposé deux stratégies différentes de production de fèces :

- stratégie 1 : un fèces est produit à partir du moment où un volume de sol est resté suffisamment de temps dans l'intestin, il s'agit d'une stratégie basée sur le temps de transit;
- stratégie 2 : un fèces est produit lorsque l'intestin est rempli, il s'agit d'une stratégie basée sur le volume stomacal.

Comme évoqué au chapitre 4.2.3.2, la forme en 3D des fèces n'est pas connue. C'est pourquoi deux stratégies de construction des fèces ont également été implémentées :

- stratégie 1 : au sein de la galerie dans laquelle un fèces doit être produit, un voxel est choisi au hasard et est défini comme le centre d'une sphère. Les coordonnées de cette sphère sont utilisées comme coordonnées «à remplir» par les voxels à égerer. A la surface de cette sphère, un nouveau voxel est choisi comme centre d'une nouvelle sphère, ce processus est réitéré sur la première sphère jusqu'à concurrence de 15 voxels⁶ puis une nouvelle sphère est choisie plus loin dans la galerie et le même processus est ré-enclenché. Cet algorithme est répété tant que l'extrémité de la galerie n'est pas atteinte et qu'il reste des voxels à égerer;
- stratégie 2 : un patron est créé sur la base du rayon du ver et sur un paramètre appelé « spacer » (Figure 4.20). Ce patron est initialement translaté au niveau de la

6. une valeur qui est modifiable

position du ver. Le principe de cette stratégie consiste à positionner une sphère sur chacun des voxels constituant le patron puis à translater le patron plus loin dans la galerie et à réitérer le processus. La longueur de translation du patron est celle du spacer. Comme pour la première stratégie cet ensemble d'itérations dure tant que tous les voxels à égérer ne l'ont pas encore été et que l'extrémité de la galerie n'est pas atteinte.

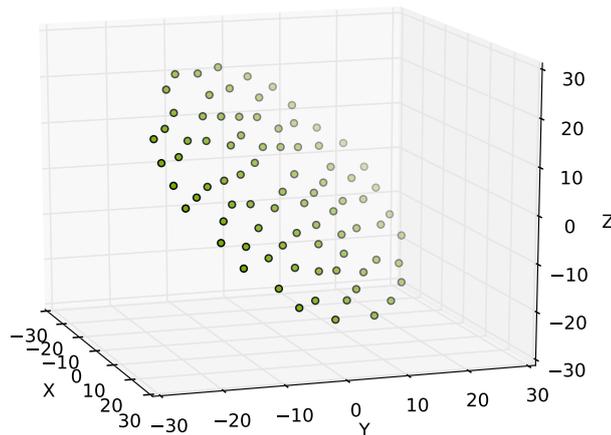


Figure 4.20 – Exemple de pattern utilisé pour la stratégie 2 de placement des fèces au sein d'une galerie (spacer = 0,5 mm; Rayon d'un ver = 3 mm)

4.3.3.2 Stratégie de production et de positionnement des turricules

Une des caractéristiques des anéciques est la production de turricules, qui sont des déjections en surface. Ce comportement a été implémenté dans le modèle pour les vers de terre appartenant à la catégorie écologique des anéciques uniquement. Le turricule étant produit à la surface, sa production est couplée avec un déplacement « en direction de la surface ».

Pour créer les turricules, nous nous sommes basés sur la définition qu'en donne M. Bouché : « une petite tour creusée en son centre par la galerie d'évacuation » (Bouché, 2014). Ainsi dans le modèle, les turricules sont créés par un empilement de déjections autour de la sortie de la galerie du ver les produisant.

4.3.3.3 Diagramme d'activité de la production de fèces

Le diagramme d'activité présenté à la figure 4.22 décrit les relations entre le ver de terre, l'intestin et la structure du sol ainsi que les étapes de la production de fèces.

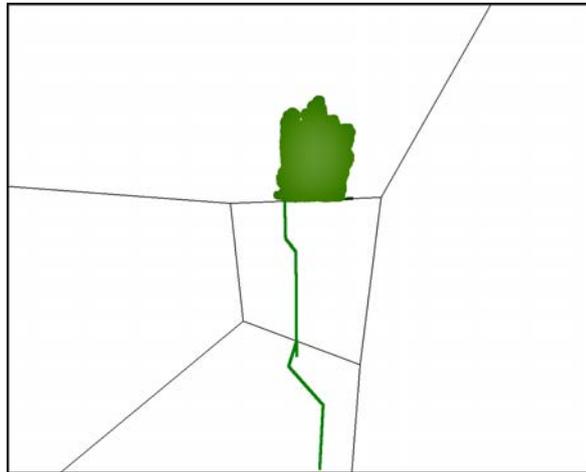


Figure 4.21 – Un turricule modélisé au dessus d'une galerie

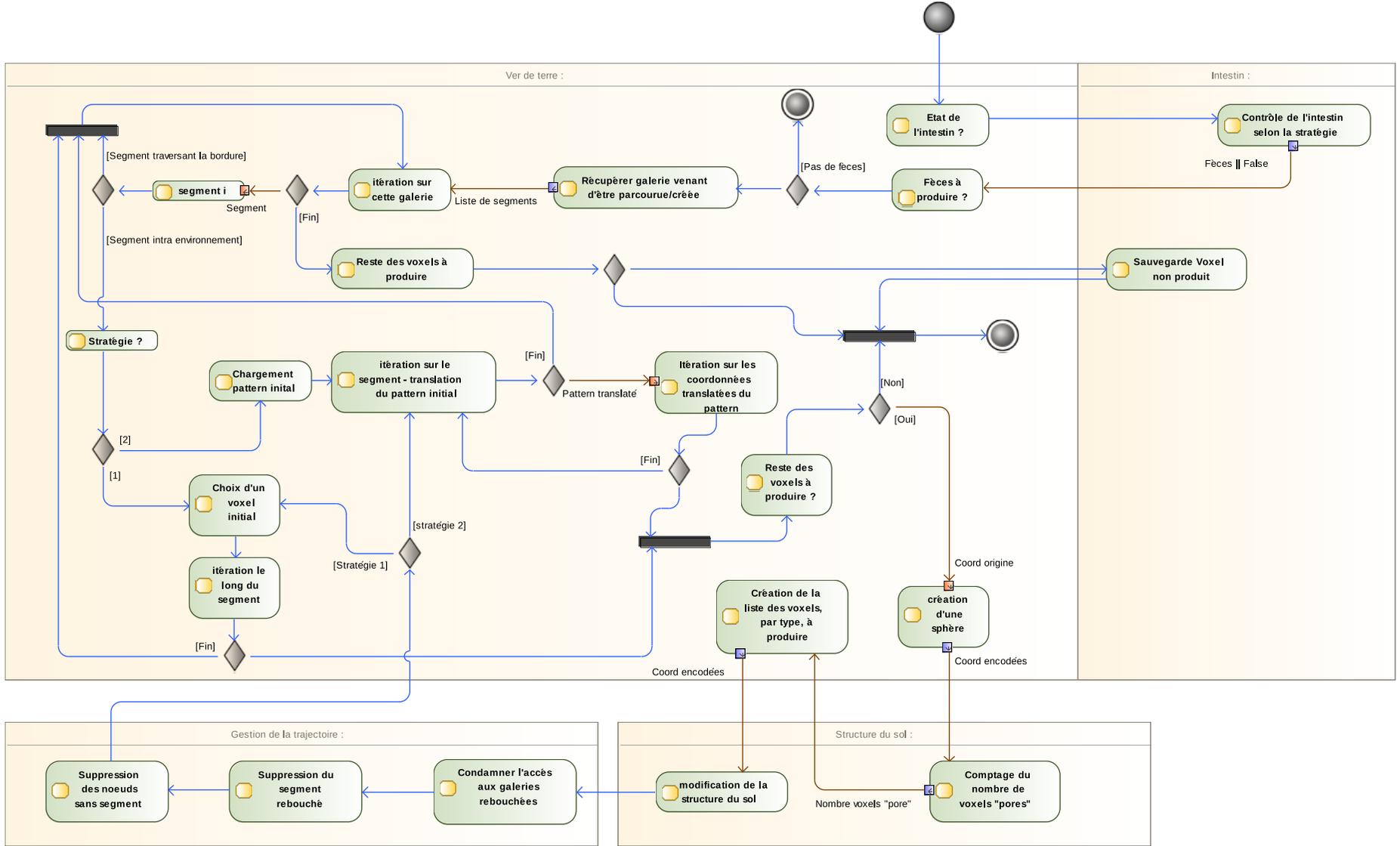


Figure 4.22 – Diagramme d'activité représentant l'action de produire un fèces

1. Dans un premier temps, l'intestin du ver est contrôlé pour savoir s'il doit produire un fèces ou non. Cette étape permet, le cas échéant, de récupérer le nombre et le type de voxel qu'il faut égréger auxquels on ajoute la porosité attendue (C_Porosity) dans le fèces. A défaut de pouvoir simuler précisément la structure interne des fèces, celle-ci est générée de manière randomisée.
2. La suite du diagramme d'activité montre les nombreuses étapes permettant de construire un fèces. Il faut noter que la production d'un fèces est déclenchée après chaque centimètre de galeries créé ou à la suite d'un déplacement entre deux nœuds. Dans les deux cas, la galerie dans laquelle des fèces peuvent être produits est toujours en ligne droite.
3. la dernière étape, avant une éventuelle autre itération, consiste à mettre à jour le système de contrôle des galeries et des trajectoires afin d'empêcher les vers de se déplacer dans une galerie rebouchée. De plus le système de contrôle empêche ensuite le ver de recréer une galerie au niveau de la galerie rebouchée dans l'hypothèse où les vers ne sont pas coprophages.

4.4 Paramétrisation des vers

4.4.1 Introduction

Par leur activité de bioturbation, c'est à dire de création de galeries et de production de déjections, les vers de terre modifient leur environnement : le sol. Cette activité impacte fortement la structure du sol (Dexter, 1988; Lee and Foster, 1991) et par conséquence diverses propriétés fonctionnelles et services écosystémiques des sols tels que la régulation de l'eau, la disponibilité de la matière organique ou le cycle des nutriments (Blouin et al., 2013; Capowiez et al., 2009; Crittenden et al., 2014; Jouquet et al., 2006)

Pour comprendre et quantifier l'impact des vers de terre sur la structure du sol, des études ont depuis longtemps été publiées sur leur activité de bioturbation (Bastardie et al., 2003; Capowiez et al., 2001; Jeanson, 1968; Jégou et al., 1999; Martin, 1982) et sur le lien possible entre les vers de terre et la structure du sol en système naturel (Lamandé et al., 2011; Pérès et al., 2010; van Schaik et al., 2014). Ces études vont nous permettre de paramétrer et calibrer le modèle d'agent ver de terre.

Dans un premier temps, nous présentons une étude réalisée au cours de cette thèse sur l'activité de bioturbation de trois vers de terre endogés, *A. caliginosa*, *A. chlorotica* et *A. icterica*. Cette étude renseigne notamment la production de galeries et la présence de fèces en fonction de la profondeur, des critères peu étudiés pour ces espèces. Dans un second temps, une analyse bibliographique avec les endogés et les anéciques est présentée. Les données recensées permettent de répondre à un double objectif : initialiser les paramètres du modèle et fournir des données pouvant être comparées aux sorties du modèle.

4.4.2 Cas des endogés, une étude en microcosmes

BURROWING AND CASTING ACTIVITIES OF THREE ENDOGEIC EARTHWORM SPECIES
AFFECTED BY ORGANIC MATTER LOCATION

ALEXIS LE COUTEULX^{A, B}, CÉDRIC WOLF^B, VINCENT HALLAIRE^A, GUÉNOLA PÉRÈS^A

^A INRA, AGROCAMPUS OUEST, UMR 1069 SAS, F-35000 RENNES, FRANCE

^B CNRS, UNIVERSITÉ RENNES 1, UMR 6553 ECOBIO, F-35000 RENNES, FRANCE

Cette partie a fait l'objet d'une publication dans *Pedobiologia*. La mesure des angles des galeries a été rajoutée dans cette version de l'article.

4.4.2.1 Introduction

Earthworms have been described as soil engineers (Jones et al., 1994; Lavelle et al., 1997) because of their ability to modify their own environment and notably the soil structure via their bioturbation activity which consists of burrowing and producing casts. This ingestion-egestion of soil strongly affects soil structure (Dexter, 1988; Lee and Foster, 1991) depending on the context, earthworms increase porosity (Lamandé et al., 2011; Pérès et al., 2010; van Schaik et al., 2014) or increase bulk density (Blanchart et al., 1997). Consequently, earthworms affect several soil functional properties and ecosystem services, such as soil moisture, water infiltration and water regulation, soil organic matter (OM) availability, nutrient cycling and primary production (Blouin et al., 2013; Capowiez et al., 2009; Crittenden et al., 2014; Jouquet et al., 2006). To understand the functional links between earthworms and soil structure, scientists have focused on one aspect of bioturbation (*i.e.* burrows) (Lamandé et al., 2011; Pérès et al., 2010; van Schaik et al., 2014) but without integrating other aspects of its complexity, especially casts.

Earthworm bioturbation results from complex interactions and can be affected by various parameters, such as the location of OM, which is a food resource for earthworms and affects earthworm foraging activity (Jeanson, 1968; Martin, 1982; Pérès et al., 2010). However, this aspect needs further study, especially in relation to cast production.

Bioturbation properties of anecic earthworms are well described: these dwelling earthworms build a relatively permanent burrow system, vertically oriented, bring soil from the depth to the soil surface and cover their burrow walls with their casts (Bastardie et al., 2003; Daniel et al., 1997; Jégou et al., 2001a, 1999; Kretzschmar, 1990; Kretzschmar and Aries, 1990; Nuutinen and Butt, 2003; Shipitalo and Butt, 1999).

Bioturbation properties of endogeic earthworms, however, are less well known, despite existing studies (Bolton and Phillipson, 1976; Capowiez et al., 2001; Felten and Emmerling, 2009; Jégou et al., 2001a), these earthworms are reported to burrow through the soil, creating horizontal and randomly oriented burrows considered to be temporary structures (Bouché, 1972). Only few data exist about their casting activity in soil and especially the proportion of burrows refilled with casts which is an important parameter for soil functioning (Capowiez et al., 2014; Francis et al., 2001; Perreault and Whalen, 2006; Schrader, 1993). Additionally, some endogeic species have received attention, *e.g.* *A. chlorotica* (Capowiez et al., 2014, 2001) and *A. caliginosa* (Capowiez et al., 2014; Francis et al., 2001; Jégou et al., 2001a; Perreault and Whalen, 2006; Schrader, 1993), but other species are not well documented such as *A. icterica* which has been only assessed once, through its burrow network (Bastardie et al., 2005b).

A study of earthworm bioturbation encounters several challenges, of which difficulty in accessing burrows and casts due to soil opaqueness is one. Several authors have used transparent 2D-terrariums (Felten and Emmerling, 2009; Perreault and Whalen, 2006; Schrader, 1993; Whalen et al., 2004). Their relative thinness, however, may influence earthworm behaviour and therefore this 2D approach appears less relevant than 3D microcosms (Capowiez et al., 2014, 2001). Several authors have used 3D X-ray tomogra-

phy (Capowiez et al., 1998; Joschko et al., 1989; Jégou et al., 1997), which is relevant for burrow network assessment but this does not allow direct assessment of cast production (Joschko et al., 1993). As an alternative, the study by Hirth et al. (1996) is particularly interesting because it used cross sections of cylindrical microcosms to analyse both burrowing and casting by endogeics. Another challenge to studying earthworm bioturbation is correctly identifying which species produced observed burrows and casts, especially in natural conditions, in which several species bioturbate the soil (Bastardie et al., 2005a; Capowiez et al., 1998; Pérès, 2003). Thus, despite their artificiality, microcosms remain necessary to describe bioturbation activity of a species (Bastardie et al., 2005a).

The aim of this study was to assess under controlled conditions, burrowing and casting activities of three endogeic earthworms (i) as a function of OM location in the soil profile, and (ii) as a function of soil depth. The destructive method used is based on soil cross sections of microcosms and was used to observe, classify and quantify bioturbation, i.e. number of burrows, burrowed area and percentage of total burrowed area totally refilled with casts.

4.4.2.2 Materials and Methods

Our experimental system takes benefits from previous studies such as (Jégou et al., 2001a) for the design of microcosms and from Hirth et al. (1996) for the assessment of burrowing activity.

- **Experimental system**

- **Microcosm characteristics**

Twenty four microcosms were built using PVC cylinders (20 cm in length and 15 cm in internal diameter). They were cut lengthwise into two equal halves to facilitate their final opening. A 500 µm nylon mesh was placed at the upper and lower openings to retain earthworms.

- **Soil and organic matter features**

The soil was collected from an arable field in Le Rheu, Brittany, France (N 48°09, W 1°81) and was a silt loam soil (FAO, 1988) with 16% sand, 69% silt, 15% clay. Soil organic matter content (2%) and pH_{H2O} (6.1) were in accordance with the values observed in cultivated soils in Brittany (BDAT, 2002). Soil was air-dried before being passed through a 2 mm sieve to remove biostructures already present.

We used ryegrass (*Lolium perenne* L.) from an unmown and untreated grassland as the OM resource for earthworms. This OM was oven-dried for 48h at 60°C before being ground to a maximum width of 1 mm. OM was supplied at 20.7 g dry weight (dw) per microcosm, i.e. 100 g of soil with 0.6 g dw of OM, corresponding to a non-limiting food resource for earthworms (Curry and Schmidt, 2007). Two OM treatments were defined: OM mixed with all the soil (mixed-OM treatment, 12 microcosms) and OM evenly scattered on the soil surface (surface-OM treatment, 12 microcosms).

- Microcosm filling

Microcosms were filled with five layers of soil. Each layer had a bulk density of 1.3 g.cm^{-3} : it was made of 690 g dw of soil that was packed down to obtain a 3-cm-high layer. Thus, soil in the columns was 15 cm deep. The bulk density of each layer has been recorded in some cultivated fields (Bottinelli et al., 2013; Peigné et al., 2009) and in other microcosm experiments (Jégou et al., 1999). Additionally, the use of dry soil and thin layers prevented inter-layer smoothing when soil was packed down. Once constructed, microcosms were re-moistened by capillary absorption and freely-drained for 48 h to reach field capacity which was kept by re-wetting the surface every two weeks.

- Earthworm introduction

Three endogeic species, according to (Bouché, 1972), were collected from an arable field: *Allolobophora chlorotica* (Savigny, 1826), *Allolobophora icterica* (Savigny, 1826) and *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826). These species are commonly found in cultivated soil in France (Cluzeau et al., 2012). All earthworms were sub-adults or adults and were acclimated to the soil for one week before being introduced into microcosms (Fründ et al., 2010).

Experiments involved use of earthworm monocultures: one endogeic species employing three individuals per microcosm and corresponding to $170 \text{ earthworms.m}^{-2}$ and a mean fresh biomass (\pm standard deviation) of $0.8 \pm 0.1 \text{ g}$ for *A. chlorotica*, $2.1 \pm 0.1 \text{ g}$ for *A. icterica* and $1.3 \pm 0.1 \text{ g}$ for *A. caliginosa* per microcosm. Earthworm biomass and density values were consistent with those found in cultivated fields in Brittany (Pélosi et al., 2014). The experimental design had two OM locations with three earthworms species replicated four times ($2 \times 3 \times 4 = 24$ microcosms). Earthworms were placed on the soil surface and allowed to burrow down. Then, microcosms were placed on a raised grid in a climatic chamber at 10°C with a day/night cycle corresponding to the external one (18/6h in June and July).

Microcosms were maintained for 60 days after earthworm inoculation, at which time they were microwaved to stop earthworm activity by killing them in situ (5 minutes, 400 Watts). They were then slowly oven dried at 45°C for one week to help cutting cross-sections and to prevent their smoothing.

• Bioturbation assessment

Each microcosm was cut from top into eleven cross sections every centimetre corresponding to sections z_0 to z_{10} . The surface of each section was lightly brushed using a paintbrush and blown using a compressor at its lowest pressure to remove dust and studied with the following procedure:

1. Outlines of burrows were identified with the naked eye and traced with pen on a transparent sheet of plastic placed on the surface. Casts that completely obstructed the burrows were similarly recorded. In order to get the direction of burrows: angle of each burrow was recorded in three classes: Vertical and Sub-Vertical (Ve_SubVe) 60° to 90° ; median 30° to 60° ; and Horizontal and Sub-Horizontal (Ho_SubHo) 0° to 30° (Figure 4.23)
2. After digitizing the drawings (resolution: 600 ppi), they were analyzed with Fiji software (Schindelin et al., 2012) and a homemade script in the Jython programming

language (<http://www.jython.org/>). Each burrow was identified and described by its total area and the area occupied by casts. The percentage of burrow refilled with casts (area occupied by casts divided by the burrowed area) was calculated.

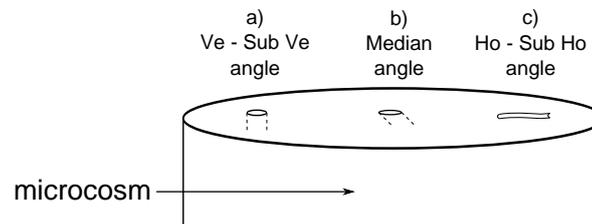


Figure 4.23 – Classification of angle types: a) vertical and sub-vertical angles (Ve_SubVe); b) median angles, c) horizontal and sub-horizontal angles (Ho_SubHo).

• Statistical analysis

Data analysis was performed using R software (Team, 2013). If the normality of residues (Shapiro test) and the heteroscedasticity (Bartlett test) were verified, we used multi-way ANOVA and post-hoc LSD Tukey's tests with species, depth and OM location as factors. Otherwise, the Kruskal-Wallis test checked for factor effect, and pairwise Wilcoxon tests with Bonferroni correction were used as post-hoc tests. Linear regressions were calculated to test the relation between bioturbation and depth. If linear regression was not significant, the nls function of R was used to estimate parameters of a non-linear model. The goodness of fit of the non-linear model was assessed with a Pearson test of correlation between estimated and observed values. Significance threshold was set at $\alpha = 5\%$.

4.4.2.3 Results

At the end of the experiment, some OM remained on the surface of the surface-OM treatment, which suggested that excess OM had been applied. We observed that surface casts were still being produced at the end of the experiment which suggests that earthworms were still active.

• Bioturbation of earthworms as affected by organic matter location

- Number of burrows:

The number of burrows per section was significantly ($p < 0.001$) affected by earthworm species, OM location, and by 2-way interactions: species \times OM location, species \times depth, and OM location \times depth.

The number of burrows per section was significantly higher under surface-OM vs. mixed-OM regardless of species (Figure 4.24 a). It was approximately 2.3, 2.1 and 1.5 times as large under surface-OM vs. mixed-OM for *A. icterica*, *A. caliginosa* and *A. chlorotica*, respectively.

Under surface-OM, the number of burrows per section decreased from *A. icterica* to *A. caliginosa* to *A. chlorotica*, with a significant difference between each pair. Under mixed-OM, *A. icterica* had a significantly higher number of burrows per section than *A. chlorotica*.

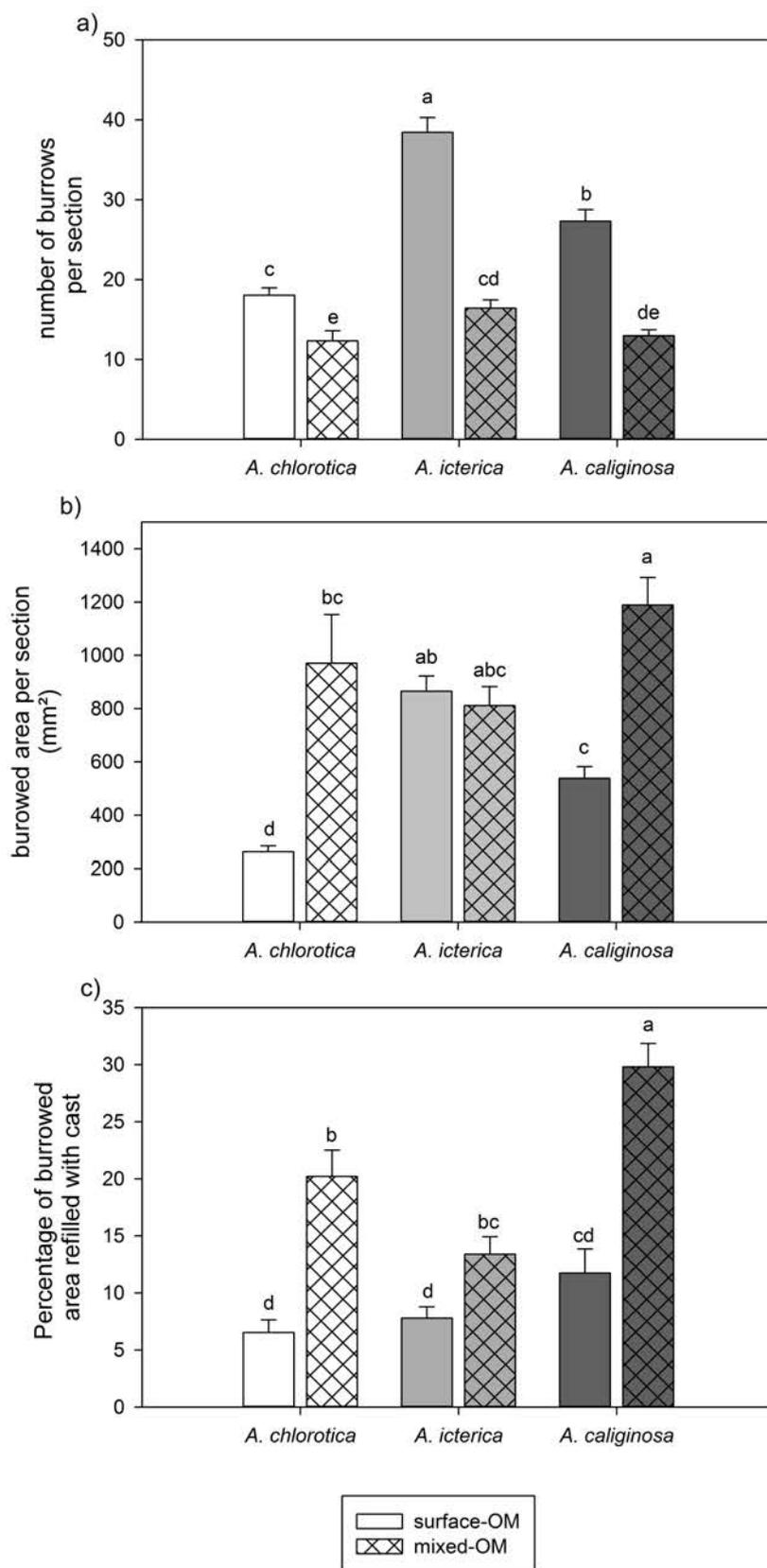


Figure 4.24 – Measured bioturbation parameters of three endogeic earthworm species. Error bars represent one standard error. Bars sharing a letter are not significantly ($p > 0.05$) different. (a) Mean number of burrows per section; (b) Mean burrowed area per section; (c) Mean percentage of burrowed area refilled with casts.

- Burrowed area per section

Burrowed area was significantly ($p < 0.001$) affected by species, OM location, and the 2- and 3-way interactions (species \times OM location \times depth).

A. chlorotica and *A. caliginosa* had significantly higher burrowed area under mixed-OM than under surface-OM (Figure 4.24 b). Their burrowed area was approximately 3.7 and 2.2 times as large, respectively, under mixed-OM vs. surface-OM. Conversely, *A. icterica* burrowed area was not significantly affected by OM location. Under surface-OM, the area burrowed per section significantly decreased from *A. icterica* to *A. caliginosa* to *A. chlorotica*.

- Percentage of burrowed area refilled with casts

The percentage of refilled area was significantly ($p < 0.05$ for species \times depth and $p < 0.001$ for other factors) affected by species, OM location, and all 2- and 3-way interactions.

Earthworms refilled their burrows more under mixed-OM than under surface-OM (Figure 4.24 c). This percentage was approximately 3.1, 1.7 and 2.5 times as high under mixed-OM vs. surface-OM for *A. chlorotica*, *A. icterica* and *A. caliginosa*, respectively.

Under mixed-OM, *A. caliginosa* had a higher percentage of burrowed area refilled with casts than the two other species. This percentage was not significantly different for the three species under surface-OM.

- Angles of burrows

For all species, compared to mixed-OM, surface-OM had higher frequencies of Ve_ SubVe angles, and median angles, but lower frequencies of Ho_SubHo angles (Table 4.2). Most of these differences were significant, except for *A. icterica*, which showed significant differences only for the frequency median angles (Table 4.2).

No significant difference was observed in the frequency of angles between species under surface-OM.

Under mixed-OM, *A. icterica* had a higher frequency of median angles than *A. chlorotica*.

Species	rate Ve_SubVe		rate Median		rate Ho_SubHo	
	mixed	surface	mixed	surface	mixed	surface
<i>A. chlorotica</i>	0,235 bc (0,021)	0,332 a (0,025)	0,109 c (0,013)	0,296 a (0,022)	0,521 a (0,022)	0,369 c (0,027)
<i>A. icterica</i>	0,234 bc (0,017)	0,292 ab (0,014)	0,204 b(0,013)	0,280 a (0,011)	0,466 ab (0,020)	0,411 bc (0,014)
<i>A. caliginosa</i>	0,208 c (0,015)	0,322 a (0,017)	0,143 bc (0,017)	0,300 a (0,017)	0,480 ab (0,023)	0,364 c (0,016)

Table 4.2 – Mean frequency (\pm standard error) of a burrow with vertical and sub-vertical angles (Ve_SubVe), median angles or horizontal and sub-horizontal angles (Ho_SubHo) according to species and organic matter location. Within each column, means sharing letter are not statistically different ($p > 0.05$)

• Effect of soil depth on bioturbation

Earthworms bioturbated all sections of all microcosms, except one microcosm with *A. chlorotica* under surface-OM, in which no burrow was found in the two deepest sec-

tions. The top section (i.e. z_0) of several microcosms could not be analyzed, placing the first analyzed section at a depth of 1 cm (i.e. z_1).

- Number of burrows as depth increased

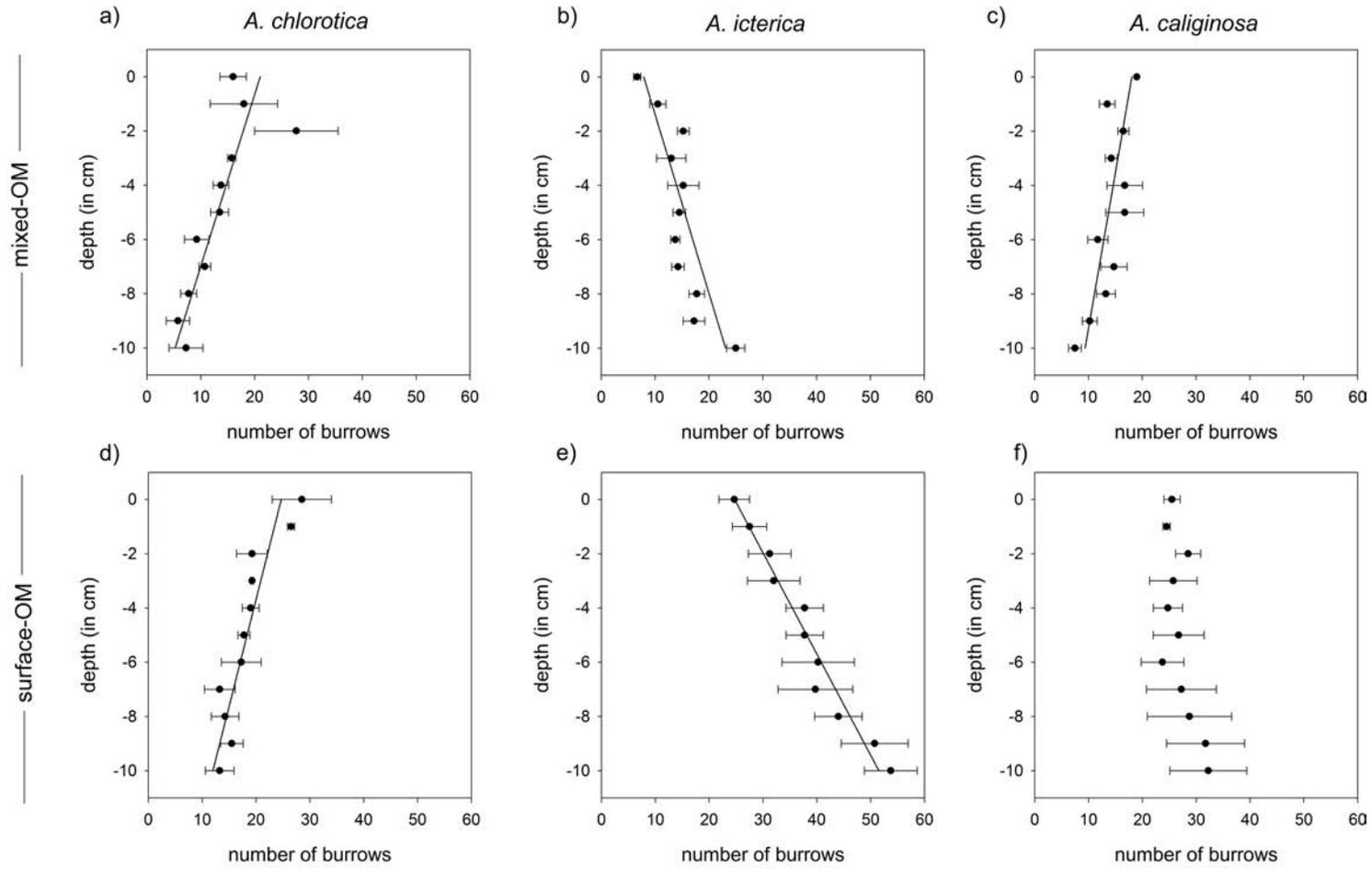


Figure 4.25 – Mean number of burrows per section by depth of three endogeic earthworm species. Error bars represent one standard error. Linear regressions are given if significant. a) $1.58 \times \text{depth} + 21.04$, $r = 0.63$, $p < 0.001$; b) $-1.52 \times \text{depth} + 7.90$, $r = 0.74$, $p < 0.001$; c) $0.87 \times \text{depth} + 18.09$, $r = 0.57$, $p < 0.001$; d) $1.27 \times \text{depth} + 24.69$, $r = 0.65$, $p < 0.001$; e) $-2.68 \times \text{depth} + 24.74$, $r = 0.69$, $p < 0.001$; f) Regression not significant.

Under both OM-location treatments, the number of burrows produced by *A. chlorotica* decreased as depth increased (Figure 4.25 a and d) whereas it increased as depth increased for *A. icterica* (Figure 4.25 b and e). *A. caliginosa* had a varied response: the number of burrows decreased as depth increased under mixed-OM, but remained constant as depth increased under surface-OM (Figure 4.25 f). For all combinations of species and OM location, except *A. caliginosa* under surface-OM, regressions predicting the number of burrows as depth increased were statistically significant.

- Burrowed area as depth increased

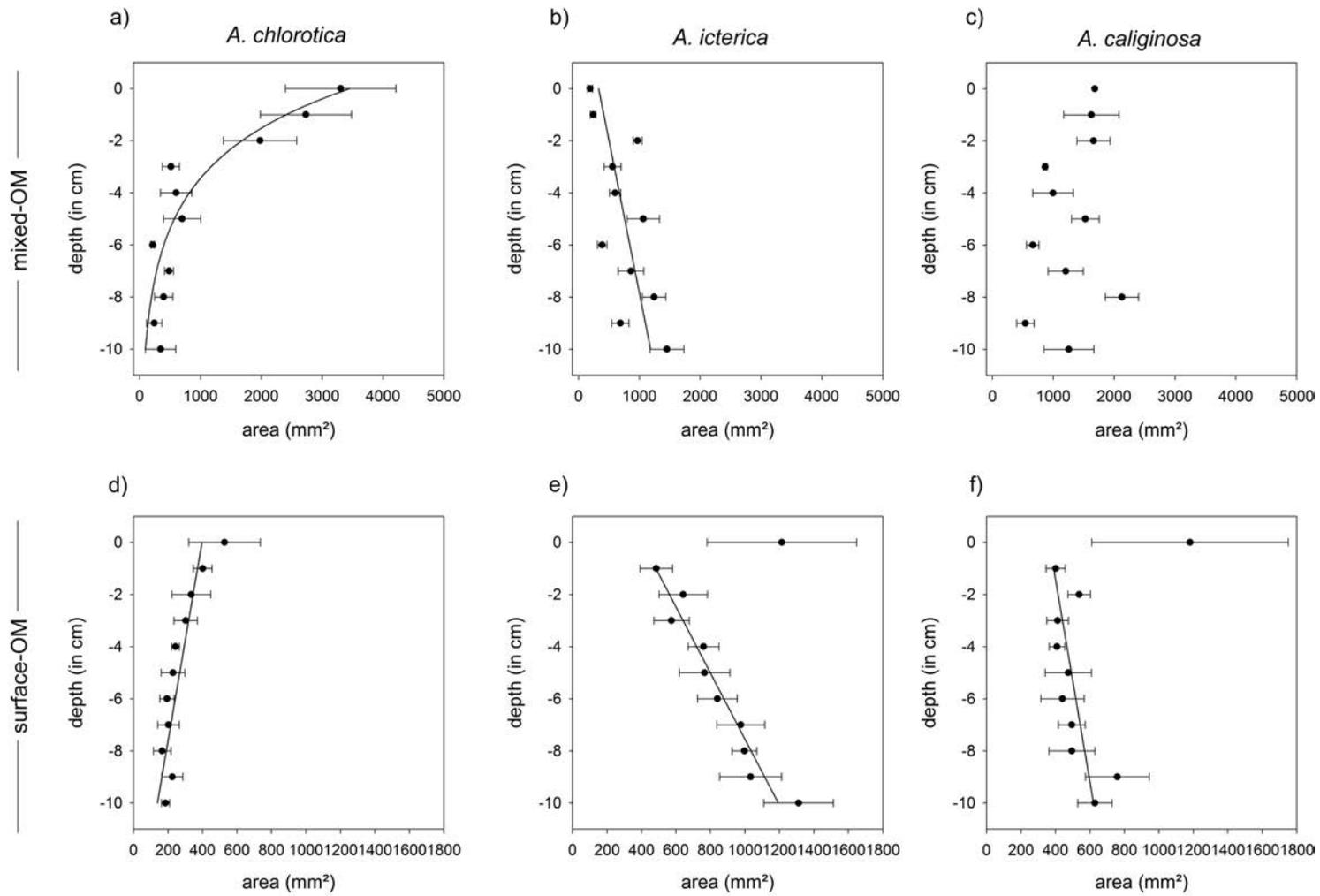


Figure 4.26 – Mean burrowed area per section by depth of three endogeic earthworm species. Error bars represent one standard error. Linear or non-linear regressions are given if significant a) $\text{area} = 3458.67 \times e^{0.36 \times \text{depth} - 0.1}$, Pearson correlation coefficient = 0.79, $p < 0.001$; b) $\text{area} = -85.35 \times \text{depth} + 331.76$, $r = 0.60$, $p < 0.001$; c) Regression not significant; d) $\text{area} = 25.84 \times \text{depth} + 397.17$, $r = 0.54$, $p < 0.001$; e) $\text{area} = -78.85 \times \text{depth} + 405.35$ (first layer excluded), $r = 0.69$, $p < 0.001$; f) $\text{area} = -25.67 \times \text{depth} + 364.61$ (first layer excluded), $r = 0.34$, $p < 0.05$.

A linear relation exists between burrowed area and depth in most treatments (Figure 4.26). The burrowing activity of *A. chlorotica* was concentrated within the first 3 cm under mixed-OM (Figure 4.26 a). Unlike the mixed-OM treatment, the upper sections under surface-OM did not noticeably differ from others, even though food resources were located at the surface. However, *A. icterica* and *A. caliginosa* under surface-OM had burrowed areas at the surface (i.e. z_1) that were higher than those at 1 cm (Figure 4.26 e and f). In both cases, this surface point was excluded from linear regression since its standard error was extremely high, and the surface burrowing could reflect a specific behaviour due to OM location on the soil surface. For both OM locations, burrowing of *A. icterica* linearly increased as depth increased (Figure 4.26 b and e). There was no significant linear correlation between the area refilled with casts and depth (data not shown).

4.4.2.4 Discussion

• Earthworm sensitivity to OM location

Our results showed major differences in the bioturbation of the three species studied, even though all belong to the endogeic group. According to this study, species is a key factor that must be considered when linking earthworms to bioturbation. Additionally, our results highlighted the need to account for effects of OM location on earthworm bioturbation, since it might influence the number of burrows produced, the burrowed area, and the burrowed area refilled with casts. Total burrowed area of *A. icterica* was noteworthy unaffected by OM location, even though its behaviour was changed, notably by increasing the number of burrows. However, *A. chlorotica* and *A. caliginosa* were greatly influenced by OM mixed with soil, which led them to increase the area burrowed. These observations are consistent with their food consumption habits: under spruce forest conditions, [Bernier \(1998\)](#) observed that *A. icterica*'s digestive tract contained a higher mineral content than that of other species, including *A. caliginosa*. Conversely, the diets of *A. chlorotica* and *A. caliginosa* are known to be similar ([Pearce, 1978](#)). Since OM is a known food resource for the three endogeic species, this study showed that less of it in the soil could lead earthworms to build more burrows supporting previous study under field conditions ([Pérès et al., 2010](#)). It should be noted that interspecific competition can affect the burrowing activity of earthworm species. In particular, the burrow system of *A. chlorotica* was unaffected by *Aporrectodea nocturna* ([Capowiez et al., 2001](#)) and *A. caliginosa* had a significantly lower burrowing activity in the presence of several other species ([Felten and Emmerling, 2009](#)). Thus both OM location and interspecific competition should be included in further studies of earthworm bioturbation activity.

It is worthwhile to note that the measured percentage of burrowed area refilled with casts is far from equal among documented studies. For example, the percentage for *A. caliginosa* in our study (10-35%) was much lower than that of [Francis et al. \(2001\)](#) and [Capowiez et al. \(2014\)](#) (40-85%) but higher than that observed by [Perreault and Whalen \(2006\)](#) (<10%). Differences among studies may stem from the methods used, but also from the influence of food quality, food quantity, temperature and bulk density, which differed among studies. For example, [Perreault and Whalen \(2006\)](#) observed that surface casting of *A. caliginosa* was greater with wetter soil. Our results showed that OM location is another factor that affects the percentage of burrowed area refilled. We observed a lower percentage of burrowed area refilled with casts under surface-OM vs. mixed-OM. There could be several explanations for this: (i) casts were less stable under surface-OM and were undetectable at the end of the experiment; (ii) casts under the surface-OM treat-

ment had a greater bulk density; (iii) burrows were built by pushing particles; (iv) casts were egested at the soil surface and (v) more casts were crushed against burrow walls under surface-OM vs. mixed-OM. Further studies are needed to explain this difference between the two OM locations and to study the mechanisms of cast production. The measured percentage of burrowed area refilled with casts is an indicator of burrow continuity, notably because reported casts are those that completely obstructed the burrows. Our study suggests that burrows built under mixed-OM are more discontinuous, which can impact on water movements (Allaire-Leung et al., 2000) and burrow lifespan (Capowiez et al., 2014).

Many authors assume that earthworm burrowing direction is random (Cook and Linden, 1996; Hirth et al., 1996). However, the frequency of horizontal to sub-horizontal burrows in our study was generally higher than the two other directions. Thus there is a preferential orientation of burrows which direction is consistent with endogeic. Based on our observations, we could make a few assumptions about earthworm foraging mechanisms. Earthworms seem to react to decreased OM content in the soil by decreasing the number of burrows, exploring a larger soil volume by burrowing mostly vertically and diagonally.

• Bioturbation activity as depth increased

We assessed differences in burrow number and burrowed area as depth increased. *A. chlorotica* burrowing activity was concentrated in the top few centimeters which was not observed by Capowiez et al. (2001). This result agrees with an intermediate position of *A. chlorotica* between the ecological categories “endogeic” and “epigeic” (Bouché, 1977; Pérès, 2003). Nevertheless, we observed that this epi-endogeic behaviour was more marked with OM mixed into the soil than with OM on the soil surface. This seems counterintuitive, because OM on the soil surface would induce earthworms to burrow at the surface to feed. But our study does not reveal whether earthworms expressed true epigeic behaviour when OM was on the surface by feeding in the thin organic layer at the top of microcosms. Nevertheless, the effect of *A. chlorotica* on the soil volume was smaller when OM was on the surface. The burrowed area of *A. caliginosa* slightly increased as depth increased when OM was located on the soil surface, which contradicts other studies (Jégou et al., 1997; McKenzie and Dexter, 1993), but no trend was found when OM was mixed into the soil. *A. icterica* is reported to be a typical endogeic earthworm (Bastardie et al., 2005b). This corresponds with the observation that OM location significantly influenced *A. icterica*, but less than the two other species in our study. Like Francis et al. (2001), we observed no significant decrease in the area refilled with casts as depth increased, which is contrary to results of Capowiez et al. (2014).

4.4.2.5 Conclusion

Data on the effect of endogeic earthworms on soil structure are rare in the literature, especially concerning *A. icterica*. Our study provides insights into the burrowing activity of three endogeic species according to organic matter location. Bioturbation is crucial in agriculture particularly in no-till fields which are not mechanically treated to create favourable soil structure and in which structure and soil functioning are strongly affected by biological activity (Capowiez et al., 2009; Crittenden et al., 2014; Peigné et al., 2009).

Our results obtained under controlled conditions have now to be confirmed under

field conditions, in which soil heterogeneity can be integrated and interspecific competition between earthworms occur. Among other parameters such as bulk density, OM location may change according to tillage practices: for example, no-till systems keep OM on the soil surface and ploughed systems mix OM into the soil. Our results suggest that the three species do not bioturbate the soil in the same way under these tillage practices because of these differences in OM location. However the combined effect of OM location and other parameters, e.g. bulk density, must be studied to confirm this statement. Moreover, even though these species are endogeic, they do not preferentially burrow the soil at the same depth, but are complementary and thus our results suggest that these species do not occupy the same ecological niche. This is one reason why species diversity within the same ecological category must be maintained or increased. Results of this study will be integrated into a computer model that simulates impacts of earthworms on soil structure and accounts for tillage practices.

Earthworm ecological categories are still disputed. This study shows that the bioturbation activity of *A. chlorotica* and *A. icterica* agrees with their classification as epi-endogeic and true endogeic, respectively. Recent work has begun to focus on addressing the ecological traits of earthworm species (Fernández et al., 2010; Lowe and Butt, 2007; Pey et al., 2014) and this needs to be continued.

4.4.3 Compléments bibliographiques pour la paramétrisation et la calibration du modèle

L'expérience ci-dessus (Le Couteulx et al., 2015) a permis de renseigner l'activité de production de fèces et de galeries de trois espèces endogés (*A. caliginosa*, *A. chlorotica*, *A. icterica*). Certains paramètres nécessaires au modèle n'ont cependant pas été étudiés dans cette expérience comme la présence d'une léthargie (quiescence ou diapause) qui implique l'arrêt de l'activité de bioturbation, le temps de transit qui implique une diminution du nombre de voxels en matière organique, etc. Il s'agit donc de renseigner ces paramètres. mais aussi de recenser des données en vue de la calibration du modèle, c'est à dire des données qui correspondent aux métriques de sortie du modèle.

Dans cette approche bibliographique, nous nous intéressons à trois espèces endogés communes des parcelles cultivées et pour lesquels des données complémentaires qui nous intéressent ont été publiées. Il s'agit de *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), *Allolobophora rosea* (Savigny, 1826) et *Octolasion lacteum* (Örley, 1881). Trois espèces anéciques sont aussi décrites par la suite : *Lumbricus terrestris* (Linné, 1758), *Nicodrilus giardi* (Ribaucout, 1901) et *Aporrectodea nocturna*. Seules les données relatives à des vers adultes ont été retenues.

Certaines données recueillies dans cette partie, relatives à la température du sol et à son statut hydrique, ne sont pas encore utilisées dans le modèle mais seront utiles dans la discussion. Ce chapitre offre aussi un complément utile pour estimer, visuellement, la pertinence des réseaux créés et ainsi éliminer des réseaux aberrants.

Il existe plusieurs types de dispositifs pour étudier la bioturbation des vers de terre : les terrariums 2D (Felten and Emmerling, 2009; Perreault and Whalen, 2006), les microcosmes 3D (Capowiez et al., 2014; Francis et al., 2001; Joschko et al., 1991; Jégou et al., 1997) et le prélèvement de colonnes de sol dans le milieu naturel (Bastardie et al., 2005a; Capowiez et al., 1998; Pérès, 2003). Seules les microcosmes 3D et les colonnes de sol naturelles ont été utilisés comme source d'informations quantitatives pour l'activité de bioturbation des vers tandis que les terrariums 2D ont été réservés à l'analyse qualitative. En

effet la forte contrainte spatiale dans les terrariums 2D est susceptible d'engendrer des modifications dans le comportement des vers (Capowiez et al., 2014, 2001).

Les données analysées dans cette partie sont pour la plupart issues d'expérimentations en microcosmes. Ce mode d'étude impose aux vers de terre un volume et une profondeur accessibles qui peut les contraindre. Il impose aussi une fluctuation ou une absence de fluctuation de la température, de l'humidité et de la lumière qui peuvent ne pas être similaire à un système réel. Cependant cette méthode d'étude permet d'affecter de manière fiable et aisément la production de galeries et de déjections à une espèce. Ainsi malgré leur artificialité, les microcosmes restent utiles pour quantifier l'activité de bioturbation des vers de terre (Bastardie et al., 2005a).

Espèce	Stade	Nombre de vers	Da	Longueur creusée (m)	Production de galeries (m/ver/jour)	Production calculée de galeries (m/ver/jour)	Durée de l'expérience (jours)	Référence	Longueur creusée rapportée sur 21 jours (m/vdt)	Commentaires
<i>A. caliginosa</i>	A	6	1,35	2,338		0,0015840108	246	(Jégou et al., 2001a)	0,0332642276	Table 2
<i>A. caliginosa</i>	A	4	1,26	13,1		0,0779761905	42	(Capowiez et al., 2015)	1,6375	Table 1
<i>A. chlorotica</i>	A	8	/	5,45		0,0113541667	60	(Capowiez et al., 2001)	0,2384375	Table 1
<i>A. chlorotica</i>	A	8	/	11,42		0,0237916667	60	(Capowiez et al., 2001)	0,499625	Table 1
<i>A. chlorotica</i>	A	8	/	5,87		0,0122291667	60	(Capowiez et al., 2001)	0,2568125	Table 1
<i>A. chlorotica</i>	A	4	1,1	7,66		0,0455952381	42	(Capowiez et al., 2011)	0,9575	Table 1
<i>A. chlorotica</i>	A	8	1,1	15,92		0,0473809524	42	(Capowiez et al., 2011)	0,995	Table 1
<i>A. chlorotica</i>	A	4	1,26	10,6		0,0630952381	42	(Capowiez et al., 2015)	1,325	Table 1
<i>A. icterica</i>	A	1			0,11		23	(Bastardie et al., 2005b)	2,31	Table 1
<i>A. icterica</i>	A	4	1,26	1,457		0,0202361111	18	(Guérin, 2015)	0,4249583333	
<i>A. icterica</i>	A	4	1,26	15,7		0,093452381	42	(Capowiez et al., 2015)	1,9625	Table 1
<i>A. nocturna</i>	A	4	/	8,22		0,03425	60	(Capowiez et al., 2001)	0,71925	Table 1
<i>A. nocturna</i>	A	4	/	5,43		0,022625	60	(Capowiez et al., 2001)	0,475125	Table 1
<i>A. nocturna</i>	A	2	1,1	7,06		0,084047619	42	(Capowiez et al., 2011)	1,765	Table 1
<i>A. nocturna</i>	A	4	1,1	6,27		0,0373214286	42	(Capowiez et al., 2011)	0,78375	Table 1
<i>A. nocturna</i>	A	1	1,1		0,1		23	(Bastardie et al., 2005b)	2,1	Table 1
<i>A. nocturna</i>	A	2	1,26	21		0,25	42	(Capowiez et al., 2015)	5,25	Table 1
<i>A. rosea</i>	A	4	1,26	6,4		0,0380952381	42	(Capowiez et al., 2015)	0,8	Table 1
<i>O. lacteum</i>	A	1	1,1	1,31		0,0623809524	21	(Bastardie et al., 2003)	1,31	Table 1
<i>O. lacteum</i>	A	1	1,1		0,06		23	(Bastardie et al., 2005b)	1,26	Table 1
<i>L. terrestris</i>	A	2	1,35	1,558		0,0031666667	246	(Jégou et al., 2001a)	0,0665	Table 2
<i>L. terrestris</i>	A	1	1,47	5,664		0,0809142857	70	(Jégou et al., 2002)	1,6992	Table 3, colonne non compactée
<i>L. terrestris</i>	A	1	1,1	0,52		0,0247619048	21	(Bastardie et al., 2003)	0,52	Table 1
<i>L. terrestris</i>	A	1	1,1		0,02		23	(Bastardie et al., 2005b)	0,42	Table 1
<i>L. terrestris</i>	A	2	1,26	2,951			18	(Guérin, 2015)	1,7214166667	Données brutes
<i>L. terrestris</i>	A	2	1,26	9,2		0,1095238095	42	(Capowiez et al., 2015)	2,3	Table 1
<i>N. giardi</i>	A	2	1,35	8,729		0,0177418699	246	(Jégou et al., 2001a)	0,3725792683	Table 2
<i>N. giardi</i>	A	1	1,39	22,086		0,3155142857	70	(Jégou et al., 2002)	6,6258	Table 3, colonne non compactée
<i>N. giardi</i>	A	1	1,1	1,68		0,08	21	(Bastardie et al., 2003)	1,68	Table 1
<i>N. giardi</i>	A	1	1,1		0,13		23	(Bastardie et al., 2005b)	2,73	Table 1
<i>N. giardi</i>	A	2	1,26	6,291		0,0819722222	18	(Guérin, 2015)	3,66975	Données brutes

TABLEAU 4.3 – Longueur du réseau de galeries de différentes espèces en fonction du nombre d'individus par microcosme, de la densité apparente et de la durée d'expérimentation. Les longueurs et durées d'expérimentation sont utilisées pour calculer la longueur théorique d'un réseau de 21 jours (en gras)

4.4.3.1 *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826)

• Propriétés du réseau de galeries

Le diamètre moyen des galeries varie entre 2 et 4 mm (Capowiez et al., 2015; Francis et al., 2001; Joschko et al., 1991). Les travaux menés en microcosmes ont montré une activité jusqu'à 13 cm de profondeur mais principalement localisée dans les 7 à 10 premiers cm (Francis et al., 2001; Jégou et al., 1997). En système naturel, Pitkänen and Nuutinen (1997) observent des galeries de *A. caliginosa* jusqu'à l'horizon 20-30 cm.

Leur activité de création de galeries peut être impactée par les conditions pédoclimatiques : par exemple, l'augmentation de la température ou de l'humidité peut entraîner une augmentation du creusement (Scheu, 1987).

On notera que Jégou et al. (2001a) étudient un réseau de galeries après que les vers de terre aient bioturbé pendant 246 jours. Ils observent une production d'environ 1.6 mm de galeries par ver et par jour ce qui est une valeur très basse en comparaison à d'autres espèces et sur des durées d'expérience plus courtes (Tableau 4.3). Ce résultat est à rapprocher de celui de Hirth et al. (1996) qui estiment qu'après 68 jours, un équilibre entre les galeries rebouchées et vides existe, avec 2/3 de galeries rebouchées. Le calcul d'une vitesse de creusement à partir des données de Jégou et al. (2001a) se heurte ainsi à la difficulté d'estimer le taux de rebouchage sur des images issues de la tomographie aux rayons X, et donc à la possibilité d'estimer la longueur de galeries effectivement creusée au cours des 246 jours. Nous préférons par la suite utiliser les données issues d'expériences courtes pour éviter ce biais, quelle que soit l'espèce considérée.

• Caractéristiques du système digestif et production de fèces

Hirth et al. (1996) estiment qu'après 68 jours 2/3 des galeries sont rebouchées. Scheu (1987) a étudié la production de fèces de cette espèce qu'il estime majoritairement réalisée dans les galeries. Il montre aussi l'impact de la température et de l'humidité sur la production de fèces et contrairement à Perreault and Whalen (2006), il observe une augmentation de la production de fèces avec une augmentation de l'humidité.

Comme souvent en ce qui concerne le temps de transit intestinal, les valeurs mesurées varient fortement entre les études. Pour *A. caliginosa* des temps compris entre une heure et près de 20 h sont reportés (Scheu, 1987; Taylor and Taylor, 2014). La masse intestinale semble plus homogène entre les études avec une masse estimée entre 5-7 % de la masse humide du ver de terre (Pearce, 1978; Scheu, 1987).

• Léthargie

(Pitkänen and Nuutinen, 1997) observent qu'un grand nombre de galeries d'*A. caliginosa* se termine par une chambre d'estivation et ils observent qu'entre juillet et août tous les individus sont dans ces chambres et donc ne sont plus actifs. Les conditions d'estivation de cette espèce semblent liées à la température et à la teneur en eau dans le sol. Par exemple, dans leur étude en plein champ, Eriksen-Hamel and Whalen (2009) estiment que *A. caliginosa* cesse son activité au-delà de 22°C (température du sol). Holmstrup (2001) observent que les individus adultes se mettent en quiescence dès un potentiel hydrique de -20 kPa et qu'à -40 kPa, tous les individus sont en quiescence dans des chambres d'estivation (à une température de 15°C). Cependant les vers ne peuvent res-

ter en quiescence de façon prolongée (McDaniel et al., 2013) et de longues périodes de sécheresse, plus de 3 semaines consécutives, impactent leur survie.

4.4.3.2 *Allolobophora rosea* (Savigny, 1826)

A. rosea construit des galeries d'un peu moins de 3 mm de diamètre. Son réseau est discontinu (Capowiez et al., 2015; McKenzie and Dexter, 1993). Cette discontinuité est à rapprocher de la forte production de fèces (Bolton and Phillipson, 1976) qui fait que Hirth et al. (1996) estiment que 8/9 de ses galeries sont rebouchées. L'orientation des galeries est répartie de façon homogène entre 0 - 90° selon Hirth et al. (1996).

4.4.3.3 *Lumbricus terrestris* (Linné, 1758) adulte

• Propriétés du réseau de galeries créé

Les études menées sur cette espèce (Figure 4.27) mettent en évidence la relative simplicité de son réseau de galeries puisqu'elle construit peu de galeries qui sont elles mêmes peu ramifiées (Bastardie et al., 2003; Capowiez et al., 2015; Edwards et al., 1990; Jégou et al., 1997, 1999; Shipitalo et al., 1988). Ces quelques galeries, souvent une seule, sont plutôt verticales, ouvertes à la surface et tubulaires et possèdent souvent un manchon organique (Jégou et al., 2001b). Le passage répété du ver dans sa galerie font qu'elles sont considérées comme permanentes (Edwards et al., 1992). Le diamètre des galeries est compris entre 3 et 10 mm (Bastardie et al., 2003; Capowiez et al., 2015; Edwards et al., 1990; Joschko et al., 1989) avec selon Bastardie et al. (2003) une moyenne autour de 8 mm. L'orientation des galeries est plutôt verticale (Joschko et al., 1989; Jégou et al., 1999; Pitkänen and Nuutinen, 1997), la majorité (78%) des galeries ayant un angle compris entre 60° et 90° et que la plupart des galeries n'étant pas en ligne droite (Joschko et al., 1989).

En système naturel, ses galeries peuvent atteindre plusieurs mètres de profondeur (Edwards et al. (1990) d'après Ehlers (1975))

La distribution spatiale des galeries varie selon l'échelle d'investigation. Ainsi, les galeries de *L. terrestris* sont situées au hasard sur une faible distance mais sont régulièrement réparties par agrégats à une plus grande échelle, au delà de 4-13 cm (Grigoropoulou and Butt, 2010; Haukka, 1991). La durée d'occupation des galeries est un autre critère à prendre en compte puisqu'à l'issue de cette durée les vers de terre vont créer une nouvelle galerie et donc modifier à nouveau la structure du sol. Grigoropoulou and Butt (2010) montrent qu'une galerie peut être utilisée par un individu ou un congénère pendant au moins 2 mois à 1 an avec des durées qui peuvent aller jusqu'à 5 ans.

L'activité de creusement de galeries par *L. terrestris* est notamment affectée par la densité apparente du sol, la durée de l'expérimentation et l'humidité du sol; par exemple, plus le sol est dense et moins le ver creuse (Joschko et al., 1989; Jégou et al., 2002).

• Caractéristiques du système digestif et production de fèces

Le temps de transit de *L. terrestris* est estimé entre 8h et 18h (Hartenstein and Amico, 1983; Taylor and Taylor, 2014) avec une moyenne estimée à 11.6 h (Taylor and Taylor, 2014). La masse intestinale est comprise entre 18 et 26 % de la masse sèche d'un ver. (Hartenstein and Amico, 1983; Taylor and Taylor, 2014), mais des vers avec une valeur de 44 % ont été trouvés par Hartenstein and Amico (1983).

- **Léthargie**

Cette espèce n'a pas de diapause obligatoire (Daniel, 1991; Pélosi, 2008) mais entre en quiescence lorsque la température et l'humidité deviennent inadéquat à son activité (Bouché, 2014).



FIGURE 4.27 – En haut : *L. terrestris* adulte ; en bas : *N. giardi* adulte (G. Pérès)

4.4.3.4 *Nicodrilus giardi* (Ribaucout, 1901)

- **Propriétés du réseau de galeries**

Cette espèce (Figure 4.27) est considérée comme anécique strict avec un réseau de galeries plus volumineux, plus ramifié et plus complexe que celui de *L. terrestris* (Bastardie et al., 2003; Jégou et al., 1997). Le diamètre des galeries est compris entre 3.5 et 7 mm (Bastardie et al., 2003; Jégou et al., 1997) et leur orientation est médiane (20° - 60°) sur les 15 premiers cm puis les galeries sont de plus en plus verticales (50° - 84°) (Jégou et al., 1999)

- **Caractéristiques du système digestif et production de fèces**

Les caractéristiques chimiques des fèces ont été étudiées par Jégou et al. (2001b) mais il n'y a pas, à notre connaissance, d'études sur leur temps de transit, leur volume stomacal ou de quantification précise de la quantité de fèces produit par ces vers.

- **Léthargie**

Jégou et al. (2001a) et Saussey and Debout (1984) estiment que *N. giardi* rentre en diapause de mi-juin à mi-août.

4.4.3.5 Taux d'assimilation de la matière organique

Le taux d'assimilation de la matière organique indique le taux de disparition de la matière organique lorsqu'elle est ingérée par le sol. Curry and Schmidt (2007) passent en revue le taux d'assimilation de différentes espèces. Ils notent que les espèces tropicales endogées ont un taux d'assimilation plus élevé que les espèces de milieu tempéré. En milieu tempéré, *A. rosea* possède un taux d'assimilation très faible de 2.5% en masse et de 1% en énergie (d'après Bolton and Phillipson (1976)). Par contre, pour une espèce anécique, *L. terrestris* juvénile, ils estiment qu'elle possède un taux bien plus élevé entre 43 et

55%. Selon les auteurs, le taux d'assimilation d'une espèce est variable en fonction de la microflore du sol ou encore de son régime alimentaire, ce qui permettrait d'expliquer la différence entre les anéciques et les endogés.

4.5 Analyse de sensibilité du modèle

L'analyse de sensibilité a pour objectif d'étudier la variabilité de métriques de sortie d'un modèle, induite par la variation de ses paramètres d'entrée. Il existe deux grands types d'analyse de sensibilité : l'analyse globale consiste à faire varier les variables d'entrée sur l'ensemble de leur domaine d'application tandis que l'analyse locale permet d'étudier l'impact de petites variations des variables d'entrée autour d'une valeur de référence.

L'analyse de sensibilité permet de hiérarchiser les paramètres d'entrée en fonction de leur impact sur les métriques de sortie évaluées. Ce classement peut être utilisé pour guider l'effort de calibration des paramètres. Ainsi, les paramètres d'entrée les plus influents doivent être connus avec une plus grande précision tandis qu'il est moins important de connaître avec précision les autres paramètres.

Nous présentons dans cette partie (i) les métriques de sortie calculées puis (ii) une analyse de sensibilité répondant à deux objectifs principaux : comment les paramètres de configuration des vers de terre impactent sur leur activité et comment les paramètres de composition et de structuration du sol impactent sur la bioturbation des vers.

4.5.1 Métriques de sortie calculées

Dans le cadre de l'analyse de sensibilité du modèle, une série de métriques de sortie relatives à l'activité générale des vers a été calculée. On retrouve des métriques liées au réseau de galeries et à la production de déjections.

- **achievedBurrowed** correspond à la proportion de la distance théorique à creuser qui a effectivement été creusée. La distance théorique à creuser est $d_{théorique} = P_{creuser} \times V_{creusement} \times N$ avec $P_{creuser}$ la probabilité de creuser, $V_{creusement}$ la vitesse de creusement et N le nombre d'itérations ;
- **achievedMoved** correspond à la proportion de la distance théorique des déplacements effectivement réalisée.
- **burrowedLength** est la distance totale creusée ;
- **maxZ** est la profondeur maximale atteinte ;
- **meanZ** est la profondeur moyenne où se situe le ver pendant les simulations
- **minZ** est la profondeur minimale atteinte, celle la plus en surface ;
- **movedLength** est la distance totale des déplacements (non creusant) ;
- **timesDown** correspond au nombre de fois où le ver s'est dirigé vers les couches profondes du sol ;
- **timesUp** correspond au nombre de fois où le ver s'est dirigé vers la surface ;

Des métriques en lien avec la production de fèces et le système digestif ont aussi été extraites des sorties du modèle :

— **distEgestion** correspond à la distance en ligne droite entre l'ingestion et l'égestion pour des voxels donnés. Le but de cette métrique est de mesurer la translocation des particules de sol liée aux vers de terre ;

— **distZ** correspond à la valeur absolue de la différence de profondeur entre l'ingestion et l'égestion pour des voxels donnés.

— **eGTT** est le temps de transit effectif ;

La forme et les caractéristiques du réseau créé sont aussi étudiées :

— **meanRangeLength** est la longueur moyenne des segments.

— **nbDeadEnd** correspond au nombre de branches avec une seule extrémité ;

— **rateRamif** est le taux de ramification et correspond au nombre de ramifications rapporté à la longueur totale des galeries. Pour calculer le nombre de ramifications, nous faisons l'hypothèse que les segments ont entre 1 et 2 extrémités qui débouchent sur une autre galerie, c'est pourquoi l'on ne compte que les branches en plus de ces extrémités.

Une analyse de l'orientation des galeries a aussi été réalisée. Les métriques sont exprimées en pourcentage de la longueur totale de galeries correspondant aux galeries de la classe d'angle étudiée. Pour rappel, les directions possibles sont schématisées à la figure 4.4.

— **hori** correspond à la proportion de galeries à l'horizontale ;

— **mediDown** correspond à la proportion de galeries de direction médiane et vers les couches profondes ;

— **mediUp** correspond à la proportion de galeries de direction médiane et vers la surface ;

— **vertDown** correspond à la proportion de galeries orientées à la verticale et vers les couches profondes ;

— **vertUp** correspond à la proportion de galeries orientées à la verticale et vers la surface ;

Toujours dans cette catégorie des métriques en lien avec le réseau de galeries, le nombre de galeries présentes à différentes profondeurs a été mesuré. Cette métrique correspond à celle mesurée dans l'article sur les vers endogés (chapitre 4.4.2)

4.5.2 Analyse de sensibilité de Morris

4.5.2.1 Principes de la méthode de Morris

La méthode de Morris (Campolongo et al., 2007; Morris, 1991; Pujol, 2009) utilise un criblage régulier de l'hypercube p -dimensionnel, p étant le nombre de paramètres d'entrée. On appelle Q le niveau de discrétisation de cet hypercube. Le principe de la méthode consiste à créer des trajectoires sur ce criblage en ne faisant évoluer qu'un seul facteur à la fois, il s'agit d'une méthode dite OAT (*One At a Time*). Le pas entre deux points est noté δ , il est identique dans toutes les directions. Ces trajectoires sont constituées de $p + 1$ points et le premier point est choisi aléatoirement sur le criblage. Un nombre de trajectoires r est réalisé ce qui amène à un nombre de simulations $N = r \times (p + 1)$.

Cette méthode est notamment utilisée pour les modèles gourmands en temps de calcul puisqu'elle limite le nombre de simulations nécessaires par rapport à un plan d'expérience classique tout en permettant d'analyser l'effet élémentaire de chaque variable d'entrée.

Deux indices sont proposés dans la méthode de Morris :

- μ_p^* est une mesure de la sensibilité de la métrique étudiée à la variable d'entrée p . Plus la valeur de μ_p^* est grande et plus la métrique est sensible aux variations de cette variable.
- σ_p , une valeur élevée montre que l'effet de la variable d'entrée p est non linéaire ou qu'il dépend de la valeur d'autres variables d'entrée, il y a des interactions.

4.5.2.2 Mise en place de l'analyse

Dans le cadre de cette première analyse de sensibilité, 10 paramètres d'entrée (p) ont été étudiés (Tableau 4.4) aboutissant à des trajectoires composées de 11 points. Le plan utilisé consiste alors à choisir un premier point dans notre criblage de l'hypercube 10-dimensionnel puis à faire varier un des paramètres d'entrée, par exemple la vitesse de creusement, ce qui nous donne alors un nouveau point, ce processus est répété jusqu'à ce que les 10 paramètres d'entrées aient été variés. Dans cette étude Q, le niveau de discrétisation, et δ , le pas, sont fixés à 16 et 8 respectivement et le nombre de trajectoires est $r = 30$. Il y a, au total, $30 \times (10 + 1) = 330$ configurations du modèle à tester. Pour tenir compte de la stochasticité du modèle, ces configurations ont été répétées 27 fois. Les trajectoires sont générées à l'aide du package R *sensitivity* (Pujol et al., 2015).

Le tableau 4.4 donne la gamme de valeurs utilisées pour la première analyse de sensibilité du modèle. La plupart des variables utilisées ont été décrites dans le tableau 4.1. Dans cette analyse de sensibilité, la production de turricules n'a pas été testée et la production de fèces est issue de la première stratégie de production, basée sur le temps de transit (Chapitre 4.3.3.1). Les vers de terre ont bioturbé pendant 504 h soit 21 jours un sol virtuel dont la composition fait partie des paramètres testés et dont la structuration est issue de la stratégie 1 d'initialisation aléatoire (Chapitre 3.4.1).

Une des hypothèses de l'analyse de Morris est l'indépendance des variables d'entrées. Pour ne pas déroger à cette hypothèse les variables d'entrée HO, MED, VE ont été agrégées dans la variable *ve_med_ho* et WAIT, MOVE, BURROW dans la variable *wait_move_burrow*. Les valeurs prises par ces variables ont été utilisées comme facteur représentant un couple de 3 probabilités dont l'interprétation est donnée en annexe B.

Paramètres	Valeur minimale	Valeur maximale	Références
ERTW_RADIUS	10	45	(Bouché, 1972)
GUT_TRANSIT_TIME	1	20	(Hartenstein and Amico, 1983; Scheu, 1987; Taylor and Taylor, 2014)
GUT_ABSORPTION_RATE	0,025	0,45	(Curry and Schmidt, 2007)
BURROW_SPEED	110	1240	(Bastardie et al., 2005b)
MOVE_SPEED	500	3000	Inspiré de Bastardie et al. (2005b)
ve_med_ho	0	1	/
wait_move_burrow	0	1	/
SOIL_OM_RATE	0	10	Données expertes
SOIL_POROSITY	10	30	Données expertes
INIT_DEPTH	200	2200	Domaine de variation estimé

TABLEAU 4.4 – Valeurs utilisées pour les 10 variables d’entrée étudiée dans la première analyse de sensibilité. Les paramètres en capitales sont ceux directement utilisés dans le modèle. Les paramètres en minuscules (ve_med_ho et wait_move_burrow) sont des paramètres agrégeant plusieurs paramètres utilisés dans le modèle ce qui permet de vérifier l’hypothèse d’indépendance entre les paramètres lors d’une analyse de Morris

Les gammes de valeurs utilisées pour cette première analyse correspondent à des valeurs minimales et maximales issues de la littérature ou de données expertes pour les caractéristiques de la structure du sol. Pour les probabilités de creuser et celles des angles, l'ensemble de la gamme de valeurs possibles a été utilisé puisqu'il n'existe pas ou très peu de données disponibles.

4.5.2.3 Résultats et discussion

• Sensibilité des métriques relatives au creusement de galeries et au déplacement

Dans cette section, les métriques `burrowedLength`, `movedLength`, `achievedBurrowed` et `achievedMoved` sont étudiées.

La distance totale creusée par les vers de terre (`burrowedLength`) est principalement affectée par la vitesse de creusement (Figure 4.28a). Dans une moindre mesure, la probabilité des mouvements (`wait_move_burrow`) a une influence sur la distance creusée. La position du paramètre `burrow_speed` indique que son effet est non linéaire ou interagit avec d'autres paramètres. Compte tenu de l'implémentation, une interaction avec la probabilité de creuser, contenue dans la variable `wait_move_burrow` est possible. Ce résultat est attendu puisque ces deux paramètres ont été ajoutés au modèle pour contrôler la création et la longueur des galeries creusées à chaque itération. La probabilité des angles (`ve_med_ho`) aurait pu impacter sur cette métrique, par exemple en favorisant la fusion de galeries par colinéarité ce qui pour rappel stoppe le creusement. Cependant, cette analyse montre que ce n'est pas le cas.

La distance théorique effectivement creusée (Figure 4.28c) est impactée par la plupart des paramètres d'entrée, sauf la profondeur initiale (`INIT_DEPTH`). Leur effet est non-linéaire ou en interaction avec d'autres variables. Le rayon du ver ainsi que le taux de matière organique affectent le plus fortement cette métrique. Pour mieux comprendre cette analyse, il faut identifier les cas d'échec possibles du creusement d'une galerie, nous en avons recensé deux principaux : lorsqu'il n'y a plus de directions disponibles à un point donné⁷ et lorsque le ver rejoint une galerie colinéaire à celle qu'il est en train de creuser. Le rayon du ver peut avoir un impact sur ces deux dernières possibilités, en effet plus le rayon d'une galerie est important et plus il y a de chance d'avoir deux galeries colinéaires « à distance ». En revanche, l'effet du taux de matière organique est lui plus surprenant.

La distance totale des déplacements est affectée par les probabilités de mouvement (`wait_move_burrow`) et par la vitesse de déplacement (`MOVE_SPEED`) (Figure 4.28b). Ces paramètres sont en interaction ou leur effet est non-linéaire. Ce résultat correspond bien à la fonction dévolue à ces deux paramètres d'entrée ainsi qu'à la façon dont le déplacement est modélisé, à savoir arrêter le déplacement une fois que la distance à bouger est atteinte. La distance théorique des déplacements effectivement réalisée est sensible aux variations des probabilités des angles et des mouvements (Figure 4.28d).

• Production de fèces et système digestif

La figure 4.29 présente les métriques liées à la production de fèces.

7. Dans le cas général, cela correspond au fait qu'une galerie a été creusée dans chacune des 27 directions possibles. Lorsque le ver se situe à proximité de la surface ou du fond de la structure virtuelle ce nombre peut être inférieur car les directions vers cette extrémité entraînent une sortie de l'environnement du ver

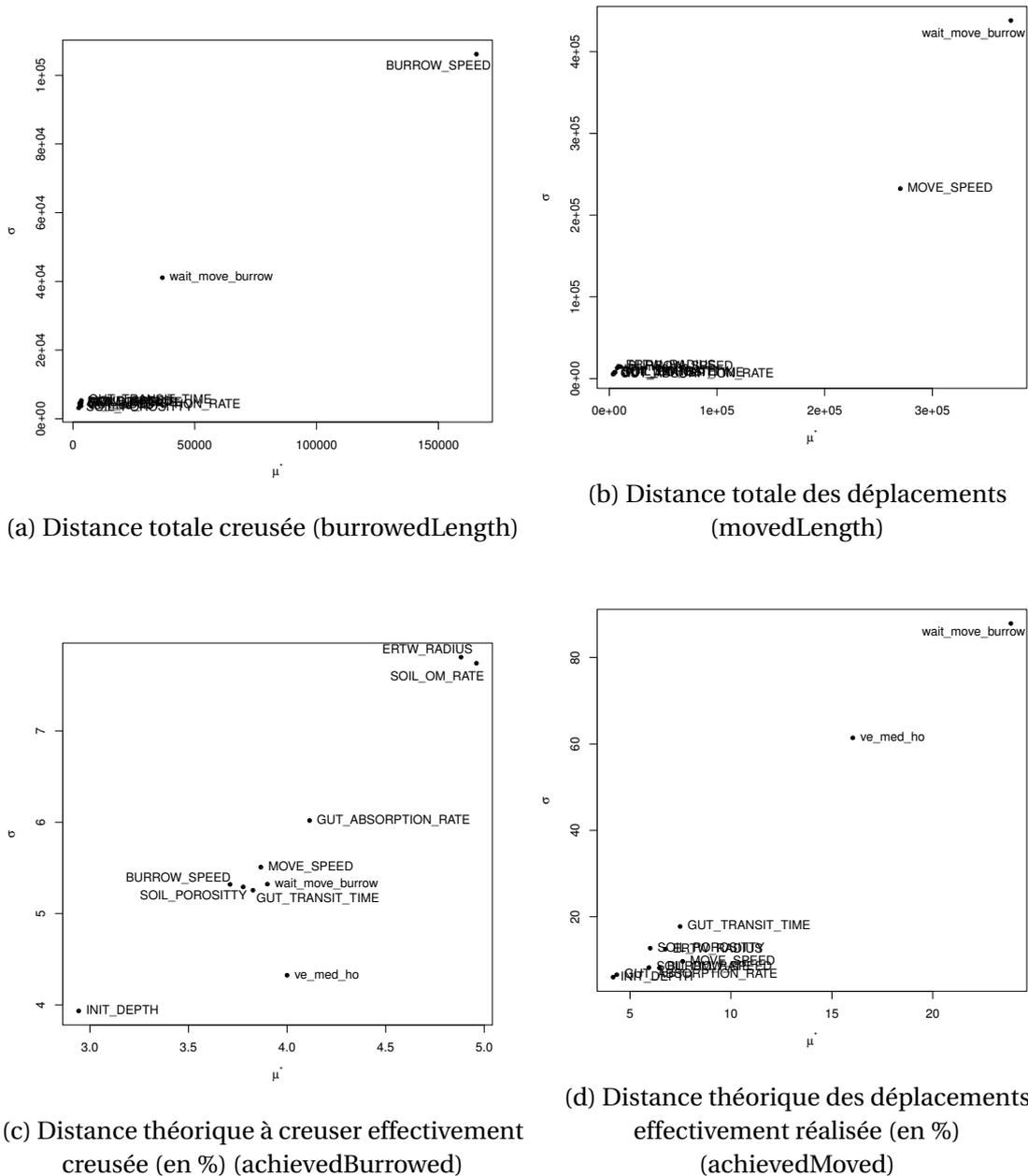


FIGURE 4.28 – Graphique de Morris relatif aux métriques de creusement et de déplacement

La distance entre l'ingestion et l'égestion (*distEgestion*) est principalement sensible aux variations de la vitesse de creusement et du temps de transit (figure 4.29a). L'effet de ces deux paramètres est non-linéaire ou en interaction. La probabilité des différents mouvements et celle des angles impactent plus faiblement sur cette métrique de sortie. Il faut noter que la vitesse de mouvement n'est pas un paramètre qui impacte fortement sur *distEgestion* alors qu'il s'agissait d'une des raisons de l'implémentation de cette action. Une analyse quantitative de l'effet des 4 paramètres serait nécessaire pour connaître leur rôle exact. En effet, pour le temps de transit (*GUT_TRANSIT_TIME*), par exemple, il n'est pas possible de dire si son augmentation va continuellement favoriser l'éloignement de la zone d'égestion par rapport à la zone d'ingestion ou si, au delà d'un certain temps de transit, le ver est susceptible d'être revenu à une zone proche de la zone d'ingestion.

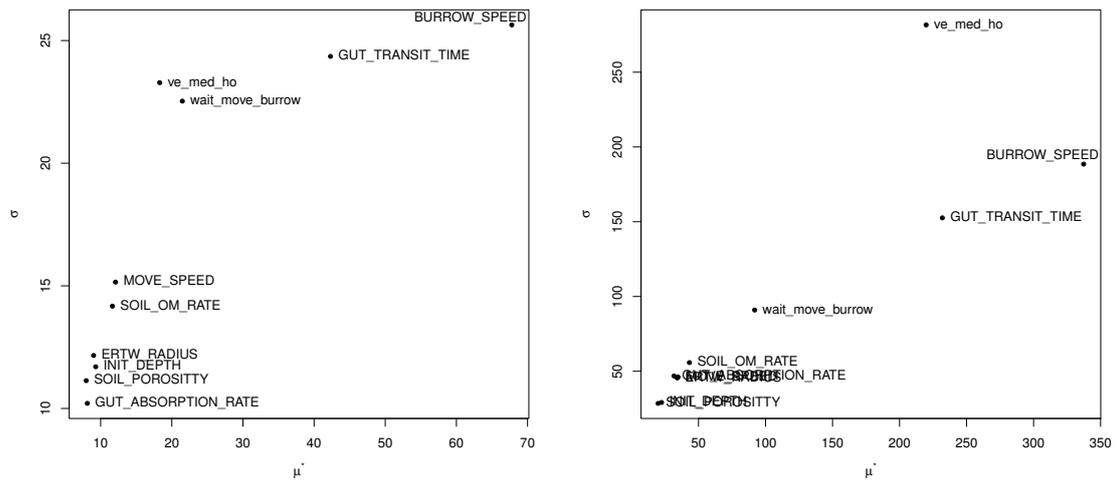
Une autre métrique de sortie intéressante est la différence de profondeur entre l'ingestion et l'égestion qui donne une idée du brassage vertical du sol par les vers de terre (Figure 4.29b). La probabilité des différents angles a un effet important ce qui semble pertinent dans la mesure où ce paramètre guide aussi la probabilité pour un ver d'aller plus ou moins à la verticale. La vitesse de creusement ainsi que le temps de transit sont des paramètres qui impactent fortement sur cette métrique.

Une des hypothèses du modèle est que le ver de terre produit un fèces lorsqu'il creuse ou qu'il bouge dans sa galerie. Ainsi, s'il a tendance à rester inactif pendant de longs moments, son temps de transit pourrait être différent de celui demandé par l'utilisateur. Cependant, la figure 4.29c montre que la probabilité des mouvements (*wait_move_burrow*) à un effet finalement faible sur cette métrique mais qu'il s'agit bien du paramètre « temps de transit » (*GUT_TRANSIT_TIME*), indiqué par l'utilisateur, qui affecte le plus le temps de transit effectif du ver de terre.

• Profondeur où se situe le ver de terre

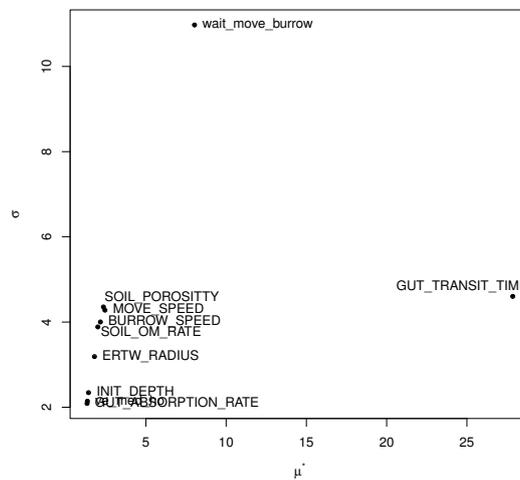
Comme nous l'avons vu dans le chapitre relatif aux vers de terre (Chapitre 4.4.3), une des différences entre les espèces réside dans l'horizon de sol dans lequel ils bioturbent. La figure 4.30 présente des métriques de sortie relatives à ce critère : la profondeur maximale atteinte (figure F.1e), la profondeur minimale atteinte (figure F.1d) et la profondeur moyenne du ver au cours des simulations (figure 4.30c). Ces trois métriques sont fortement sensibles à la profondeur où est initialisée le ver de terre. La profondeur maximale atteinte est aussi fortement sensible à la vitesse de creusement des vers et dans une moindre mesure aux probabilités des mouvements et des angles. La profondeur maximale et moyenne d'un ver sont aussi impactées par la vitesse de creusement mais dans une moindre mesure que la profondeur initiale.

On pouvait s'attendre à ce que la profondeur initiale impacte les métriques relatives à la localisation en profondeur du ver. Cependant, il est étonnant qu'après 21 jours de bioturbation, la profondeur initiale ait toujours un impact prépondérant. Une analyse intéressante serait d'étudier l'impact du nombre d'itérations sur la sensibilité des métriques de sortie relatives à la profondeur vis à vis de la profondeur initiale du ver. L'hypothèse étant que plus le nombre de simulations augmente et moins la sensibilité par rapport à la profondeur initiale est importante.



(a) Distance entre l'ingestion et l'égestion ($distEgestion$)

(b) Différence de profondeur entre l'ingestion et l'égestion ($distZ$)



(c) Temps de transit effectif ($eGTT$)

FIGURE 4.29 – Métriques liées à la production de fèces et au système digestif

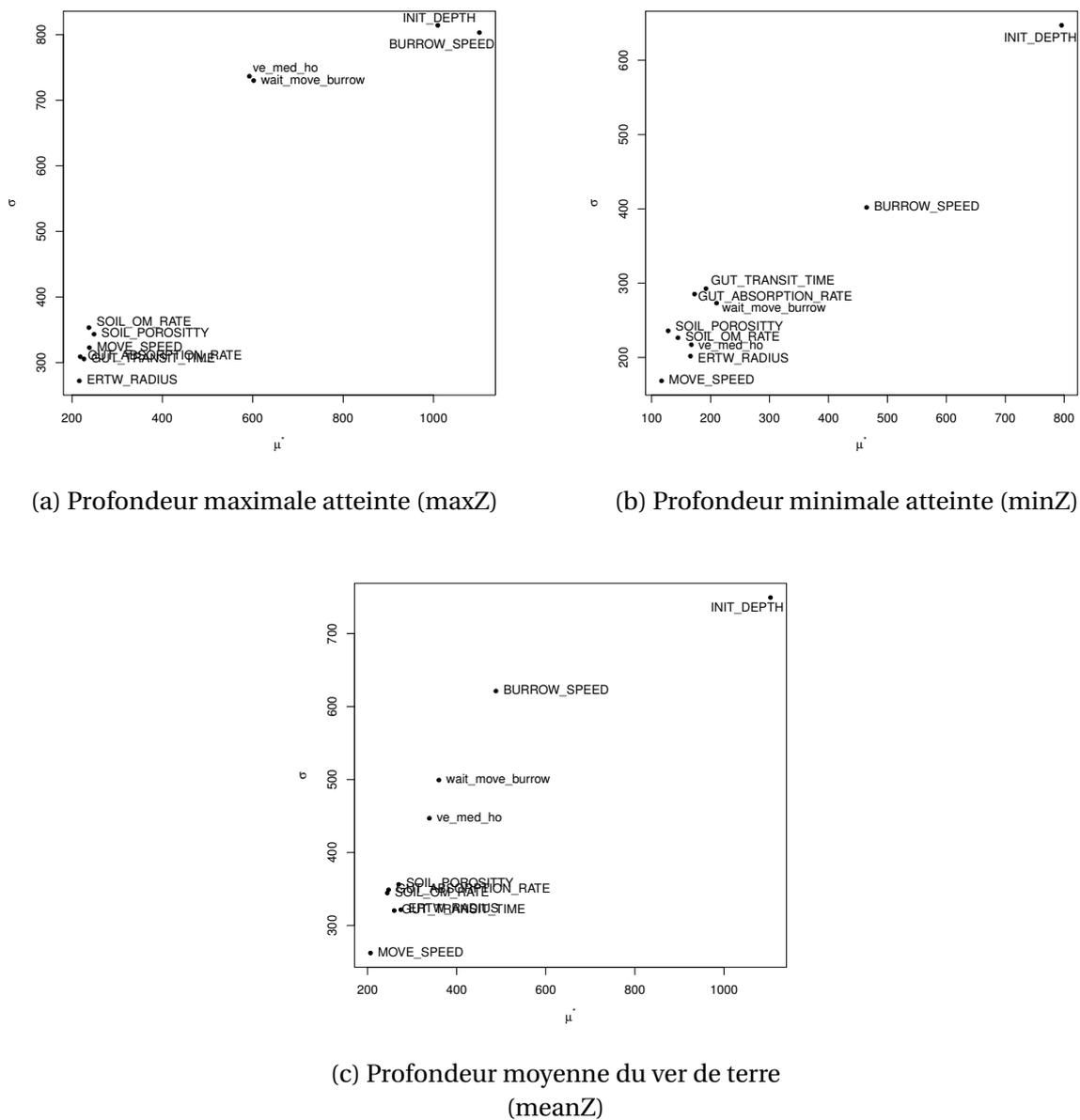
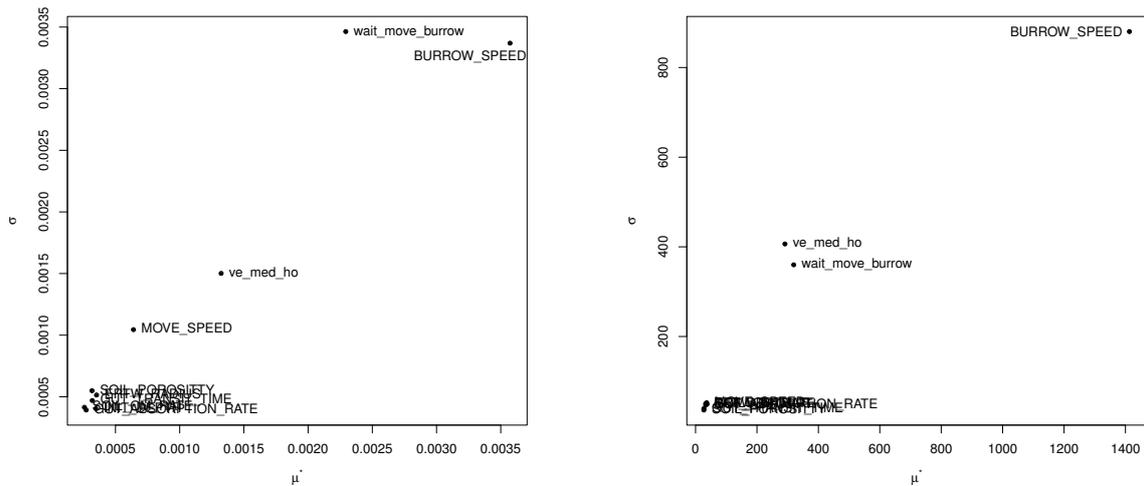


FIGURE 4.30 – Sensibilité des métriques relatives au positionnement en profondeur d'un ver



(a) Taux de ramification

(b) Nombre de nœuds moyen par couche

FIGURE 4.31 – Sensibilité de métriques liées à la morphologie du réseau de galeries simulé

• Orientation des galeries et caractéristiques du réseau

En ce qui concerne l'orientation des galeries, l'analyse montre que le seul paramètre l'impactant est celui donnant les angles, `ve_med_ho` (voir Annexe F). Il faut noter que dans le cadre de cette première analyse de sensibilité, l'attractivité des vers par rapport à la MO et à la porosité n'a pas été utilisée. Cet aspect des vers virtuels pourrait impacter sur l'orientation de leurs galeries, mais cela reste à étudier.

Toujours concernant le réseau de galeries, le taux de ramifications (figure 4.31a) est dépendant de la probabilité des angles mais aussi de la vitesse de creusement.

Le nombre de nœuds moyen par couche (figure 4.31b) est fortement dépendant de la vitesse de creusement et dans une moindre mesure de la probabilité des mouvements et celle donnant les angles des galeries.

4.5.2.4 Conclusion et recommandations

L'analyse de sensibilité met en évidence l'importance cruciale de la vitesse de creusement dans la paramétrisation des vers. Seule l'expérience de Bastardie et al. (2005b) permet actuellement de la paramétrer directement mais il conviendrait à présent d'étendre ces mesures à d'autres espèces qui n'ont pas été étudiées dans son expérience. Par la suite, nous approximerons par modélisation inverse la vitesse de creusement de différentes espèces (Chapitre 4.6.2) en utilisant les données de simulations et d'expérimentations (Chapitre 4.4.3).

D'autres paramètres, comme la probabilité des angles (`ve_med_ho`), le temps de transit (`GUT_TRANSIT_TIME`), la probabilité des mouvements (`wait_move_burrow`) et la profondeur d'initialisation (`INIT_DEPTH`) jouent aussi un rôle non négligeable dans l'activité de bioturbation des vers de terre.

Les angles des galeries sont fréquemment étudiés pour diverses espèces (Bastardie et al., 2003; Capowiez et al., 2015; Hirth et al., 1996; Jégou et al., 1999). On notera cependant que les angles des galeries sont souvent donnés sous la forme d'une moyenne pour

l'ensemble du réseau (Bastardie et al., 2003; Capowiez et al., 2015), ce qui apporte une vision très dégradée de l'orientation des galeries, deux distributions très dissemblables pouvant amener à la même moyenne. Ce critère étant important dans la modélisation des vers de terre, il convient maintenant d'étudier l'orientation des galeries avec plus de détails et d'apporter une information sous forme de classes d'angles par exemple.

La probabilité des mouvements (`wait_move_burrow`) est une caractéristique des vers de terre qui a déjà été étudiée (Bastardie et al., 2005b) et qui, comme le montre cette étude est une donnée importante si l'on souhaite modéliser les vers de terre.

La profondeur d'initialisation des vers est une notion moins évidente à appréhender lorsque l'on étudie les vers. Pour fixer ce paramètre plusieurs possibilités existent telles qu'initialiser les vers en fonction de la profondeur moyenne où éclosent les cocons, ce qui suggère de modéliser l'activité de bioturbation des juvéniles. Or l'activité de bioturbation des juvéniles peut être différente de celle des adultes (Kobel-Lamparski and Lamparski, 1987) mais l'activité des juvéniles est plus rarement étudiée que celle des adultes (Kobel-Lamparski and Lamparski, 1987; Whalen et al., 2004). Une autre possibilité intéressante dans le cadre de la modélisation des vers en système cultivé est d'étudier la position des vers après un travail du sol.

La vitesse de mouvement (`MOVE_SPEED`) n'a finalement que peu d'importance dans la bioturbation des vers de terre exceptée pour la distance parcourue en déplacement et la longueur moyenne des segments. De même, la porosité et le taux de matière organique ont, avec la stratégie choisie de prospection de l'environnement, peu d'effet sur les métriques de sortie mesurées.

4.6 Analyse des résultats et calibration du modèle

L'analyse de sensibilité de Morris a permis de tester un grand nombre de paramétrisations du modèle en explorant la gamme de valeurs possibles de dix paramètres d'entrée.

A partir de cette première expérience *in silico*, nous avons (i) analysé les métriques de sortie du modèle pour tester leur variabilité. L'objectif de cette partie est de déceler si l'aléatoire utilisé dans le modèle engendre une variabilité des sorties. Nous avons aussi (ii) utilisé les résultats des simulations pour réaliser une première calibration du modèle basée sur la longueur des galeries creusées.

4.6.1 Variabilité des métriques de sortie

4.6.1.1 Introduction

Le modèle fait fréquemment appel à l'aléatoire, pour choisir une direction parmi celles disponibles lors d'un déplacement ou d'un creusement, pour choisir une action à réaliser, pour réaliser ou non un nouveau segment de galerie lorsque la distance à creuser n'est pas un multiple de 1 cm ou encore pour générer les fèces. Nous souhaitons vérifier que la stochasticité intrinsèque du modèle génère une variabilité de la bioturbation des vers de terre. Cette analyse est complémentaire de l'analyse de sensibilité dans la mesure où nous testons ici la variabilité au sein d'une même configuration et non la variabilité issue d'une variation d'un paramètre d'entrée.

4.6.1.2 Méthodes utilisées

Les analyses statistiques ont été menées avec R (Team, 2014). Dans la suite de ce paragraphe, un groupe représente une des 330 configurations testées lors de l'analyse de sensibilité de Morris. Pour juger de la dispersion des données, le coefficient de variation a été utilisé, $C_v = \frac{\sigma}{\mu} \times 100$ avec σ l'écart-type et μ la moyenne. Pour chacune des métriques et chacun des groupes, le coefficient de variation a été calculé. L'égalité des variances intra-groupes a été testée avec le test de Brown et Forsythe (Brown and Forsythe, 1974)⁸. Le seuil de significativité est fixé à $\alpha = 5\%$.

4.6.1.3 Résultats

• Approche statistique

La variabilité intra-groupe est étudiée via le coefficient de variation intra-groupe. La profondeur la plus en surface atteinte par le ver (minZ) est, de loin, la métrique de sortie qui varie le plus au sein des groupes (Tableau 4.5). La longueur moyenne des segments (meanRangeLength), la profondeur moyenne du ver lors des simulations (meanZ), la distance entre l'ingestion et l'égestion (distEgestion) et les proportions de galeries verticales (pVeB et pVeH) sont les métriques de sortie dont la moyenne des variabilités intra-groupes est la plus importante ($CV_{mean} > 30\%$). On notera que la distance creusée (burowedLength), est une des deux métriques qui varient le moins au sein d'une même configuration.

Le test de Brown & Forsythe montre que les variances intra-groupes ne sont pas égales ($p < 10^{-3}$) quelle que soit la métrique de sortie. Cela signifie que certaines configurations amènent une variabilité plus élevée que d'autres.

• Approche visuelle

Une autre possibilité pour évaluer la variabilité de la bioturbation des vers de terre est d'observer visuellement leur trajectoire au sein d'une même configuration. Cette trajectoire permet de visualiser les zones qui vont être impactées par le ver de terre. Quatre exemples de trajectoire pour une même configuration (Annexe C.2) sont représentés à la figure 4.32. On observe une variabilité dans la profondeur moyenne (meanZ) et profondeur la plus en surface atteinte (minZ) de cette trajectoire. Par exemple, la figure 4.32a montre que le ver n'a pas atteint la surface du sol virtuel contrairement aux autres trajectoires (Figure 4.32b, 4.32c et 4.32d). La compacité des trajectoires des 4 répétitions semble aussi différente : les trajectoires des figures 4.32b et 4.32d sont plus compactes que celles des figures 4.32a et 4.32c.

4.6.2 Calibration du modèle basée sur la longueur des galeries

4.6.2.1 Pourquoi calibrer cette métrique est utile et nécessaire ?

La longueur de galeries est une donnée intéressante de par le rôle fonctionnel qu'ont les galeries, ex. écoulement de l'eau. Il s'agit aussi d'une donnée courante dans les études

8. L'hypothèse nulle de ce test est que les variances intra-groupes sont égales

	CV_{mean}	ES
achievedBurrow	8,6	0,3
achievedMoved	11,9	0,4
burrowedLength	8,6	0,3
distEgestion	32,3	1,0
distZ	15,1	0,3
eGTT	11,1	0,4
extension_vertical	19,7	0,5
maxZ	18,9	0,6
meanRangeLength	36,0	0,9
meanZ	35,0	0,7
minZ	110,8	3,9
movedLength	11,9	0,4
movedLength	11,9	0,4
nbDeadEnd	15,9	0,4
nbNodes	10,0	0,3
nbObj	10,2	0,3
nbRamif	21,0	0,4
pHo	19,4	0,8
pMedB	27,0	1,2
pMedH	26,3	1,1
pVeB	33,6	0,5
pVeH	33,6	0,5

TABEAU 4.5 – Moyenne des coefficients de variation (CV) calculés pour chaque groupe. Un groupe représente une des 330 configurations de l'analyse de Morris

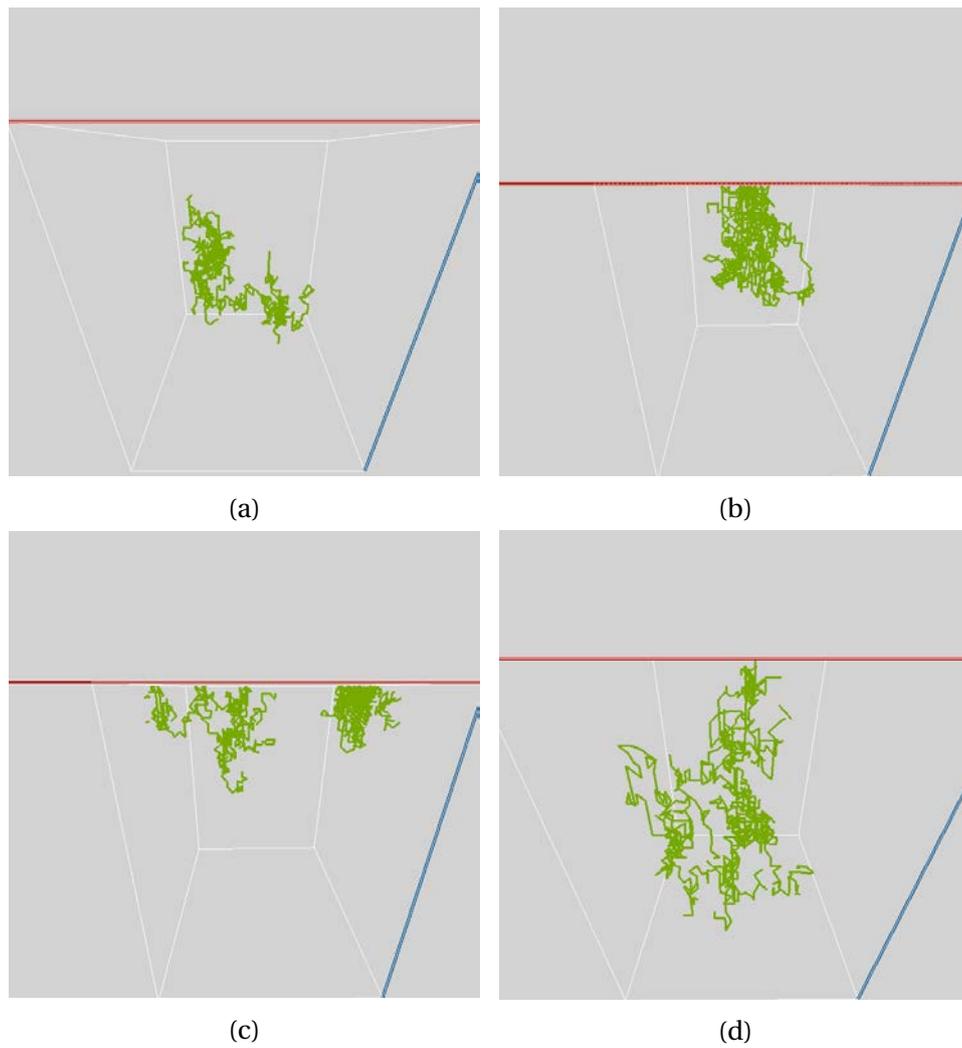


FIGURE 4.32 – Exemple de la variabilité du réseau de galeries de quatre répétitions d'une même configuration

sur l'activité des vers de terre (Tableau 4.1) qui est donc pertinente pour calibrer le modèle.

La figure 4.33 représente la longueur de galeries creusées en fonction de deux paramètres : la vitesse de creusement et la probabilité de creuser.

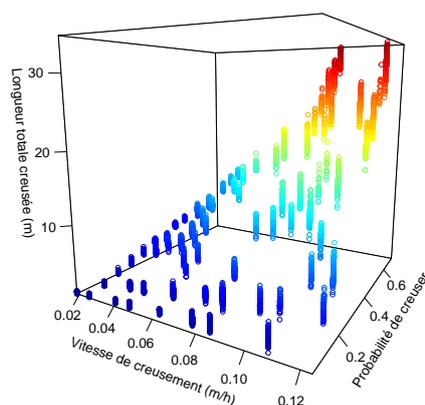


FIGURE 4.33 – Longueur creusée par un ver de terre en 21 jours selon sa vitesse de creusement et sa probabilité de creuser (données issues de l'analyse de sensibilité de Morris)

Parmi les configurations testées, un grand nombre sont, *à posteriori*, aberrantes avec des vers de terre creusant jusqu'à 25 m de galeries en 21 jours (Figure 4.33) alors que le maximum calculé à partir des données de la bibliographie est d'environ 6,6 m (Tableau 4.1). Une calibration du modèle est donc nécessaire afin de mieux cibler la gamme de variation de la probabilité de creuser ainsi que celle de la vitesse de creusement. Ces deux paramètres (P_BURROW et BURROW_SPEED) ont été choisis car la longueur des galeries est sensible à leurs variations, comme cela a été montré lors de l'analyse de sensibilité (Chapitre 4.5.2.3).

La vitesse de creusement et la probabilité de creuser sont deux paramètres qui impactent fortement la durée de simulation. Les couples de configuration ayant les valeurs les plus élevées, par exemple P_BURROW = 0,7 et BURROW_SPEED = 0,0938 m/h, peuvent entraîner des temps de simulations jusqu'à 1h30 pour une durée virtuelle de 21 jours alors que d'autres configurations, par exemple P_BURROW = 0,1 et BURROW_SPEED = 0,0863 m/h, ont des durées maximales de 2-10 minutes. Compte tenu des longueurs maximales creusées (Figure 4.33), les configurations choisies auront des valeurs peu élevées ce qui permettra de limiter le temps de calcul lors de l'utilisation du modèle. Il y a donc un intérêt supplémentaire à mieux cibler les configurations possibles.

4.6.2.2 Méthode utilisée

La méthode utilisée pour estimer la gamme de variation de P_BURROW et BURROW_SPEED se base sur les données recensées dans la littérature (Tableau 4.1) et sur les résultats des simulations réalisées lors de l'analyse de sensibilité de Morris.

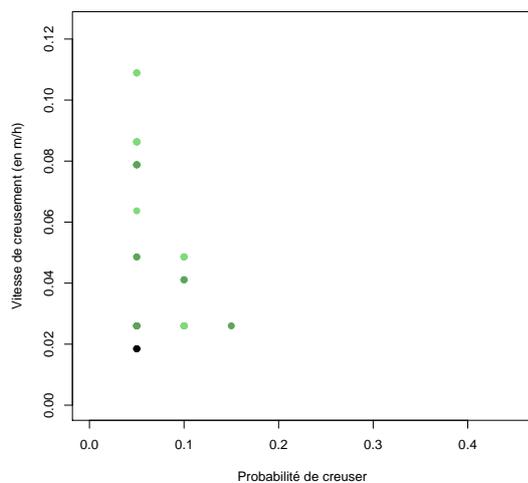
Dans le tableau 4.1, ne sont recensées que les valeurs issues d'une analyse en 3D et de la tomographie aux rayons X ou issues du radio-labelling des vers de terre (Bastardie et al., 2005b). Ces données proviennent d'expérimentations de durée variable, entre 18 et 70 jours. Ainsi, pour pouvoir comparer la longueur des galeries simulées à celles mesurées en expérimentations, nous avons rapporté ces dernières à une durée de 21 jours.

Les longueurs de galeries issues de la tomographie ne donnent pas la longueur totale des galeries créées mais la longueur du réseau lors de l'acquisition des images, la différence étant liée au rebouchage par les déjections. Dans cette première calibration, nous négligeons cette différence. Par ailleurs, dans notre cas, l'intérêt de la calibration est de préciser les configurations du modèle possibles et donc de refléter la variabilité de l'activité des vers ; c'est pourquoi nous avons utilisé des données non moyennées lorsqu'elles étaient disponibles.

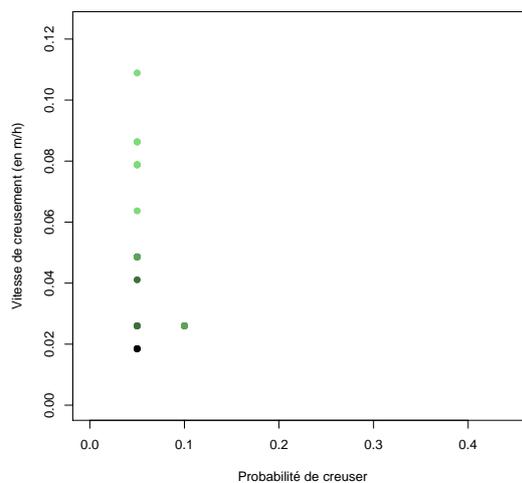
Pour chaque longueur de galeries du tableau 4.1, les 100 simulations les plus proches ont été sélectionnées parmi les 7260 simulations.

4.6.2.3 Résultats et discussions

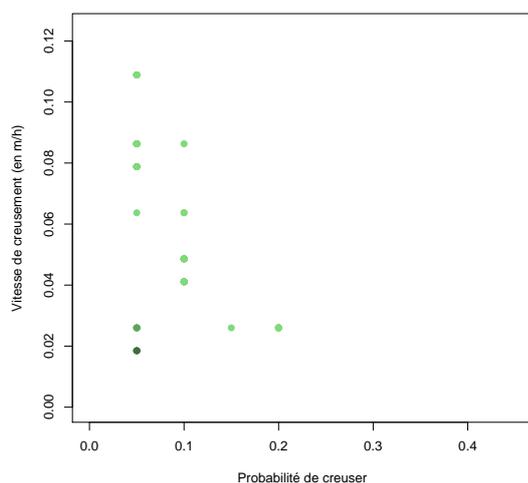
La figure 4.34 présente, pour chacune des espèces répertoriées (Tableau 4.1), les configurations sélectionnées.



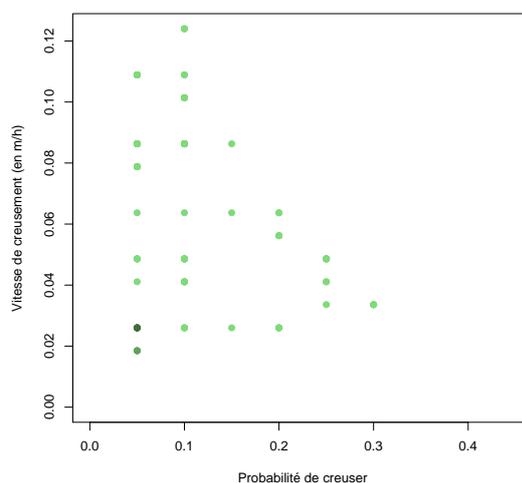
(a) *Aporectodea caliginosa*



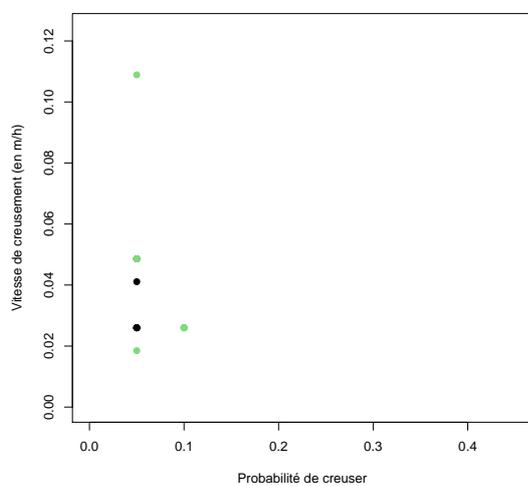
(b) *Allolobophora chlorotica*



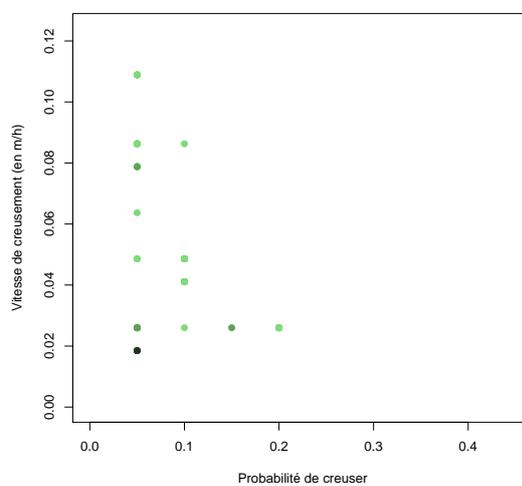
(c) *Allolobophora icterica*



(d) *Aporectodea nocturna*



(e) *Allolobophora rosea*

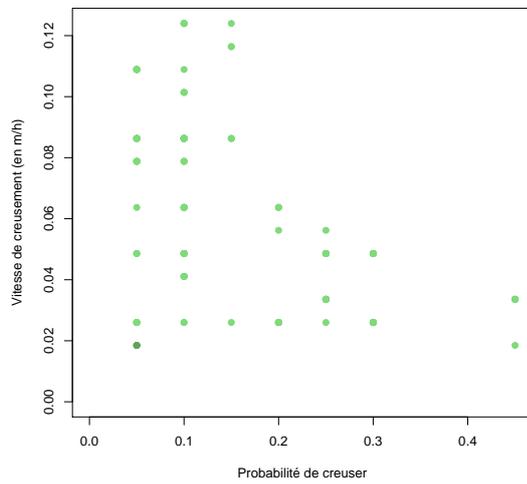


(f) *Lumbricus terrestris*

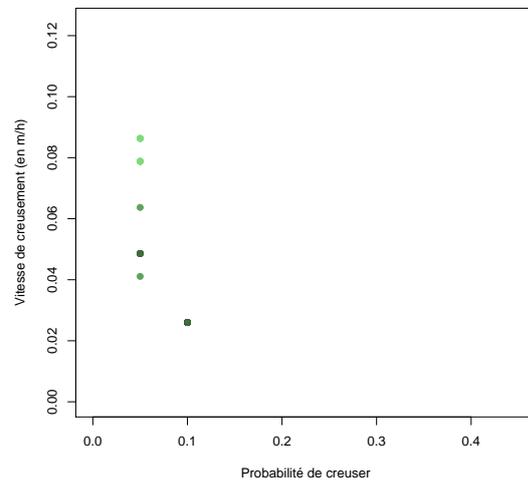
La gamme de variation de la probabilité de creuser est comprise entre 0.05 et 0.45 selon les espèces et celle de la vitesse de creusement entre 0.0185 et 0.1240 m/h (Figure 4.34). Ces gammes ne sont pas définitives dans la mesure où la valeur des bornes dépend ici de l'exploration de l'espace des paramètres lors de la mise en place de l'analyse de Morris. Mais elles donnent une approximation des valeurs possibles pour les espèces recensées dans cette partie.

Au sein de ces gammes de variations, ce sont les couples P_BURROW - BURROW_SPEED de plus faibles valeurs qui sont les plus fréquents pour toutes les espèces, à l'exception de *N. giardi* et dans une moindre mesure de *A. nocturna*. Cela suggère que les vers de terre pourraient occuper moins de 5 % de leur temps, soit moins d'1h12 par jour, à creuser et/ou creuser à moins de 0.0185 m/h.

Il faut cependant souligner que la tomographie aux rayons X ne permet pas de quantifier la longueur des galeries creusées puis rebouchées par les fèces. Or la plupart des données recensées sont issues de cette méthode ce qui signifie que les longueurs de galeries observées correspondent à une sous évaluation de la longueur totale de galeries creusée au cours des expérimentations. C'est pour cela que nous avons privilégié les expérimentations courtes dans le cadre de la calibration de notre modèle.



(g) *Nicodrilus giardi*



(h) *Octolasion lacteum*

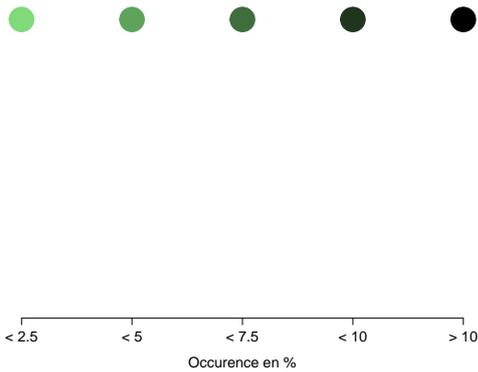


FIGURE 4.34 – Valeur des paramètres « probabilité de creuser » et « vitesse de creusement » amenant à des longueurs de galeries proches de la littérature. La couleur des points donne le pourcentage des simulations sélectionnées ayant cette configuration

4.7 Discussion des hypothèses

Dans cette section, les hypothèses réalisées pour construire le modèle sont détaillées ainsi que leurs implications sur la simulation de l'activité des vers de terre. Lors de la mise en place du modèle conceptuel de ver de terre (Chapitre 4.2), certaines hypothèses du modèle ont déjà été détaillées, et ne le sont donc pas à nouveau dans cette partie.

• Agrégation des comportements par séquence d'une heure

Les vers de terre virtuels agissent par séquence d'une heure. Ces séquences virtuelles agrègent des séquences réelles qui peuvent être plus courtes (Bastardie et al., 2005b). La durée de ces séquences est un choix arbitraire qui nous semble être un bon compromis pour simplifier l'activité des vers de terre notamment au regard de nos objectifs : simuler l'activité des vers sur plusieurs semaines ou mois. Par ailleurs, compte tenu du nombre d'itérations qui devront être réalisées pour simuler ces périodes, à la fin des simulations les vers auront creusé, bougé et attendu autant de temps que leurs équivalents réels, même en agrégeant leur activité par séquence d'une heure.

• Longueur unitaire des segments

Dans le modèle, lorsque les vers de terre creusent, ils le font généralement par segment de 1 cm. Cette longueur est un paramètre du modèle qui peut être modifié. Il est cependant difficile d'évaluer l'impact direct d'une faible variation de cette longueur unitaire qui est certainement lié à la probabilité des directions. Nous faisons l'hypothèse qu'une longueur unitaire faible pourrait engendrer des réseaux plus tortueux car dans le modèle, lorsqu'un ver de terre creuse, il peut choisir une nouvelle direction à chaque fois qu'il a creusé l'équivalent d'une longueur unitaire. Ainsi, pour une même longueur de réseau, un ver de terre qui est paramétré avec une longueur unitaire plus faible peut éventuellement changer de direction plus fréquemment. Au contraire, à chaque fois qu'il choisit une direction, un ver paramétré avec une longueur unitaire élevée creuse une longueur plus importante dans une même direction. Cela pourraient engendrer des réseaux plus linéaires.

Pour des vers de petit et moyen diamètre cette longueur de 1 cm nous semble bien adaptée car elle correspond à plusieurs itérations de la sphère permettant de créer les galeries (Chapitre 4.3.1.1) et donc à des sections nettement cylindriques. Pour les vers de plus grand diamètre tels que les anéciques (> 5 mm), une augmentation de cette distance minimale semble intéressante, d'autant plus qu'ils forment des réseaux plus linéaires que les endogés.

• Intérêt de l'action « se déplacer »

Comme cela a été montré lors de l'analyse de sensibilité (Chapitre 4.5.2.3), la vitesse de déplacement a une importance limitée dans la variation des métriques non relatives au déplacement, ce qui pose la question de son intérêt. Dans l'utilisation actuelle du modèle, sans l'impact de la température ou de l'humidité sur les vers, cette action semble en effet inutile pour les endogés.

Cependant, il ne s'agit pas de supprimer totalement cette action car elle est utilisée par les anéciques pour produire des déjections en surface. Dans la perspective d'inté-

grer l'impact des facteurs pédoclimatiques sur l'activité des vers de terre (Chapitre 6.2), l'action de se déplacer pourrait être utilisée par les vers pour aller vers des horizons aux conditions pédoclimatiques plus favorables. Il s'agit d'une hypothèse qui devra être testée.

4.8 Conclusion du chapitre

Préambule : les perspectives d'amélioration et d'utilisation du modèle sont données au chapitre 6.

Ce chapitre détaille la mise en place, l'implémentation et l'utilisation du modèle d'agent ver de terre construit de cette thèse. Ce modèle a pour objectif de simuler l'activité de bioturbation des vers de terre sur plusieurs semaines à plusieurs mois. Cet objectif est crucial car il guide les choix faits pour modéliser un ver réel.

Dans la première partie de ce chapitre, nous avons détaillé le modèle conceptuel de ver de terre. Ce modèle conceptuel représente toutes les caractéristiques que nous avons jugé nécessaires, en lien avec la bibliographie, pour simuler l'activité de bioturbation des vers. Parmi les caractéristiques principales d'un ver, il y a sa forme qui est dans notre modèle un disque dont le rayon peut varier en fonction de l'espèce ; il y a aussi l'ensemble des comportements de déplacement - creuser, se déplacer et attendre - et son système digestif qui permet notamment de déclencher la production de déjections. La dernière caractéristique majeure des vers virtuels concerne leur champ de perception qui leur permet de percevoir les propriétés du sol environnant et donc de s'adapter et d'orienter leur activité en fonction de ces caractéristiques.

Dans la deuxième partie, nous avons abordé plus en détail l'implémentation des vers de terre en décrivant étape par étape le déroulement des principales actions : creuser, bouger, produire une déjection. La description de ces actions a permis d'aborder la problématique de création de formes en 3D dans un environnement discret et dans notre cas celle d'un cylindre. Pour répondre à cette problématique, nous avons mis en place une technique innovante basée sur une sphère et des voxels précurseurs. Cette technique permet de générer en 3D les cylindres correspondant aux galeries des vers de terre. Les enjeux liés à la gestion de la trajectoire des vers de terre ont aussi été décrits dans cette partie. Le système mis en place permet d'éviter qu'un ver creuse dans une galerie existante et il simplifie la mise en place de l'action « se déplacer dans son réseau ». Par conséquent, il facilite l'implémentation des vers de terre anéciques qui utilisent fréquemment l'action « se déplacer » pour produire un turricule à la surface du sol. Le système de gestion de la trajectoire est un système novateur qui n'a pas été développé dans les autres modèles de ver de terre.

La troisième partie de ce chapitre avait pour objectif de recenser et d'acquérir des données pour paramétrer le modèle ainsi que pour vérifier l'adéquation des réseaux simulés vis à vis de réseaux réels. Une étude relative à trois vers de terre endogés (*A. caliginosa*, *A. chlorotica* et *A. icterica*) a été décrite et une analyse de la littérature relative à la bioturbation et aux caractéristiques des vers anéciques et endogés a été réalisée. Cette partie souligne l'hétérogénéité des connaissances disponibles selon les espèces, avec des espèces très documentées, ex. *L. terrestris* et d'autres qui le sont beaucoup moins, ex. *A. rosea* bien que cette dernière soit présente dans les parcelles cultivées (Peigné et al., 2009).

Dans la quatrième partie, une analyse de sensibilité globale basée sur l'analyse de Morris a été menée sur notre modèle. Elle s'est intéressée à l'impact de la variation de 10

paramètres d'entrée sur plus de 20 métriques de sortie. Cette analyse a permis de montrer que la vitesse de creusement, la probabilité des différents mouvements, la probabilité des directions et le temps de transit⁹ sont des paramètres importants dans leur simulation et qui nécessitent d'être calibrés avec précision. Ces résultats permettent de mieux cibler les caractéristiques des vers de terre qu'il faut étudier et donc de donner des pistes d'études *in vivo* utiles. Par ailleurs, les résultats de l'analyse de sensibilité couplés avec le modèle conceptuel développé permettent de mieux cibler les caractéristiques importantes des vers de terre qu'il faut retenir dans cet objectif de modélisation de leur activité de bioturbation.

Dans la dernière partie de ce chapitre, une analyse des résultats de simulations et une première calibration du modèle ont été réalisées. Nous avons montré que la stochasticité du modèle engendre une variabilité de certaines métriques de sortie, ex. la profondeur minimale atteinte, la longueur moyenne des segments, la distance entre l'ingestion et l'égestion ; mais pas de la longueur totale à creuser. De plus la calibration réalisée à partir de données de la bibliographie a permis de limiter la gamme de variation de la probabilité de creuser et de la vitesse de creusement. Ces nouvelles gammes pourront être utilisées dans les futures utilisations du modèle.

4.9 Références

- Allaire-Leung, S., Gupta, S., and Moncrief, J. (2000). Water and solute movement in soil as influenced by macropore characteristics : 1. macropore continuity. *Journal of Contaminant Hydrology*, 41(3–4) :283–301. [111](#)
- Barnett, C. M., Bengough, A. G., and McKenzie, B. M. (2009). Quantitative image analysis of earthworm-mediated soil displacement. *Biology and fertility of soils*, 45(8) :821–828. [76](#), [77](#)
- Bastardie, F. (2004). *Description et modélisation des comportements et des réseaux de galeries lombriciens : vers une typologie fonctionnelle des lombriciens*. PhD thesis, Université Rennes 1. [vi](#), [80](#), [81](#)
- Bastardie, F., Capowiez, Y., and Cluzeau, D. (2005a). 3D characterisation of earthworm burrow systems in natural soil cores collected from a 12-year-old pasture. *Applied Soil Ecology*, 30(1) :34–46. [101](#), [112](#), [113](#)
- Bastardie, F., Capowiez, Y., de Dreuzy, J.-R., and Cluzeau, D. (2003). X-ray tomographic and hydraulic characterization of burrowing by three earthworm species in repacked soil cores. *Applied Soil Ecology*, 24(1) :3–16. [77](#), [99](#), [100](#), [114](#), [116](#), [117](#), [127](#), [128](#)
- Bastardie, F., Capowiez, Y., Renault, P., and Cluzeau, D. (2005b). A radio-labelled study of earthworm behaviour in artificial soil cores in term of ecological types. *Biology and Fertility of Soils*, 41(5) :320–327. [72](#), [75](#), [100](#), [111](#), [114](#), [121](#), [127](#), [128](#), [133](#), [137](#)
- BDAT (2002). [101](#)
- Bernier, N. (1998). Earthworm feeding activity and development of the humus profile. *Biology and Fertility of Soils*, 26(3) :215–223. [110](#)

9. à noter que ce paramètre est celui sur lequel la stratégie de production de déjections s'est basée

- Binet, F. and Curmi, P. (1992). Structural effects of *Lumbricus terrestris* (oligochaeta : lumbricidae) on the soil-organic matter system : Micromorphological observations and autoradiographs. *Soil Biology and Biochemistry*, 24(12) :1519–1523. 77
- Blanchart, E., Lavelle, P., Braudeau, E., Le Bissonnais, Y., and Valentin, C. (1997). Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(3–4) :431–439. 100
- Blouin, M., Hodson, M. E., Delgado, E. A., Baker, G., Brussaard, L., Butt, K. R., Dai, J., Dendooven, L., Peres, G., Tondoh, J. E., Cluzeau, D., and Brun, J.-J. (2013). A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science*, 64(2) :161–182. 99, 100
- Bolton, P. J. and Phillipson, J. (1976). Burrowing, feeding, egestion and energy budgets of *Allolobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidae). *Oecologia*, 23(3) :225–245. 78, 100, 116, 117
- Bottinelli, N., Menasseri-Aubry, S., Cluzeau, D., and Hallaire, V. (2013). Response of soil structure and hydraulic conductivity to reduced tillage and animal manure in a temperate loamy soil. *Soil Use and Management*, 29(3) :401–409. 102
- Bouché, M. (1972). *Lombriciens de France : Ecologie et systématique*. Number 72-2 (Hors-Série) in *Annales de Zoologie Ecologie Animale*. INRA Editions, Paris. 72, 100, 102, 121
- Bouché, M. (1977). Strategies lombriciennes. *Ecological Bulletins*, 25 :122–132. vi, 72, 73, 111
- Bouché, M. (2014). *Des vers de terre et des hommes : Découvrir nos écosystèmes fonctionnant à l'énergie solaire*. Nature. Actes Sud Editions. 72, 74, 96, 117
- Brown, M. B. and Forsythe, A. B. (1974). Robust tests for the equality of variances. *Journal of the American Statistical Association*, 69(346) :364–367. 129
- Campolongo, F., Cariboni, J., and Saltelli, A. (2007). An effective screening design for sensitivity analysis of large models. *Environmental Modelling & Software*, 22(10) :1509–1518. 119
- Capowiez, Y., Bottinelli, N., and Jouquet, P. (2014). Quantitative estimates of burrow construction and destruction, by anecic and endogeic earthworms in repacked soil cores. *Applied Soil Ecology*, 74 :46–50. 100, 110, 111, 112, 113
- Capowiez, Y., Bottinelli, N., Sammartino, S., Michel, E., and Jouquet, P. (2015). Morphological and functional characterisation of the burrow systems of six earthworm species (Lumbricidae). *Biology and Fertility of Soils*, pages 1–9. 114, 115, 116, 127, 128
- Capowiez, Y., Cadoux, S., Bouchant, P., Ruy, S., Roger-Estrade, J., Richard, G., and Boizard, H. (2009). The effect of tillage type and cropping system on earthworm communities, macroporosity and water infiltration. *Soil and Tillage Research*, 105(2) :209–216. 99, 100, 111
- Capowiez, Y., Monestiez, P., and Belzunces, L. (2001). Burrow systems made by *Aporrectodea nocturna* and *Allolobophora chlorotica* in artificial cores : morphological differences and effects of interspecific interactions. *Applied Soil Ecology*, 16(2) :109–120. 99, 100, 110, 111, 113, 114

- Capowiez, Y., Pierret, A., Daniel, O., Monestiez, P., and Kretzschmar, A. (1998). 3D skeleton reconstructions of natural earthworm burrow systems using CAT scan images of soil cores. *Biology and Fertility of Soils*, 27(1) :51–59. [74](#), [101](#), [112](#)
- Capowiez, Y., Sammartino, S., and Michel, E. (2011). Using x-ray tomography to quantify earthworm bioturbation non-destructively in repacked soil cores. *Geoderma*, 162(1–2) :124–131. [114](#)
- Cluzeau, D., Guernion, M., Chaussod, R., Martin-Laurent, F., Villenave, C., Cortet, J., Ruiz-Camacho, N., Pernin, C., Mateille, T., Philippot, L., Bellido, A., Rougé, L., Arrouays, D., Bispo, A., and Pérès, G. (2012). Integration of biodiversity in soil quality monitoring : Baselines for microbial and soil fauna parameters for different land-use types. *European Journal of Soil Biology*, 49(0) :63–72. [102](#)
- Cook, S. and Linden, D. (1996). Effect of food type and placement on earthworm (*Aporrectodea tuberculata*) burrowing and soil turnover. *Biology and fertility of soils*, 21(3) :201–206. [74](#), [79](#), [80](#), [111](#)
- Crittenden, S., Eswaramurthy, T., de Goede, R., Brussaard, L., and Pulleman, M. (2014). Effect of tillage on earthworms over short- and medium-term in conventional and organic farming. *Applied Soil Ecology*, 83 :140–148. [99](#), [100](#), [111](#)
- Curry, J. P. and Schmidt, O. (2007). The feeding ecology of earthworms – a review. *Pedobiologia*, 50(6) :463–477. [78](#), [101](#), [117](#), [121](#)
- Daniel, O. (1991). Leaf-litter consumption and assimilation by juveniles of *Lumbricus terrestris* L. (oligochaeta, lumbricidae) under different environmental conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 12(3) :202–208. [117](#)
- Daniel, O., Kretzschmar, A., Capowiez, Y., Kohli, L., and Zeyer, J. (1997). Computer-assisted tomography of macroporosity and its application to study the activity of the earthworm *Aporrectodea nocturna*. *European Journal of Soil Science*, 48(4) :727–737. [100](#)
- Decaëns, T., Rangel, A. E., Asakawa, N., and Thomas, R. J. (1999). Carbon and nitrogen dynamics in ageing earthworm casts in grasslands of the eastern plains of colombia. *Biology and Fertility of Soils*, 30(1-2) :20–28. [79](#)
- Dexter, A. (1978). Tunnelling in soil by earthworms. *Soil Biology & Biochemistry*, 10(5) :447–449. [76](#), [77](#)
- Dexter, A. (1988). Advances in characterization of soil structure. *Soil and Tillage Research*, 11(3–4) :199–238. [99](#), [100](#)
- Edwards, W., Shipitalo, M., Owens, L., and Norton, L. (1990). Effect of *Lumbricus terrestris* L. burrows on hydrology of continuous no-till corn fields. *Geoderma*, 46(1–3) :73–84. [116](#)
- Edwards, W., Shipitalo, M., Traina, S., Edwards, C., and Owens, L. (1992). Role of *Lumbricus terrestris* (L.) burrows on quality of infiltrating water. *Soil Biology and Biochemistry*, 24(12) :1555–1561. [116](#)
- Ehlers, W. (1975). Observations on earthworm channels and infiltration on tilled and untilled Loess soil. *Soil Science*, 119(3) :242–249. [116](#)

- Eriksen-Hamel, N. S. and Whalen, J. K. (2009). The “deduction” approach : A non-invasive method for estimating secondary production of earthworm communities. *Acta Oecologica*, 35(3) :477–484. [115](#)
- FAO (1988). *FAO/Unesco Soil Map of the World. Revised Legend with corrections. World Soil Resources Report 60*. FAO, Rome. [101](#)
- Felten, D. and Emmerling, C. (2009). Earthworm burrowing behaviour in 2D terraria with single- and multi-species assemblages. *Biology and Fertility of Soils*, 45(8) :789–797. [100](#), [110](#), [112](#)
- Fernández, R., Novo, M., Gutiérrez, M., Almodóvar, A., and Díaz Cosín, D. J. (2010). Life cycle and reproductive traits of the earthworm *Aporrectodea trapezoides* (Dugès, 1828) in laboratory cultures. *Pedobiologia*, 53(5) :295–299. [112](#)
- Francis, G. S., Tabley, F. J., Butler, R. C., and Fraser, P. M. (2001). The burrowing characteristics of three common earthworm species. *Australian Journal of Soil Research*, 39(6) :1453–1465. [100](#), [110](#), [111](#), [112](#), [115](#)
- Fründ, H.-C., Butt, K., Capowicz, Y., Eisenhauer, N., Emmerling, C., Ernst, G., Potthoff, M., Schädler, M., and Schrader, S. (2010). Using earthworms as model organisms in the laboratory : Recommendations for experimental implementations. *Pedobiologia*, 53(2) :119–125. [102](#)
- Grigoropoulou, N. and Butt, K. R. (2010). Field investigations of *lumbricus terrestris* spatial distribution and dispersal through monitoring of manipulated, enclosed plots. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(1) :40–47. [116](#)
- Guérin, M. (2015). Caractérisation du comportement bioturbateur de cinq espèces lombriciennes en milieu contrôlé. Technical report, Université Rennes 1. [114](#)
- Hartenstein, R. and Amico, L. (1983). Production and carrying capacity for the earthworm *Lumbricus terrestris*. *Soil Biology & Biochemistry*, 15(1) :51–54. [78](#), [80](#), [116](#), [121](#)
- Haukka, J. (1991). Spatial-distribution and formation of earthworm burrows. *Pedobiologia*, 35(3) :175–178. [116](#)
- Hirth, J. R., McKenzie, B. M., and Tisdall, J. M. (1996). Volume density of earthworm burrows in compacted cores of soil as estimated by direct and indirect methods. *Biology and fertility of soils*, 21(3) :171–176. [101](#), [111](#), [115](#), [116](#), [127](#)
- Holmstrup, M. (2001). Sensitivity of life history parameters in the earthworm *Aporrectodea caliginosa* to small changes in soil water potential. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(9) :1217–1223. [115](#)
- Hughes, M., Bull, C., and Doube, B. (1994). The use of resource patches by earthworms. *Biology and Fertility of Soils*, 18(3) :241–244. [79](#), [80](#)
- Jeanson, C. (1968). *Essai de pédozoologie expérimentale : morphologie d'un sol artificiel structuré par les Lombricidés*. Ph. d. thesis, Université de Paris. Faculté des Sciences, France. [99](#), [100](#)
- Jones, C. G., Lawton, J. H., and Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69 :373–386. [100](#)

- Joschko, M., Diestel, H., and Larink, O. (1989). Assessment of earthworm burrowing efficiency in compacted soil with a combination of morphological and soil physical measurements. *Biology and Fertility of Soils*, 8(3) :191–196. [101](#), [116](#)
- Joschko, M., Graff, O., Müller, P., Kotzke, K., Lindner, P., Pretschner, D., and Larink, O. (1991). A non-destructive method for the morphological assessment of earthworm burrow systems in three dimensions by X-ray computed tomography. *Biology and Fertility of Soils*, 11(2) :88–92. [112](#), [115](#)
- Joschko, M., Müller, P., Kotzke, K., Döhring, W., and Larink, O. (1993). Earthworm burrow system development assessed by means of X-ray computed tomography. *Geoderma*, 56(1–4) :209–221. [101](#)
- Jouquet, P., Dauber, J., Lagerlöf, J., Lavelle, P., and Lepage, M. (2006). Soil invertebrates as ecosystem engineers : Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology*, 32(2) :153–164. [99](#), [100](#)
- Jégou, D., Brunotte, J., Rogasik, H., Capowiez, Y., Diestel, H., Schrader, S., and Cluzeau, D. (2002). Impact of soil compaction on earthworm burrow systems using X-ray computed tomography : preliminary study. *European Journal of Soil Biology*, 38(3) :329–336. [80](#), [114](#), [116](#)
- Jégou, D., Capowiez, Y., and Cluzeau, D. (2001a). Interactions between earthworm species in artificial soil cores assessed through the 3D reconstruction of the burrow systems. *Geoderma*, 102(1) :123–137. [100](#), [101](#), [114](#), [115](#), [117](#)
- Jégou, D., Cluzeau, D., Wolf, H. J., Gandon, Y., and Trehen, P. (1997). Assessment of the burrow system of *Lumbricus terrestris*, *Aporrectodea giardi*, and *Aporrectodea caliginosa* using X-ray computed tomography. *Biology and fertility of soils*, 26(2) :116–121. [101](#), [111](#), [112](#), [115](#), [116](#), [117](#)
- Jégou, D., Hallaire, V., Cluzeau, D., and Tréhen, P. (1999). Characterization of the burrow system of the earthworms *Lumbricus terrestris* and *Aporrectodea giardi* using x-ray computed tomography and image analysis. *Biology and fertility of soils*, 29(3) :314–318. [74](#), [99](#), [100](#), [102](#), [116](#), [117](#), [127](#)
- Jégou, D., Schrader, S., Diestel, H., and Cluzeau, D. (2001b). Morphological, physical and biochemical characteristics of burrow walls formed by earthworms. *Applied Soil Ecology*, 17(2) :165–174. [79](#), [116](#), [117](#)
- Keudel, M. and Schrader, S. (1999). Axial and radial pressure exerted by earthworms of different ecological groups. *Biology and Fertility of Soils*, 29(3) :262–269. [77](#)
- Kobel-Lamparski, A. and Lamparski, F. (1987). Burrow constructions during the development of *Lumbricus badensis* individuals. *Biology and Fertility of Soils*, 3(1-2) :125–129. [128](#)
- Kretschmar, A. (1990). Experimental burrow system : pathway patterns and building behaviour. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 27(3) :299–306. [100](#)
- Kretschmar, A. (1991). Burrowing ability of the earthworm *Aporrectodea longa* limited by soil compaction and water potential. *Biology and Fertility of Soils*, 11(1) :48–51. [80](#)

- Kretzschmar, A. and Aries, F. (1990). 3D images of natural and experimental earthworm burrow systems. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 27(4) :407–414. [100](#)
- Lamandé, M., Labouriau, R., Holmstrup, M., Torp, S. B., Greve, M. H., Heckrath, G., Iversen, B. V., de Jonge, L. W., Moldrup, P., and Jacobsen, O. H. (2011). Density of macropores as related to soil and earthworm community parameters in cultivated grasslands. *Geoderma*, 162(3-4) :319–326. [99](#), [100](#)
- Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, W., Roger, P., Ineson, P., Heal, O. W., and Dhillion, S. (1997). Soil function in a changing world : the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33(4) :159–193. [100](#)
- Le Couteulx, A., Wolf, C., Hallaire, V., and Pérès, G. (2015). Burrowing and casting activities of three endogeic earthworm species affected by organic matter location. *Pedobiologia*, 58(2–3) :97–103. [72](#), [79](#), [80](#), [112](#)
- Lee, K. E. and Foster, R. C. (1991). Soil fauna and soil structure. *Soil Research*, 29(6) :745–775. [99](#), [100](#)
- Lowe, C. N. and Butt, K. R. (2007). Life-cycle traits of the dimorphic earthworm species *Alolobophora chlorotica* (Savigny, 1826) under controlled laboratory conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 43(4) :495–499. [112](#)
- Martin, N. A. (1982). Interaction between organic matter in soil and the burrowing activity of three species of earthworms (Oligochaeta : Lumbricidae). *Pedobiologia*, 24 :185–190. [99](#), [100](#)
- McDaniel, J. P., Barbarick, K. A., Stromberger, M. E., and Cranshaw, W. (2013). Survivability of *Aporrectodea caliginosa* in response to drought stress in a Colorado soil. *Soil Science Society of America Journal*, 77(5) :1667–1672. [116](#)
- McKenzie, B. M. and Dexter, A. (1987). Physical properties of casts of the earthworm *Aporrectodea rosea*. *Biology and fertility of soils*, 5(2) :152–157. [79](#)
- McKenzie, B. M. and Dexter, A. (1988a). Axial pressures generated by the earthworm *Aporrectodea rosea*. *Biology and Fertility of Soils*, 5(4) :323–327. [77](#)
- McKenzie, B. M. and Dexter, A. (1988b). Radial pressures generated by the earthworm *Aporrectodea rosea*. *Biology and Fertility of Soils*, 5(4) :328–332. [77](#)
- McKenzie, B. M. and Dexter, A. (1993). Size and orientation of burrows made by the earthworms *Aporrectodea rosea* and *A. caliginosa*. *Geoderma*, 56(1–4) :233–241. [111](#), [116](#)
- Morris, M. D. (1991). Factorial sampling plans for preliminary computational experiments. *Technometrics*, 33(2) :161–174. [119](#)
- Nuutinen, V. and Butt, K. R. (2003). Interaction of *Lumbricus terrestris* L. burrows with field subdrains. *Pedobiologia*, 47(5–6) :578–581. [100](#)
- Peigné, J., Cannavaciolo, M., Gautronneau, Y., Aveline, A., Giteau, J., and Cluzeau, D. (2009). Earthworm populations under different tillage systems in organic farming. *Soil and Tillage Research*, 104(2) :207–214. [72](#), [102](#), [111](#), [138](#)

- Perreault, J. M., Eriksen-Hamel, N. S., and Whalen, J. K. (2007). Temporal and spatial dynamics of earthworm surface casting in a temperate soybean agroecosystem. *Applied Soil Ecology*, 37(1–2) :10–17. [78](#)
- Perreault, J. M. and Whalen, J. K. (2006). Earthworm burrowing in laboratory microcosms as influenced by soil temperature and moisture. *Pedobiologia*, 50(5) :397–403. [78](#), [100](#), [110](#), [112](#), [115](#)
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., and Hedde, M. (2014). Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology*, 15(3) :194–206. [112](#)
- Pearce, T. G. (1978). Gut contents of some lumbricid earthworms. *Pedobiologia*, 18(2) :153–157. [110](#), [115](#)
- Piron, D., Pérès, G., Hallaire, V., and Cluzeau, D. (2012). Morphological description of soil structure patterns produced by earthworm bioturbation at the profile scale. *European Journal of Soil Biology*, 50 :83–90. [79](#)
- Pitkänen, J. and Nuutinen, V. (1997). Distribution and abundance of burrows formed by *Lumbricus terrestris* L. and *Aporrectodea caliginosa* Sav. in the soil profile. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(3) :463–467. [115](#), [116](#)
- Pujol, G. (2009). Simplex-based screening designs for estimating metamodels. *Special Issue on Sensitivity Analysis*, 94(7) :1156–1160. [119](#)
- Pujol, G., Iooss, B., Veiga, A. J. w. c. f. S. D., Fruth, J., Gilquin, L., Guillaume, J., Gratiet, L. L., Lemaitre, P., Ramos, B., and Touati, T. (2015). sensitivity : Sensitivity Analysis. R package version 1.11.1. [120](#)
- Pélosi, C. (2008). *Modélisation de la dynamique d'une population de vers de terre Lumbricus terrestris au champ. Contribution à l'étude de l'impact des systèmes de culture sur les communautés lombriciennes*. PhD thesis, AgroParisTech. [117](#)
- Pélosi, C., Pey, B., Hedde, M., Caro, G., Capowiez, Y., Guernion, M., Peigné, J., Piron, D., Bertrand, M., and Cluzeau, D. (2014). Reducing tillage in cultivated fields increases earthworm functional diversity. *Applied Soil Ecology*, 83 :79–87. [72](#), [102](#)
- Pérès, G. (2003). *Identification et quantification in situ des interactions entre la diversité lombricienne et la macro-bioporosité dans le contexte polyculture breton. Influence sur le fonctionnement hydrique du sol*. PhD thesis, Université Rennes 1. [101](#), [111](#), [112](#)
- Pérès, G., Bellido, A., Curmi, P., Marmonier, P., and Cluzeau, D. (2010). Relationships between earthworm communities and burrow numbers under different land use systems. *Pedobiologia*, 54(1) :37–44. [99](#), [100](#), [110](#)
- Quillin, K. J. (2000). Ontogenetic scaling of burrowing forces in the earthworm *Lumbricus terrestris*. *Journal of Experimental Biology*, 203(18) :2757–2770. WOS :000089959000005. [77](#)

- Rogasik, H., Schrader, S., Onasch, I., Kiesel, J., and Gerke, H. H. (2014). Micro-scale dry bulk density variation around earthworm (*Lumbricus terrestris* L.) burrows based on X-ray computed tomography. *Geoderma*, 213(0) :471–477. [77](#)
- Rushton, S. P. (1986). The effects of soil compaction on *Lumbricus terrestris* and its possible implications for populations on land reclaimed from open-cast coal-mining. *Pedobiologia*, 29(2) :85–90. [80](#)
- Saussey, M. and Debout, G. (1984). Nouvelles données sur le déterminisme de la diapause de *Nicodrilus giardi* (Ribaucourt) (Oligochète, Lombricien). *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie*, 299 :35–38. [117](#)
- Scheu, S. (1987). The role of substrate feeding earthworms (lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil. *Oecologia*, 72(2) :192–196. [78](#), [115](#), [121](#)
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., Tinevez, J.-Y., White, D. J., Hartenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P., and Cardona, A. (2012). Fiji : an open-source platform for biological-image analysis. *Nat Meth*, 9(7) :676–682. [102](#)
- Schrader, S. (1993). Semi-automatic image analysis of earthworm activity in 2D soil sections. *Geoderma*, 56(1–4) :257–264. [79](#), [100](#)
- Schrader, S., Rogasik, H., Onasch, I., and Jégou, D. (2007). Assessment of soil structural differentiation around earthworm burrows by means of X-ray computed tomography and scanning electron microscopy. *Geoderma*, 137(3-4) :378–387. [77](#)
- Scullion, J., Neale, S., and Philips, L. (2007). Earthworm casting and burrowing activity in conventional and organic grass-arable rotations. *European Journal of Soil Biology*, 43, Supplement 1(0) :S216–S221. [79](#)
- Shipitalo, M. J. and Butt, K. R. (1999). Occupancy and geometrical properties of *Lumbricus terrestris* L. burrows affecting infiltration. *Pedobiologia*, 43(6) :782–794. [100](#)
- Shipitalo, M. J., Protz, R., and Tomlin, A. D. (1988). Effect of diet on the feeding and casting activity of *Lumbricus terrestris* and *L. rubellus* in laboratory culture. *Soil Biology and Biochemistry*, 20(2) :233–237. [79](#), [116](#)
- Taylor, A. R. and Taylor, A. F. S. (2014). Assessing daily egestion rates in earthworms : using fungal spores as a natural soil marker to estimate gut transit time. *Biology and Fertility of Soils*, 50(1) :179–183. [78](#), [115](#), [116](#), [121](#)
- Team, R. C. (2013). R : A language and environment for statistical computing. [103](#)
- Team, R. C. (2014). R : A language and environment for statistical computing. [129](#)
- van Schaik, L., Palm, J., Klaus, J., Zehe, E., and Schröder, B. (2014). Linking spatial earthworm distribution to macropore numbers and hydrological effectiveness. *Ecohydrology*, 7(2) :401–408. [99](#), [100](#)
- Whalen, J. K., Sampedro, L., and Waheed, T. (2004). Quantifying surface and subsurface cast production by earthworms under controlled laboratory conditions. *Biology and Fertility of Soils*, 39(4) :287–291. [79](#), [100](#), [128](#)

Chapitre 5

Prise en compte d'un agent anthropique : le travail du sol

Sommaire

5.1 Introduction	149
5.2 Principe de la tomographie aux rayons X	149
5.2.1 Emission - absorption de rayons X	149
5.2.2 Résolution des acquisitions	151
5.3 Impact du labour sur la structure du sol	151
5.3.1 Introduction	151
5.3.2 Materials and methods	152
5.3.2.1 Experimental site	152
5.3.2.2 Sample collection	153
5.3.2.3 Image acquisition - X-ray tomography system	153
5.3.2.4 Image processing and analysis	153
5.3.2.5 Statistical analysis	154
5.3.3 Results and Discussions	154
5.3.3.1 Soil porosity after ploughing and secondary tillage	154
5.3.3.2 Evolution of soil porosity with depth after ploughing and secondary tillage	155
5.3.4 Conclusion	158
5.4 Comparaison de la structure du sol après semis dans trois systèmes de travail du sol : labour, travail superficiel et semis direct	158
5.4.1 Matériels et méthodes	159
5.4.1.1 Site expérimental - Prélèvement des échantillons	159
5.4.1.2 Caractéristiques des systèmes de travail du sol	159
5.4.1.3 Acquisition des images	161
5.4.1.4 Analyse des images	161
5.4.1.5 Statistiques	161
5.4.2 Résultats	162
5.4.2.1 Analyse visuelle des colonnes	162
5.4.2.2 Evolution de la macroporosité en fonction de la profondeur	164
5.4.2.3 Caractéristiques morphologiques de la macroporosité	165
5.4.3 Discussions	166
5.4.3.1 Travail superficiel vs. labour	166

5.4.3.2 Le semis direct en comparaison des autres systèmes	167
5.4.4 Conclusions	168
5.5 Quel modèle pour simuler le travail du sol?	168
5.5.1 Modèles existants et facteurs de variabilité	168
5.5.2 Solution utilisée pour prendre en compte les outils de travail du sol	168
5.6 Conclusion de chapitre	173
5.7 Références	173

5.1 Introduction

Dans les sols cultivés, le travail du sol est un processus majeur qui en un laps de temps très court peut remanier fortement sa structure. Les agriculteurs utilisent actuellement une très grande diversité d'outils pour travailler les sols : des outils à dents (bineuse, cultivateur, chisel, sous-soleuse), à disques (cover-crop, charrue à disques, bineuse), à socs (charrue). Au sein d'un système de culture, les agriculteurs combinent certains de ces outils pour déchaumer les parcelles, préparer le semis ou encore lutter mécaniquement contre les adventices.

L'impact de différents systèmes de travail du sol sur la structure a été régulièrement étudié (Abdollahi et al., 2014; Alletto et al., 2010; Bottinelli, 2010; Crittenden et al., 2015; Dexter et al., 1983; Lamandé et al., 2003; Shipitalo and Protz, 1987). Dans la majorité de ces études, la structure du sol est étudiée plusieurs jours ou semaines après le dernier travail du sol. Ainsi, on ne peut connaître précisément l'impact des outils de travail du sol sur la structure car d'autres agents structurants, tels que les vers de terre ou le climat, ont pu modifier la structure depuis le dernier travail du sol. Ces études permettent de comparer la structure du sol de différents systèmes de culture qui varient en fonction de leur système de travail du sol mais pas d'étudier l'impact immédiat d'un outil de travail du sol.

La prise en compte de l'impact d'outils de travail du sol est un des enjeux de cette thèse. Contrairement à la majorité des études menées jusqu'à présent, nous souhaitons modéliser l'impact immédiat des outils de travail du sol. En effet, les agents structurants qui modifient la structure du sol à la suite d'un travail du sol devront être simulés par des modèles distincts. Pour étudier et acquérir des données sur les outils de travail du sol, nous avons réalisé deux expériences, la première étudie l'évolution de la structure du sol dans un système en labour et la seconde compare la structure du sol après le semis dans trois systèmes de travail du sol (labour, travail superficiel et semis direct). L'étude de la structure du sol s'est faite à l'aide de la tomographie aux rayons X.

Ce chapitre est composé de quatre sections, la première (*i*) présente le principe de la tomographie aux rayons X. Dans la seconde (*ii*), nous étudions l'évolution de la structure du sol avant et après les principales étapes de travail du sol dans un système en labour : avant labour, après labour et après le semis. Dans la troisième section (*iii*), nous étudions la structure du sol juste après le semis dans trois systèmes de travail du sol (labour, travail superficiel, semis direct). Dans la quatrième section (*iv*), nous abordons la problématique de la modélisation du travail du sol et la possibilité d'ajouter cet agent dans le modèle.

5.2 Principe de la tomographie aux rayons X

5.2.1 Emission - absorption de rayons X

Le scanner ou tomodynamomètre repose sur le principe d'absorption de rayons X et permet de mesurer le coefficient d'absorption linéaire (μ) en différents points de l'échantillon à imager. Le coefficient d'absorption linéaire varie en fonction du matériau imagé : plus les éléments qui le composent ont une densité atomique et une section utile élevée et plus l'absorption sera importante (Thiery, 2013).

Le scanner utilisé au cours de cette thèse est un scanner médical de 3^{ème} génération (Figure 5.1). Une source émet des rayons X qui traversent l'échantillon en étant plus ou

moins absorbés selon le type de matériau. Les rayons sont ensuite réceptionnés par un réseau de détecteurs situés à 180° de la source. La source et le détecteur tournent autour de l'échantillon ce qui permet d'obtenir un plan de coupe de celui-ci. L'échantillon avance régulièrement entre la source et le détecteur afin d'avoir plusieurs plans de coupe et ainsi avoir un échantillonnage en volume. Ensuite, le signal reçu est traité afin de reconstruire l'échantillon en une série de coupes 2D dont la valeur des pixels correspond au coefficient d'absorption linéaire de la zone échantillonnée. Par convention, ce coefficient est ensuite transformé selon le coefficient d'absorption de l'eau (μ_{eau}) (voir équation 5.1) (Thiery, 2013) et est alors exprimé en Hounsfield¹. L'eau a donc une valeur Hounsfield de 0. Les échantillons sont généralement visualisés en niveaux de gris (Figure 5.2), les pixels blancs représentant des zones denses tels que les cailloux, métaux et les pixels noirs représentent l'air.

$$CT = 1000 \frac{\mu_{mesuré} - \mu_{eau}}{\mu_{eau}} \quad (5.1)$$



FIGURE 5.1 – Scanner médical Siemens Somatom Definition AS utilisé pour les expériences sur le travail du sol, en collaboration avec la plateforme CIRE, centre INRA de Nouzilly

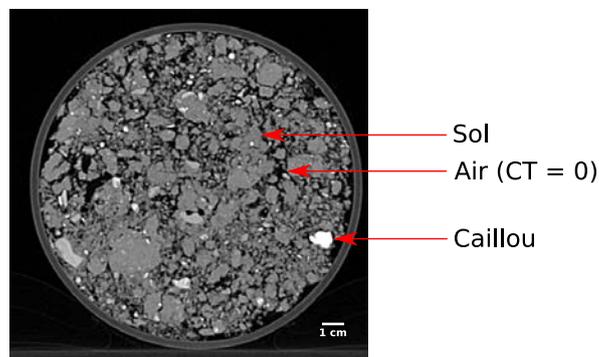


FIGURE 5.2 – Coupe horizontale d'une colonne de sol en niveaux de gris. Plus les pixels sont blancs et plus la zone est dense

1. Du nom de l'ingénieur anglais concepteur du premier scanner médical

5.2.2 Résolution des acquisitions

Avec le scanner utilisé, les images 2D font 512×512 pixels. La résolution des images dépend du champ de vue défini par l'utilisateur lors de l'acquisition des images. Par exemple, pour un cylindre de P.V.C de 14 cm de diamètre on utilise un champ de vue de 15 cm, ce qui amène à une résolution des pixels de $512 \text{ pixels} / 150 \text{ mm} = 0,29 \text{ mm}$.

Lors de l'acquisition, la hauteur des détecteurs, quelques millimètres, donne l'épaisseur du plan de coupe (Thiery, 2013). L'acquisition de plans de coupe qui se chevauchent, en lien avec la vitesse d'avancement de l'échantillon, permet d'obtenir une meilleure résolution intercoupe que la hauteur des détecteurs mais augmente le temps d'acquisition. Dans notre cas cette résolution intercoupe était de 0,1 mm.

5.3 Impact du labour sur la structure du sol

IMMEDIATE EFFECTS OF TILLAGE IMPLEMENTS ON SOIL STRUCTURE IN A PLOUGHED SYSTEM ASSESSED BY X-RAY TOMOGRAPHY

Cette partie est en cours de soumission. Les coauteurs sont : ALEXIS LE COUTEULX^{A, B}, DJILALI HEDDADJ^C, FRANÇOIS LECOMPTE^D, HANS ADRIAENSEN^D, CÉDRIC WOLF^B, GUÉNOLA PÉRÈS^A, VINCENT HALLAIRE^A

^A INRA, AGROCAMPUS OUEST, UMR 1069 SAS, F-35000 RENNES, FRANCE

^B CNRS, UNIVERSITÉ RENNES 1, UMR 6553 ECOBIO, F-35000 RENNES, FRANCE

^C CHAMBRES D'AGRICULTURE DE BRETAGNE, F-59009 VANNES, FRANCE

^D PLATEFORME CIRE, F-37380 NOUZILLY, FRANCE

5.3.1 Introduction

The concept of soil structure is well-established in the field of soil science: it can be defined as the spatial arrangement of voids and solids into the soil. Consequently, soil structure results from the piling up of voids and solids which form structures of various shapes and continuity. In addition to this spatial heterogeneity, soil structure is also dynamic according to the impact of structuring agents (Dexter, 1988; Young et al., 2001) such as mechanical action of soil tillage, bioturbation activity of earthworms or climate impact. Lastly, as state by Letey (1991), soil structure is very often studied because of its impact on soil functional properties, *e.g.* water percolation, soil water conductivity, soil oxygen supply.

In a farming context, a good soil structure allows to favour seed germination, root development and therefore plant growth, this is why seedbed and soil preparation is one of the major concerns for farmers (Dexter, 1988; Håkansson et al., 2002; Morris et al., 2010). To prepare seedbed and soil, farmers use various tillage tools that can be combined and whose effects on soil structure vary according to, for example, their shape, the forward speed, soil type or soil draught (Arvidsson et al., 2004; Destain and Houmy, 1990; Dexter and Birkas, 2004; Perdok and Kouwenhoven, 1994). Even if the use of no-till system is increasing, many farmers are still under ploughed system (Soane et al., 2012) which generally consists of a primary tillage using a mouldboard plough followed by a secondary tillage with a rotary harrowing combined with a roll or a packer and the seeder. As modelled by Roger-Estrade et al. (2004), mouldboard plough displace and cut the top 20 to

30 cm of soil with a double rotation which leads to bury weed seeds and crop residues, to create a loose soil and to destroy some dense clods/aggregates. Secondary tillage, *i.e.* harrowing and rolling, is a very intensive step that affects the first 8 to 10 cm and that creates the fine seedbed by splitting large and dense aggregates. This great impact on soil structure led several authors to state that secondary tillage is the most impacting step in a ploughed system (Atkinson et al., 2009; Jarvis, 2007). This is why it must be used carefully to prevent from getting a pulverized soil (Destain and Houmy, 1990).

Many studies have compared the soil structure of different tillage systems such as no till, minimal tillage and ploughing (Abdollahi et al., 2014; Alletto et al., 2010; Alvarez and Steinbach, 2009; Arshad et al., 1999; Bottinelli et al., 2013; Dexter et al., 1983). However, these comparisons are mostly done several months (Alletto et al., 2010; Bottinelli et al., 2013) or several weeks (Garbout et al., 2013a) after tillage but not immediately after it. As soil structure is very dynamic, there is a strong interest in studying the direct effect of tillage by comparing soil structure immediately after a tillage with the one just before, knowledge that are still lacking.

The study of soil structure comes up against the opaqueness of soil. This is why, study techniques have been building up: they are either direct (*e.g.* 2D thin sections, tomography) or indirect (*e.g.* through soil bulk density, aggregate-size distribution). Among direct techniques, resin impregnation (Ringrose-Voase, 1996) has long been used to study soil structure and tillage effect (Bottinelli et al., 2013; Lamandé et al., 2003; Lipiec et al., 2006). It allows to get 2D thin sections of soil on which soil structure can be studied at a very fine resolution. Since the 80's, X-ray Compute Tomography (CT) has been used to study soils (Petrovic et al., 1982). It allows to provide 3D spatial organisation of soil elements and it has the advantage to be a non-destructive method. Principles of X-ray CT and its use in the field of soil science were reviewed by Helliwell et al. (2013) or Taina et al. (2008) and thus they were not detailed in this article. Tomography has been used to study mainly soil porosity (Garbout et al., 2013a; Hu et al., 2014; Pagenkemper et al., 2015; Rab et al., 2014) and sometimes soil aggregates (Garbout et al., 2013b), it is thus an appropriate tool to study soil structure after various tillage tools. Currently numerous methods are used to process images and noticeably segmentation techniques (Houston et al., 2013; Kulkarni et al., 2012; Wang et al., 2011). Indeed, there is a need to homogenize this procedure of image analysis which could help to improve the reliability of results. The procedure used in Garbout et al. (2013b) and (Garbout et al., 2013a), based on ImageJ (Schneider et al., 2012), seems to be relevant to analyse images from a medical scanner and therefore has been applied in our study.

The aim of this paper is to study the effect of two tillage tools used in a ploughed system, by distinguishing the effect of secondary tillage from the primary one.

5.3.2 Materials and methods

5.3.2.1 Experimental site

Soil columns were extracted from a field experiment at Kerguéhennec (N 47°53, W 02°44) in Brittany (France) established in 2000. The soil was a Humic Cambisol (FAO) with 17% of clay, 42% of silt, 41% of sand and a carbon content of 20 g_C.kg⁻¹. The field experiment was set up with a band-path design with three blocks of three strips. Each strip is 50 m long x 6 m width. The crop rotation was maize-wheat with mineral fertilization on wheat and pig slurry on maize. The field was cultivated with maize just before sam-

pling. In each block, one strip was cultivated as a ploughed system with a mouldboard ploughing to a depth of 25 cm followed by the secondary tillage which consists of a rotary harrowing to a depth of 8 cm combined with a packer roller and a sower.

5.3.2.2 Sample collection

In November 2014, soil columns were sampled according to three treatments: before ploughing, just after ploughing and just after secondary tillage. Columns of the treatment before ploughing were sampled a week before ploughing. The samplings after ploughing and secondary tillage were done within two consecutive days and no rain occurred during these two days. Four replicas were sampled for each treatment with two samples per block from blocks 1 and 2 ($2 \times 2 \times 3 = 12$ microcosms).

Columns were P.V.C tubes of 30 cm long and 14 cm internal diameter. Columns were cautiously sampled by hand from non-trafficked areas and at a water content close to field capacity. They were labelled, hermetically closed by a transparent film, weighed and then stored at 5°C to avoid biological activity which can affect soil structure. Moreover to assure high image quality, soil columns were scanned longitudinally, and therefore they were sealed at top with paraffin to prevent soil loss during scanning (Grevers et al., 1989).

5.3.2.3 Image acquisition - X-ray tomography system

Columns were scanned using a medical Siemens Somatom Definition AS+ X-ray CT scanner at the CIRE platform at Nouzilly INRA centre. Columns were scanned longitudinally at 140 kV and 500 mAs with an helical procedure.

Images were stored in the Digital Imaging and Communications in Medicine (DICOM) format which consists in a series of images (512 x 512 pixels side) and standard meta-data such as spatial resolution, inter-slice length or coefficients allowing to translate pixel's value into Hounsfield values. Images were encoded in 16 bits. Spatial scale was 0.2975 x 0.2975 x 0.1 mm.

5.3.2.4 Image processing and analysis

Fiji software (Schindelin et al., 2012) with ImageJ (v1.49m) (Schneider et al., 2012) was used to process and analyse DICOM images. A cylindrical Volume Of Interest (VOI) was defined with a diameter of 12 cm in order to prevent from rock artefacts along the cylinder wall (Katuwal et al., 2015). To make further analysis easier, the image stack was resliced using the plug-in Reslice Z in fiji in order to get isotropic voxels with a spatial resolution of 0.2975 mm side. Images were then binarized using the global thresholding technique of Otsu (1979) which shows convenient results compared to other global thresholding techniques (Iassonov et al., 2009). It was applied on the VOI to prevent issues linked with the thresholding on a single slice (Iassonov and Tuller, 2010). This thresholding method accurately binarized paraffin voxels as voids.

After this first step, the slice corresponding to the soil surface was set and further corresponds to the depth $z = 0$. From the initial stack of images, five stacks were extracted: one corresponding to the first 20 cm (0 to 20cm) and the four others correspond to depth 0 to 5 cm (D1), 5 to 10 cm (D2), 10 to 15 cm (D3) and 15 to 20 cm (D4). Analysis were only performed on these five stacks.

Total macroporosity (> 0.2975 mm) with depth was extracted from stack histograms and was calculated as the number of pore voxels by the total number of voxels in the VOI. The plug-in BoneJ (Doube et al., 2010) was used to measure pore surface area (PS), pore thickness (Pthick) and Structural Model Index (SMI). PS is the sum of the area of the triangles that were constructed with the marching cubes techniques (Lorensen and Cline, 1987). Pore thickness of a voxel is measured by fitting the greatest sphere that fits in the pore and that contains this voxel. SMI is based on surface mesh dilation and uses the change in pore surface area (PS) as pore volume increases. According to their shape pores may have different SMI: <0 for pores with concave surfaces, 0 for plates, 3 for rods and 4 for spheres (Hildebrand and Rüegsegger, 1997).

The plug-ins Skeletonize3D and Analyse Skeleton were used to calculate the number of skeletons (Nb_Skel), branch length (BrL) and tortuosity. Based on a thinning algorithm (Lee et al., 1994), the surface of pores was iteratively eroded until the skeleton remains. These skeletons were made of branches whose average length can be calculated. The average tortuosity of branches was calculated as the ratio between branch length and the distance between its two extremities (<http://en.wikipedia.org/wiki/Tortuosity>). This approach is very close to those of Garbout et al. (2013a,b).

5.3.2.5 Statistical analysis

Data analysis was performed using R version 3.1.2 (Team, 2014). The package agricolae (de Mendiburu, 2014) was used to perform post-hoc LSD Tukey's tests. Block factor was considered as a fixed effect in all analyses. Normality of residues (Shapiro test) and heteroscedasticity (Bartlett test) were always verified. For each pore features, two ANOVAs were performed: one with data from the main stacks (0 to 20 cm) to test the effect of tillage steps and the other one with data from each layer (D1, D2, D3 and D4) to test the effect of tillage steps, depth and their interaction. Significance threshold was set at $\alpha = 5$

5.3.3 Results and Discussions

5.3.3.1 Soil porosity after ploughing and secondary tillage

This section discusses the results extracted from the main stacks (0 to 20 cm depth). Statistical analyses showed a significant ($p < 0.05$) impact of tillage steps on macroporosity, pore surface area (PS), the number of skeletons (Nb_Skel), branch length (BrL) and tortuosity. Figure 5.3 shows the evolution of soil pore thickness greater than 1 mm with tillage steps. Visually, we can notice that there are large soil volumes with few to no pore before ploughing (Figure 5.3a) and after secondary tillage (Figure 5.3c). As general thought, soil porosity after ploughing is the most evenly distributed within the soil column compared to the other two modalities.

Ploughing led to a significant increase in soil macroporosity of 5% on the whole soil column (Table 5.1). On the contrary, secondary tillage led to a significant decrease of soil macroporosity of 10% (Table 5.1). These results were not unexpected, indeed ploughing is known to increase porosity. However, when looking at the whole ploughed system with ploughing and secondary tillage, we showed that the positive effect of ploughing on macroporosity was fully neutralized by secondary tillage. This result can be visually assessed with figure 5.3.

Post-hoc analyses showed that there were more significant differences in the pore

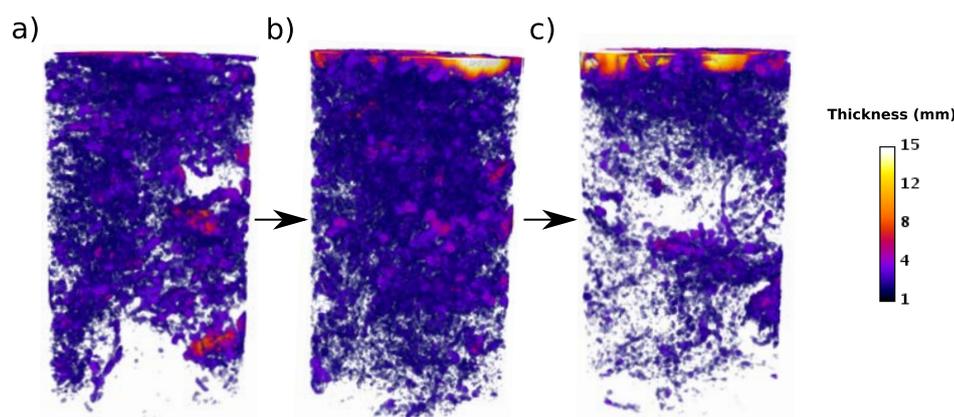


Figure 5.3 – Pore thickness greater than 1 mm in soil columns. a) before ploughing; b) after ploughing; c) after secondary tillage (rotary harrowing combined with sowing)

features between after ploughing and after secondary tillage than between the other pairs (Table 5.1). It suggested that changes due to rotary harrowing and rolling were more intense than the ones caused by the mouldboard plough. In particular, secondary tillage led also to a significant decrease in the PS (34%) and to a greater Nb_Skel whose BrL were shorter with respectively an increase and a decrease of 71% and 9% (Table 5.1). Consequently, the impact of secondary tillage should not be neglected, which reinforces the idea that secondary tillage significantly contributes to soil displacement (Van Muysen et al., 2002).

	Before ploughing	After ploughing	After secondary tillage
Macroporosity (%)	28(1)b	33(2)a	23(2)b
PS (cm²)	5056(245)ab	5833(430)a	3851(420)b
Pthick (mm)	1.91(0.05)	2.23(0.12)	2.08(0.16)
SMI	2.0(0.3)	1.9(0.3)	2.7(0.1)
Nb_Skel (nb/column)	7911(581)ab	5582(362)b	9529(1470)a
BrL (mm)	2.71(0.03)ab	2.79(0.11)a	2.53(0.02)b
Tortuosity	1.272(0.002)a	1.268(0.003)b	1.266(0.002)b

Table 5.1 – Average pore features of the whole soil column with standard errors. Values sharing a letter are not statistically different at $p = 0.05$. PS: total pore surface area; Pthick: pore thickness; SMI: structure model index; Nb_Skel: number of skeletons; BrL: branch length

The effect on the whole columns of ploughing plus secondary tillage seemed rather small as the single parameter for which the value significantly evolved was tortuosity with a lesser value after secondary tillage than before ploughing.

5.3.3.2 Evolution of soil porosity with depth after ploughing and secondary tillage

• From before ploughing to after secondary tillage

In this section, we analysed, within the four layers (D1, D2, D3 and D4), the pore features after ploughing compared to before ploughing and after secondary tillage compared to after ploughing (Figure 5.4). This allows to study, layers per layers, the impact

of the two tillage tools reflecting the initial state of the soil and thus the evolution of soil structure during tillage steps.

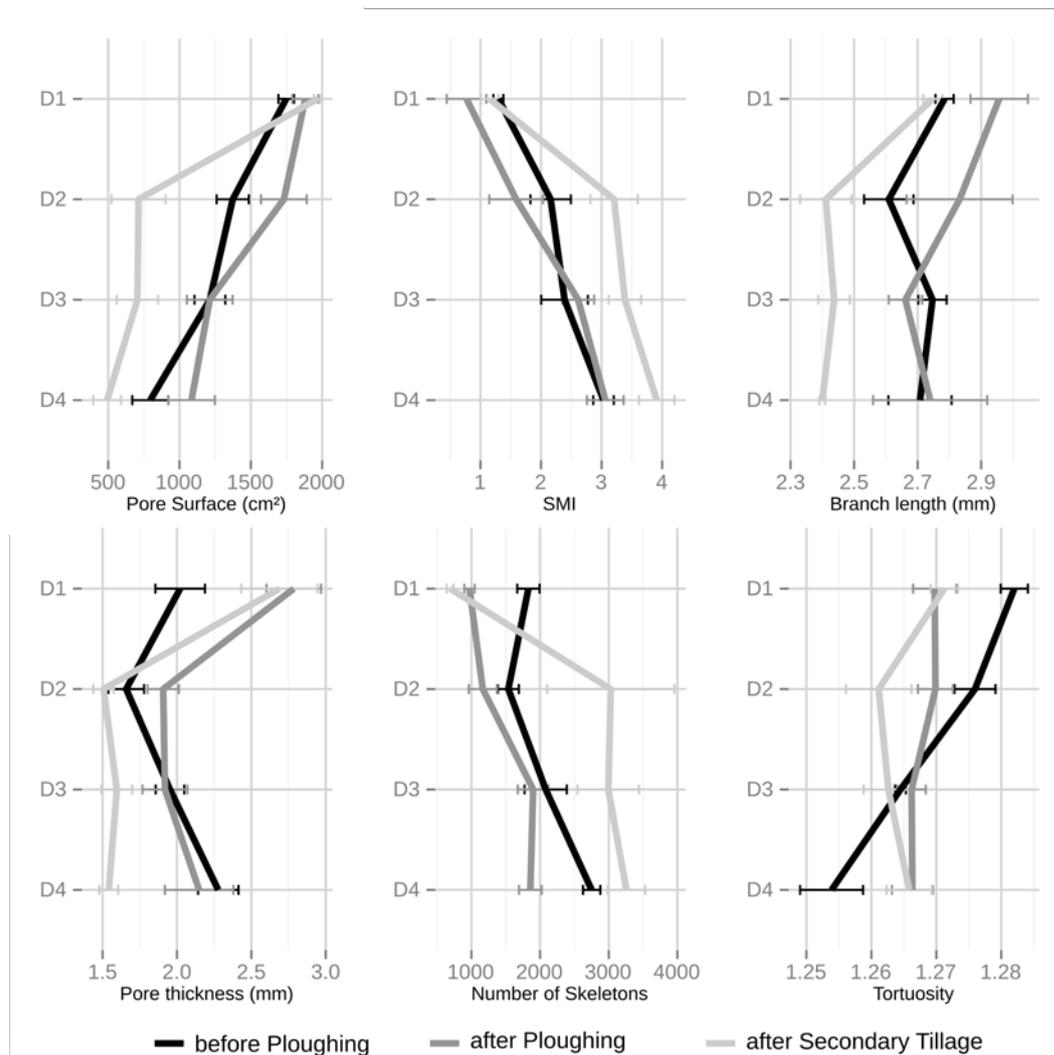


Figure 5.4 – Mean with standard error of six soil pore features with depth and tillage step. D1 represents layer 0 to 5cm, D2 layer 5 to 10 cm, D3 layer 10 to 15 cm and D4 layer 15 to 20 cm

The ploughing had a significant ($p < 0.05$) impact on pore features in the layers D1 and D4. At the top layer (D1) the ploughing led to a macroporosity increase with less skeletons whose branches were less tortuous. At the deepest layer (D4), the plough led to a greater pore surface but less skeletons whose branch were more tortuous. Again the effect of ploughing was relatively slight even if large standard errors may have prevented from statistical significance, for example regarding the layer D2 and macroporosity (Figure 5.4).

The secondary tillage, noticeably, impacted on macroporosity and number of skeletons in the layers D2, D3 and D4. These effects were particularly important as the macroporosity decreased from 31% to 17% in average and the numbers of skeletons increased from 1640 to 3093. Thus, we showed that the densification of soil after tillage in a ploughed system can be linked with secondary tillage as was suggested in [Garbout et al. \(2013a\)](#). This reduction in macroporosity was consistent with the expected effect of secondary tillage with a pulverization of soil aggregates by rotary harrowing and then a reconsolidation with the roller and, to a lesser extent, press wheels behind every sowing unit. Moreover as in [Destain and Houmy \(1990\)](#) we observed a top layer with higher macroporosity

than the other layers. This may result from the lugs on the packer roller which are 6 cm high.

• **Change in soil pore features with depth within each treatment**

In this section, for every treatment we analysed the evolution of pore features with depth. Here, we were interesting in the stratification of soil macroporosity after a tillage step. Whereas some pore features were not affected by the treatment, e.g. Structure Model Index (SMI) and Pthick, all were significantly ($p < 0.05$) affected by depth.

Figure 5.4 and figure 5.5 showed that, by treatment, there were large heterogeneities in the porosity features with depth. Before ploughing, we observed that below a dense layer between 0 and 1 cm depth (Figure 5.5), macroporosity slightly decreased with depth. There was a significant difference in the macroporosity between layers D1 and D4.

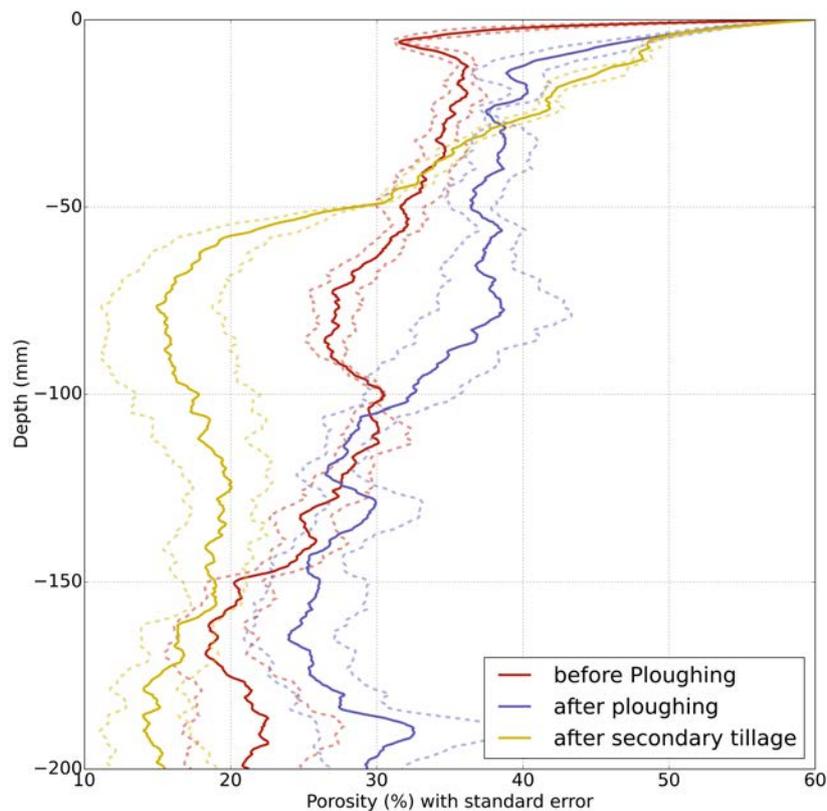


Figure 5.5 – Change of soil porosity with depth and tillage step. Solid curves are the mean of four repetitions and dashed curves represent the standard error

After ploughing, macroporosity was significantly ($p < 0.05$) different between D1 and D2 compared to the two deepest layers D3 and D4. The same stratification was observed with pore surface (PS) and the number of skeletons. Thus, top layers (D1, D2) were more porous with a greater pore surface but with less skeletons. As depth increase, SMI values indicated that pores evolved from a plate-like shape (SMI close to 1) to a more cylindrical shape. Moreover, ploughing led to an homogenization of tortuosity compared to before ploughing. Despite ploughing was 25 cm depth, most of measured pore features

showed a stratification with depth within the top 20 cm. This showed that the effect of a tillage implement can be different even within the layer it tilled, as was also underlined by [Logsdon \(2013\)](#).

After secondary tillage, we observed a stepwise curve of the macroporosity. There was an important decrease in soil porosity in the first 6 cm (Figure 5.5) and statistical analysis showed that D1 was significantly different from D2, D3 and D4. In this three layers, macroporosity was constant with a mean of 17%. It is interesting to note that evolution with depth observed on macroporosity was also found with the other pore features. Thus the first layer D1 was always significantly ($p < 0.5$) different from D2, D3 and D4 except for tortuosity, which showed that the secondary tillage had an effect of stratification. In the layer D1, pores were thicker, more plate-like (SMI close to 1), and there were fewer skeletons but with longer branches.

5.3.4 Conclusion

This study showed that, at the scale of a soil column of 20 cm height, the impact on soil structure of ploughing combined with secondary tillage seemed rather small. In fact, it was clearly showed that this impact needs to be studied reflecting the effect of depth. It was shown that both before ploughing, after ploughing and after secondary tillage there was a stratification in pore features. Noticeably, after ploughing the top 10 cm were more porous than the 10 to 20 cm, and after secondary tillage macroporosity showed a stepwise curve with lower porosity below 5 cm. It was also showed that secondary tillage led to the densification of a ploughed soil between 5 cm and 20 cm.

One has to keep in mind the major importance of the initial state of soil structure for its evolution as the effect of tillage depth and speed ([Van Muysen et al., 1999, 2002](#)). Thus the initial spatial heterogeneity in a field due to various effects, e.g. soil compaction under vehicle wheels ([Arvidsson, 2001](#); [Capowiez et al., 2012](#); [Green et al., 2003](#)) should be taken into account to generalize acquired knowledge.

Soil structure after tillage is transitory ([Cassel, 1983](#); [Green et al., 2003](#)) as afterwards other structuring agents can alter soil structure. For example, it was shown that after tillage there can be a reconsolidation due to wetting and drying cycles ([Mapa et al., 1986](#)). The knowledge of soil structure immediately after tillage is of major interest as it is the initial soil structure for the other structuring agents that alter soil structure between two tillages.

To conclude, acquired knowledge and images could be used to build a model that simulate tillage impact on soil structure as in [Dexter \(1979\)](#) but could also be used to provide data to compare existing models with reality such as [Tamás et al. \(2013\)](#).

5.4 Comparaison de la structure du sol après semis dans trois systèmes de travail du sol : labour, travail superficiel et semis direct

La structure du sol qui résulte des premières étapes de travail du sol peut être considérée comme une structure initiale sur laquelle différents agents structurants vont agir jusqu'aux prochaines interventions. Cette structure a donc une importance particulière. Or à notre connaissance, une seule étude s'intéresse à la structure du sol immédiatement

après le travail du sol (Dexter et al., 1983). Cette étude ne renseigne cependant que deux outils de travail du sol : un cultivateur et une herse rotative, ce qui reflète mal la diversité des outils utilisés (Chapitre 5.1). C'est pourquoi l'étude décrite ci-dessous vise à décrire cette structure après le semis dans trois systèmes de travail du sol : labour, travail superficiel et semis direct.

Sur le même site expérimental que l'expérience décrite au chapitre 5.3, nous avons prélevé des colonnes de sol au sein d'un système en travail superficiel et en semis direct. Le protocole est semblable à celui utilisé dans le système labouré (Chapitre 5.3), seuls quelques points de matériels et méthodes diffèrent et sont décrits ci-dessous.

5.4.1 Matériels et méthodes

5.4.1.1 Site expérimental - Prélèvement des échantillons

Le site expérimental « transfert » de la Chambre Régionale d'Agriculture de Bretagne (CRAB) utilisé dans l'étude précédente consiste en trois séries de trois bandes (labour, travail superficiel et semis direct). Pour rappel, ce site est situé à Kerguehennec en Bretagne et est en place depuis 2000. Le sol est constitué de 17% d'argiles, 42% de limons, 41% de sables et 20 g_C.kg⁻¹. Les systèmes en travail superficiel et en semis direct sont sous la même rotation maïs-blé que le système en labour. Au moment des prélèvements toutes les modalités allaient être semées en blé.

Pour le travail superficiel et le semis direct, 2 colonnes dans 2 bandes ont été prélevées après le semis, soit un total de 12 colonnes (2 × 2 × 3 colonnes) pour les trois modalités de travail du sol étudiées dans cette partie. Les colonnes ont toutes été prélevées après le semis de blé et la même journée que celui-ci.

5.4.1.2 Caractéristiques des systèmes de travail du sol

- le système en labour (L) consiste en un passage de charrue puis, pour le semis de blé, à un semis combiné avec le passage d'une herse rotative à environ 8 cm et d'un rouleau Packer. Le combiné de semis est identique à celui utilisé dans le système en travail superficiel (Figure 5.6);
- le système en travail superficiel (TS) consiste en un premier passage d'un chisel à environ 15 cm puis au semis, avec le même semoir combiné que le système en labour (Figure 5.6);
- le système en semis direct (SD) consiste au seul passage du semoir à disques (Figure 5.7).

Comme pour l'expérience décrite au chapitre 5.3, les colonnes de sol sont des tubes P.V.C de 30 cm de hauteur et 14 cm de diamètre interne. Ils sont enfoncés dans le sol dans une zone non-roulée puis délicatement excavées à la main et stockées à 5°C en chambre climatique afin de limiter l'activité biologique jusqu'au passage au tomographe. Pour pouvoir passer les colonnes de sol en position axiale, leur surface est consolidée à l'aide de paraffine avant leur passage au tomographe.



Figure 5.6 – Combiné de semis utilisé pour semer le blé dans les systèmes en labour et en travail superficiel



Figure 5.7 – Semoir utilisé pour le semis direct

5.4.1.3 Acquisition des images

Les images ont été acquises à la plateforme CIRE sur le centre INRA de Nouzilly suivant la même procédure qu'au chapitre 5.3.2.3 : acquisition longitudinale à 140 keV et 500mAs. La résolution est de $0,2975 \times 0,2975 \times 0,1$ mm.

5.4.1.4 Analyse des images

Les images ont été traitées avec Fiji (Schindelin et al., 2012), une distribution d'ImageJ (v1.49m) (Schneider et al., 2012). Dans un premier temps, un volume d'intérêt cylindrique (VOI) d'un diamètre de 12 cm a été défini pour n'analyser que l'intérieur des colonnes. Puis les voxels ont été rendus isotropes pour obtenir une résolution spatiale de 0.2975 et les images ont été binarisées en utilisant la méthode d'Ötsu sur l'ensemble du VOI. A la suite de la binarisation, les voxels blancs correspondent aux pores et les voxels noirs à la matrice de sol. L'intérêt de ces différentes étapes est discuté au chapitre 5.3.2.4.

Les colonnes ont été divisées en 4 sections selon la profondeur : D1 de 0 à 5 cm, D2 de 5 à 10 cm, D3 de 10 à 15 cm et D4 de 15 à 20 cm. La profondeur 0 correspond à la première couche horizontale de voxels dont la porosité est égale à 60%. Les colonnes de sol prélevées dans la modalité en semis direct n'ont pu être enfoncées totalement en raison de la présence de cailloux et de la forte densité du sol. Il n'y a donc pas de couches D4 pour cette modalité. De même, des colonnes en travail superficiel et labour n'atteignent pas 25 cm de profondeur, ce qui explique pourquoi nous n'avons pas considéré de couche D5 entre 20 et 25 cm.

Dans le cadre de cette étude, la macroporosité dans les colonnes a été calculée pour chaque couche horizontale de voxels dans le VOI. Il s'agit du rapport entre le nombre de voxels blancs (= pore) et le nombre de voxels dans la couche. A l'aide des plug-ins *BoneJ* (Doubt et al., 2010), *Skeletonize 3D* et *Analyse Skeleton*, différents paramètres morphologiques ont été calculés : l'aire de la surface des pores, la connectivité des réseaux de pores, le nombre de réseaux, le nombre de branches sur ces réseaux et la largeur des pores ont été calculés. L'aire de la surface des pores est calculée en créant dans un premier temps l'isosurface des pores à l'aide de la technique des *marching cubes* (Lorenson and Cline, 1987) puis en calculant l'aire de cette isosurface. Ainsi l'aire de la surface des pores représente l'interface entre la porosité et la matrice de sol. Un réseau correspond à un ensemble de branches connectées et seules les branches de plus de 1 mm ont été conservées pour calculer leur nombre.

5.4.1.5 Statistiques

Les analyses statistiques ont été menées avec R (*version 3.2.1*). Pour chaque indicateur mesuré et pour chaque profondeur, l'effet du système de travail du sol a été testé par une ANOVA et si l'effet est significatif (seuil $\alpha = 5\%$) alors un test post-hoc de Tukey a été réalisé ou un test de Student pour la profondeur D4. La normalité des résidus a été testée par un test de Shapiro. Le seuil α est fixé à 5%.

5.4.2 Résultats

5.4.2.1 Analyse visuelle des colonnes

Les figures 5.8, 5.9 et 5.10 présentent une image 3D, une coupe horizontale à 7.5 cm de profondeur et une coupe verticale de colonne de sol prélevée après le semis dans respectivement le labour, le travail superficiel et le semis direct. La figure en annexe D.1 présente des coupes horizontales à diverses profondeurs de ces trois colonnes.

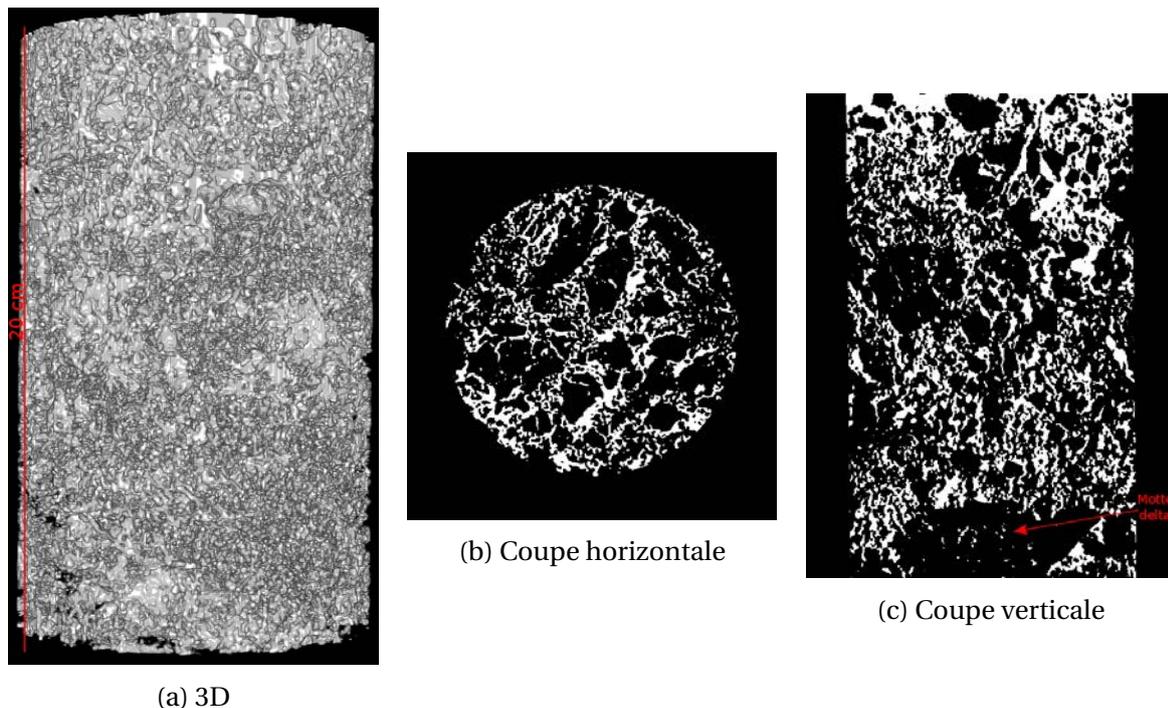


Figure 5.8 – Exemple d’une colonne de sol, de 20 cm de hauteur, prélevée après le semis dans le système labouré. En blanc : porosité; en noir : sol

La figure 5.8 présente une situation après semis dans un système en labour. En 3D (Figure 5.8a), la macroporosité est répartie sur l’ensemble de la hauteur. Pour l’ensemble des colonnes, la macroporosité moyenne est de 23 % sur les 20 premiers centimètres (Tableau 5.2). Sur la coupe horizontale (Figure 5.8b) et verticale (Figure 5.8c), des zones de plusieurs centimètres relativement peu poreuses apparaissent et pourraient être des mottes Δ (Gautronneau and Manichon, 1988). A la fois sur les coupes 2D et sur l’image 3D, il y a peu de pores pouvant correspondre à une galerie de vers de terre : une forme cylindrique d’un diamètre supérieur à 2,5 mm et relativement continue (ex. figure 5.10a).

La figure 5.9 présente une situation après semis dans un système en travail superficiel. Pour l’ensemble des répétitions, la macroporosité moyenne est de 18 % sur les 20 premiers centimètres (Tableau 5.2) mais l’analyse visuelle montre qu’il y a une stratification de la macroporosité en fonction de la profondeur. Sur les 5 premiers centimètres environ, il y a une macroporosité plus importante que pour le reste de cette colonne. En dessous de 5 cm, la macroporosité du sol diminue et devient sporadique comme le montre la coupe verticale (Figure 5.9c). Dans cette modalité, on observe la présence de pores pouvant être des galeries de vers de terre.

La figure 5.10 présente une situation après semis direct, la macroporosité y est très faible en comparaison des modalités précédentes (labour et travail superficiel). Cette anal-

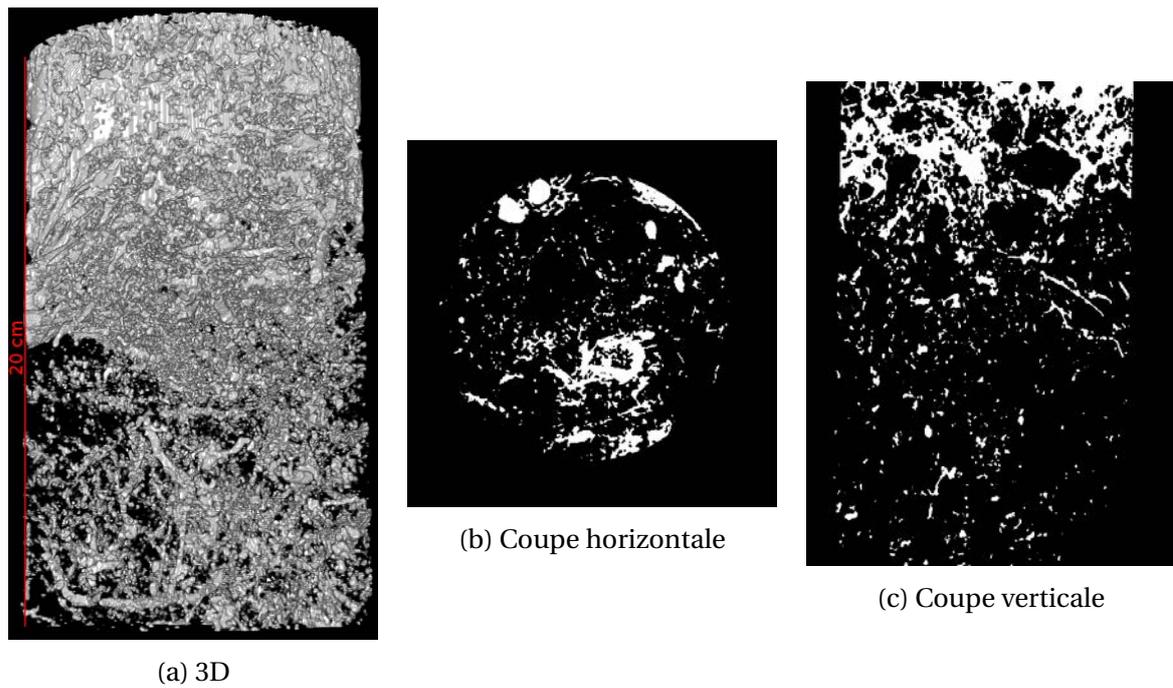


Figure 5.9 – Exemple d'une colonne de sol, de 20 cm de hauteur, prélevée après le semis dans le système en travail superficiel. En blanc : porosité; en noir : sol

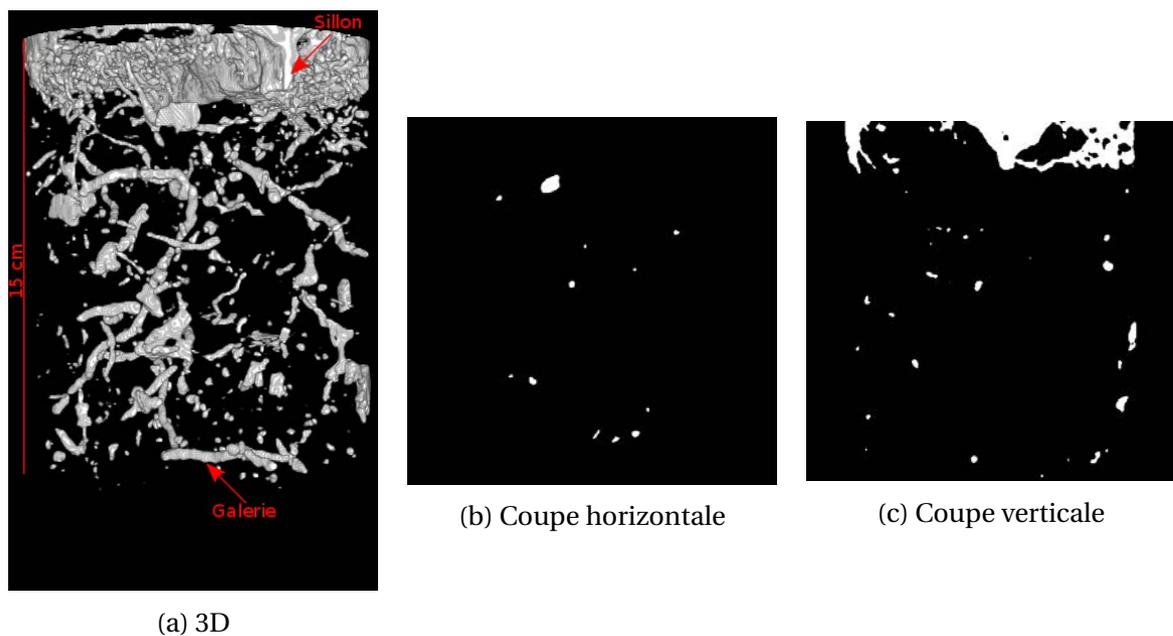


Figure 5.10 – Exemple d'une colonne de sol, de 15 cm de hauteur, prélevée après le semis direct. En blanc : porosité; en noir : sol

use est confirmée statistiquement puisque sur l'ensemble des colonnes et sur 15 premiers centimètres, la macroporosité en semis direct (10 %) est significativement inférieure à la macroporosité en labour (26 %) et en travail superficiel (22 %) (Tableau 5.2). Par ailleurs, une grande partie de cette macroporosité correspond à des pores tubulaires probablement d'origine lombricienne. On observe aussi la présence du sillon de semis qui marque la seule perturbation d'origine mécanique pouvant créer de la macroporosité dans un système en semis direct.

	P ₁₅	P ₂₀
Labour	26 % (2) ^a	23 % (2)
Travail superficiel	22 % (2) ^a	18 % (2)
Semis direct	10 % (3) ^b	/

Table 5.2 – Macroporosité moyenne après semis dans trois systèmes de travail du sol sur les 15 premiers centimètres (P₁₅) et sur les 20 premiers centimètres (P₂₀). Pour P₁₅, deux modalités partageant la même lettre ne sont pas significativement différentes

Cette première approche, basée sur une analyse visuelle d'un échantillon d'images tomographique, est précisée dans les paragraphes qui suivent par une analyse quantitative des images.

5.4.2.2 Evolution de la macroporosité en fonction de la profondeur

Après le semis, la macroporosité du sol présente des évolutions différentes avec la profondeur dans les trois systèmes de travail du sol étudiés : labour, travail superficiel et semis direct (Figure 5.11).

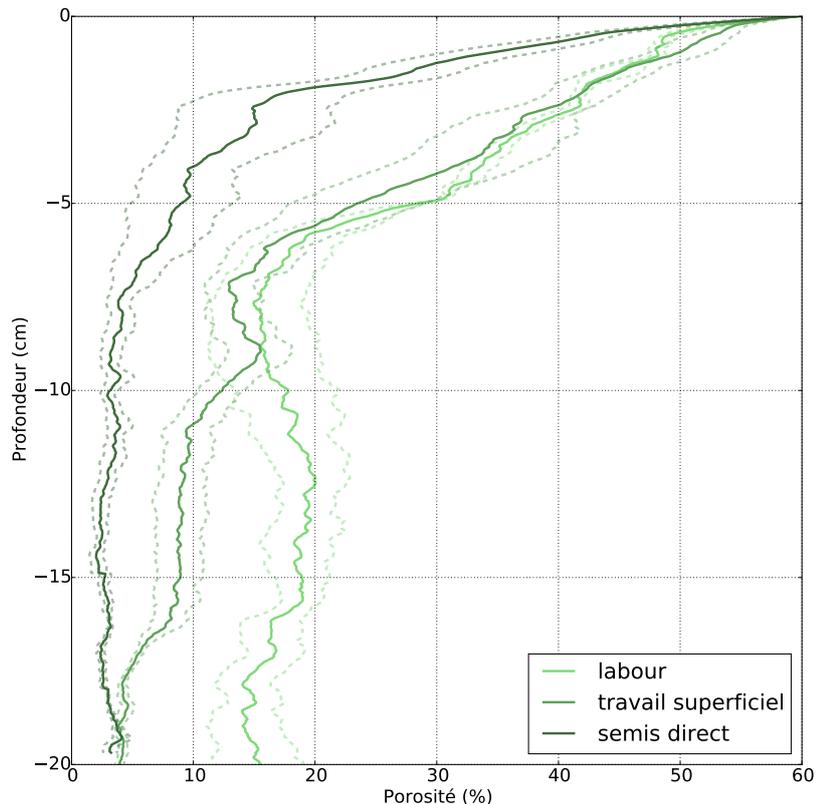


Figure 5.11 – macroporosité du sol après semis dans trois systèmes de travail du sol (labour, travail superficiel, semis direct)

Jusqu'à 10 cm de profondeur, l'évolution de la macroporosité dans les systèmes en labour et en travail superficiel est similaire : il y a une forte décroissance de la macrop-

orosité, de 60% à la surface à en moyenne 15% entre 6 et 7 cm de profondeur. En labour, au delà de ce seuil la macroporosité n'évolue plus et reste comprise entre 13 et 19%, tandis que la macroporosité dans le système en travail superficiel diminue régulièrement pour atteindre une macroporosité moyenne de 6% entre 15 et 20 cm de profondeur.

Après le semis direct, la macroporosité du sol évolue très rapidement et atteint dès 5 cm de profondeur une macroporosité inférieure à 10%. Au delà de cette profondeur, la macroporosité continue à décroître puis se stabilise autour d'une valeur de 3%. Une macroporosité inférieure à 10% n'est jamais atteinte sur les 20 cm de sol étudiés en système labouré et seulement au-delà de 10 cm en travail superficiel.

5.4.2.3 Caractéristiques morphologiques de la macroporosité

Au delà de la macroporosité, nous disposons d'indicateurs relatifs aux réseaux de pores (Figure 5.12).

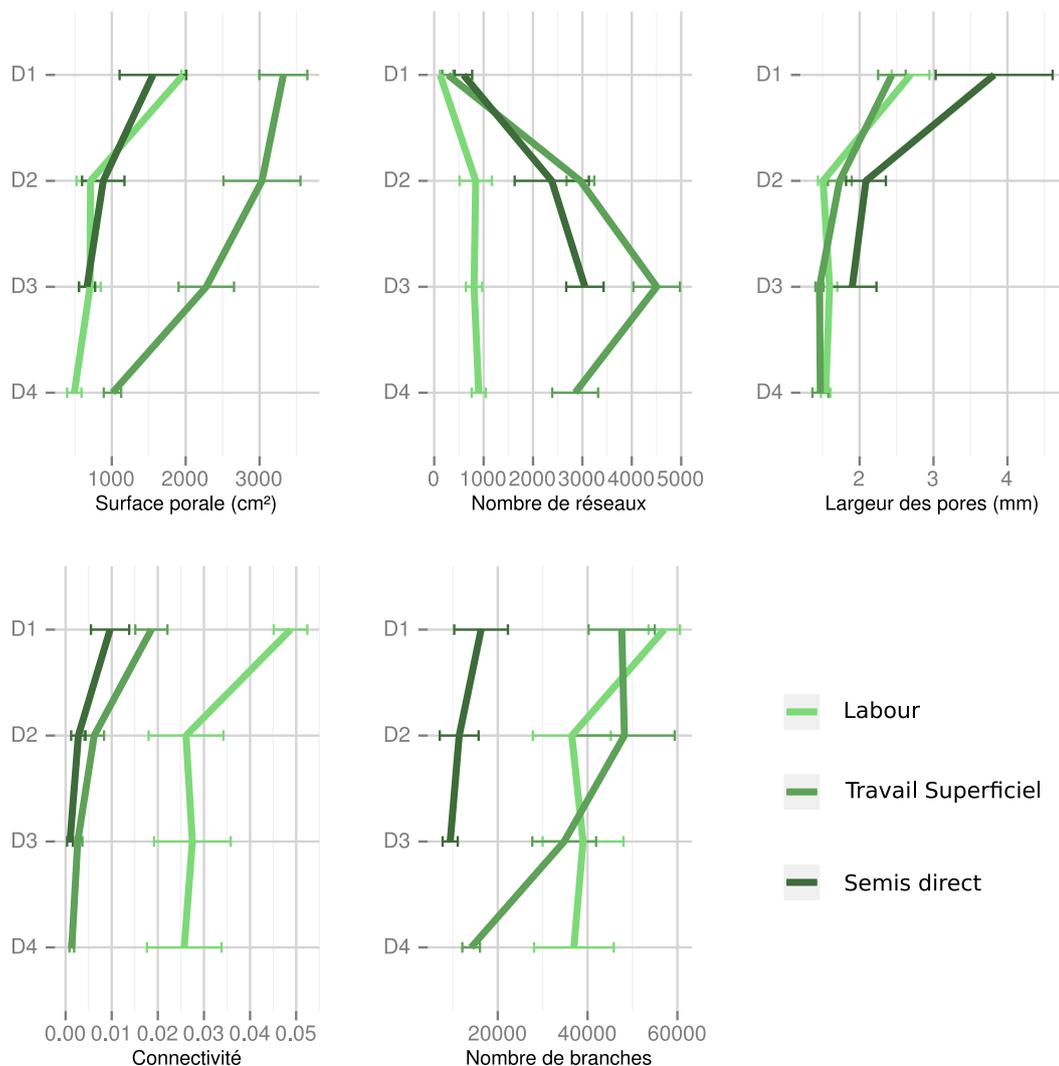


Figure 5.12 – Caractéristiques du réseau de pores, après semis, dans trois systèmes de travail du sol (labour, travail superficiel, semis direct) selon la profondeur. D1 (0 - 5 cm), D2 (5 - 10 cm), D3 (10 - 15 cm) et D4 (15 - 20 cm)

Concernant la surface des pores, quelle que soit la profondeur, elle est significa-

tivement ($p < 0.05$) plus importante en travail superficiel (TS) que dans les deux autres systèmes (L et SD) qui eux ne sont pas différents.

La connectivité, pour toutes les profondeurs, est plus importante après le semis en système labouré (L) qu'en travail superficiel (TS) ou semis direct (SD). TS et SD n'ont pas des connectivités différentes.

Pour compléter cette approche sur le réseau de pores, il y a en dessous de 5 cm (D2, D3, D4) significativement plus de réseaux de pores en travail superficiel (TS) qu'en système labouré (L). En semis direct (SD), seule D3 se distingue significativement du système labouré (L). A la profondeur D1, le nombre de branches en SD est plus faible que dans les autres systèmes. Pour toutes autres les profondeurs, il n'y a pas de différence dans le nombre de branches entre les systèmes.

A chaque profondeur, la largeur des pores n'est pas significativement différente quel que soit le système de travail du sol. Cette largeur des pores est comprise entre 1,1 et 3,8 mm.

Il faut souligner que pour une même macroporosité sur les 10 premiers centimètres, les réseaux en labour et travail superficiel présentent des différences dans leur morphologie et notamment de surface des pores et de connectivité.

5.4.3 Discussions

5.4.3.1 Travail superficiel vs. labour

Dans un premier temps, nous avons pu observer que sur les 10 premiers centimètres la macroporosité dans le système en travail superficiel est équivalente à celle dans le système en labour et s'explique par l'effet du combiné de semis dont nous avons montré que l'impact est prépondérant dans le système en labour (Chapitre 5.3). Ainsi, le même combiné de semis a produit une macroporosité qui évolue de façon semblable sur sa profondeur de travail (8 à 10 cm), dans les systèmes en travail superficiel et en labour. Cependant, nous avons aussi montré que sur ces 10 premiers centimètres, le réseau de pores n'a pas les mêmes caractéristiques entre les deux systèmes : surface des pores, connectivité, nombre de réseaux. Or ces caractéristiques impactent les propriétés fonctionnelles liées à la structure du sol. Par exemple, la connectivité est une caractéristique de l'espace porale dont l'importance est reconnue (Vogel and Kretzschmar, 1996; Vogel, 1997; Vogel et al., 2010) puisqu'elle impacte sur les transferts d'eau, de solutés et de gaz (Resurreccion et al., 2008; Vogel, 2000). En dessous de 10 centimètres, la macroporosité entre les deux systèmes n'évolue plus de façon semblable avec une macroporosité qui diminue dans le système en travail superficiel mais pas en labour. Cela peut refléter une différence dans les structures pré-semis, cette différence reste à étudier.

La surface des pores est une notion importante car elle reflète la surface d'échange entre l'air ou l'eau dans le sol et sa matrice. Cette différence de surface des pores pour un volume semblable peut-être liée à la forme des pores, le ratio volume vs. surface étant variable en fonction de la forme et de la taille d'un pore. Cependant, l'indicateur précédemment utilisé (Chapitre 5.3), le SMI² (Hildebrand and Rügsegger, 1997), est peu discriminant et son interprétation est délicate, par ex. nous obtenons des SMI proches de 6 pour certaines colonnes sans que l'on puisse faire correspondre ce SMI à une forme particulière. En outre, la mise en place de nouveaux indicateurs de formes à l'instar de ceux

2. Structure Model Index

développés en 2D (Ringrose-Voase, 1996), serait bénéfique pour l'interprétation des données acquises en 3D.

Cette similitude entre la macroporosité dans les deux systèmes qui reflète en réalité deux systèmes de pores différents souligne l'intérêt qu'il y a à étudier la structure du sol avec des outils d'analyse directe (tomographie aux rayons X, imprégnation de sol couplée à l'analyse de lames minces) et pas seulement en mesurant la macroporosité du sol. Par ailleurs, cela montre aussi la nécessité d'étudier l'impact des outils de travail du sol dans différentes combinaisons puisque cet impact n'est pas similaire. La variabilité du statut hydrique du sol au moment du passage de l'outil entre les différents systèmes est un facteur qui peut expliquer ces différences (Dexter and Bird, 2001; Dexter and Birkas, 2004; Keller et al., 2007)

5.4.3.2 Le semis direct en comparaison des autres systèmes

Dans cette étude, nous avons observé une hiérarchie entre la macroporosité des trois systèmes de culture en accord avec d'autres études (Abdollahi et al., 2014; Kay and VandenBygaart, 2002; Shipitalo and Protz, 1987), une macroporosité plus faible en semis direct qu'en travail superficiel ou labour. Il est intéressant de noter que dans le même contexte pédoclimatique, cette graduation est similaire chez Bottinelli et al. (2013) alors que les analyses ont été effectuées 5 mois après le semis. Cela souligne l'importance d'étudier la structure du sol à l'issue des travaux de semis puisque la différence qu'ils engendrent sur la structure semble se prolonger sur plusieurs mois.

D'autres comparaisons avec la littérature suggèrent que la structure du sol évolue dans le temps après le semis, ainsi la revue de Strudley et al. (2008) montre que la connectivité dans les systèmes en semis direct est plus élevée que dans les autres systèmes alors que dans notre étude, nous trouvons une connectivité significativement plus importante en labour vs. semis direct. Nous faisons l'hypothèse que les processus structurants tels que le tassement naturel des sols ou lié à la pluie vont entraîner une baisse de la continuité des pores en labour.

Lors de l'analyse visuelle des colonnes, nous avons observé un plus grand nombre de galeries après le semis dans le système en semis direct que dans les deux autres systèmes, ce qui s'explique par le fait qu'elles n'ont pas été détruites lors du passage d'un outil de travail du sol. La persistance des galeries dans un système non travaillé est souvent mis en avant comme un facteur permettant un bon écoulement de l'eau. En effet, ces galeries sont considérées comme des voies préférentielles d'écoulement de l'eau (Edwards et al., 1993; Jarvis, 2007; Vogel et al., 2006). On notera cependant que la bioturbation des vers de terre n'a pas permis de créer une macroporosité aussi importante dans les horizons non travaillés que dans ceux travaillés contrairement à une hypothèse de (Shipitalo and Protz, 1987)

De manière intéressante, à l'exception de la macroporosité et dans une moindre mesure du nombre de galeries, les caractéristiques du réseau de pores après semis direct se distinguent peu de celui des deux autres systèmes étudiés : le labour ou le travail superficiel possèdent des caractéristiques semblables. Cette absence de différences correspond mal à l'observation visuelle des colonnes de sol soulignant ainsi la nécessité de parfaire les indicateurs extraits des images tomographiques.

5.4.4 Conclusions

L'étude présentée montre les différences générées par les trois systèmes de travail du sol, avec une macroporosité plus homogène, plus élevée, plus connectée mais avec une moindre surface porale après le semis sur labour qu'après le semis direct. Nous avons aussi observé qu'après un semis sur travail superficiel, la porosité du sol est stratifiée, moins connectée mais avec une surface porale plus importante qu'après un semis sur labour.

5.5 Quel modèle pour simuler le travail du sol ?

5.5.1 Modèles existants et facteurs de variabilité

Des modèles relatifs aux outils de travail du sol existent, ce sont principalement des modèles qui simulent l'interaction entre un outil et le sol (Shmulevich, 2010; Swick and Perumpral, 1988; Tamás et al., 2013). Ils sont utilisés notamment pour prédire l'énergie nécessaire au fonctionnement de l'outil mais ne permettent pas de prédire l'arrangement spatial du sol après son passage, ce n'est pas leur objectif.

Comme exprimé par Boizard et al. (2014), « la modélisation de l'effet des outils sur l'état structural est beaucoup moins avancée ». En effet, il y a à notre connaissance, un seul modèle qui permet de prédire explicitement l'impact d'un outil de travail du sol sur la structure : il s'agit de SISOL (Chapitre 2.3.4) qui modélise l'effet de la charrue. Cependant, il s'agit d'un modèle en 2D qui n'est donc pas utilisable en couplage avec le modèle MOSST.

Plusieurs éléments peuvent expliquer la rareté de ces modèles. Tout d'abord, les deux études présentées dans ce chapitre ont montré des différences significatives entre les outils de travail du sol (Chapitre 5.4), on peut donc estimer que chaque outil induit un impact sur la structure du sol qui lui est propre. Par conséquent, il faudra pour les modéliser, plusieurs jeux de paramètres ou plusieurs modèles. Les deux études ont aussi montré que pour un même outil, la structure qui résulte de son passage possède une certaine variabilité. La figure 5.13 montre la variabilité importante de la macroporosité sur les premiers centimètres de sol après un semis direct.

Il existe d'autres facteurs, non étudiés dans le cadre de cette thèse, qui interagissent avec les outils de travail du sol :

- leur réglage et la vitesse d'avancement (Arvidsson and Hillerström, 2010; Arvidsson et al., 2004; Destain and Houmy, 1990; Dexter, 1979; Swick and Perumpral, 1988; Tamás et al., 2013);
- le statut hydrique du sol au moment du passage de l'outil (Arvidsson et al., 2004; Dexter and Bird, 2001; Dexter and Birkas, 2004; Keller et al., 2007);
- le précédent cultural (Dexter, 1979).

5.5.2 Solution utilisée pour prendre en compte les outils de travail du sol

La mise en place d'un modèle permettant de simuler l'impact de divers outils de travail du sol en 3D n'a pu être réalisée compte tenu des facteurs de variabilité présen-

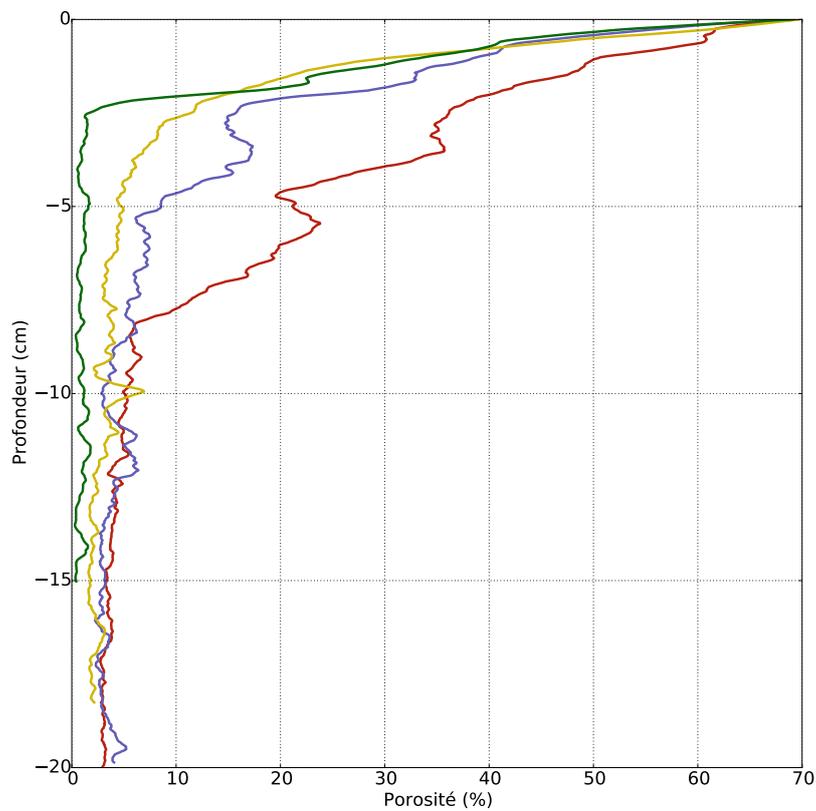


Figure 5.13 – Exemple de la variabilité de la macroporosité après un semis direct. Chaque courbe représente la variation de la macroporosité avec la profondeur pour une colonne. Les colonnes ont été prélevées sur le même site expérimental et dans les mêmes conditions

tés précédemment et des données disponibles. Nous avons mis en place une solution alternative qui est basée sur une des caractéristiques du modèle MOSST : la possibilité d'initialiser une structure virtuelle à partir d'images tomographiques. Les images tomographiques des études précédentes ont été utilisées comme structure initiale de notre modèle puis cette structure initiale a été bioturbée par les agents vers de terre.

Les images tomographiques nécessitent préalablement d'être adaptées à l'agent structurant dont on souhaite simuler l'impact. Cette démarche a été présentée au chapitre 3.4.2 et est rappelée ci-après. Tout d'abord (i), les images 3D ont été rognées afin d'obtenir un parallélépipède rectangle ne contenant que le sol. Cette opération a été réalisée avec Fiji (Schindelin et al., 2012). Ensuite (ii) et dans le cas des vers de terre, les images ont été ré-échantillonnées pour atteindre une résolution des voxels de 0,1 mm. Cette opération est moins anodine puisqu'il s'agit d'une modification de l'information contenue dans les images notamment lorsqu'il s'agit de diminuer la résolution, c'est à dire d'augmenter la taille des voxels. Pour ce ré-échantillonnage, nous avons utilisé la bibliothèque Pillow³. La dernière opération (iii) consiste à sauvegarder l'image dans une base de données HDF5 selon l'encodage développé au chapitre 3.

La figure 5.14 et la figure 5.15 montrent un exemple d'utilisation d'une image tomographique issue respectivement d'un sol après labour et après semis direct. Ces images ont permis d'initialiser une structure du sol virtuelle qui a ensuite été utilisée comme environnement pour un agent ver de terre.

3. <http://pillow.readthedocs.org/en/latest/index.html>

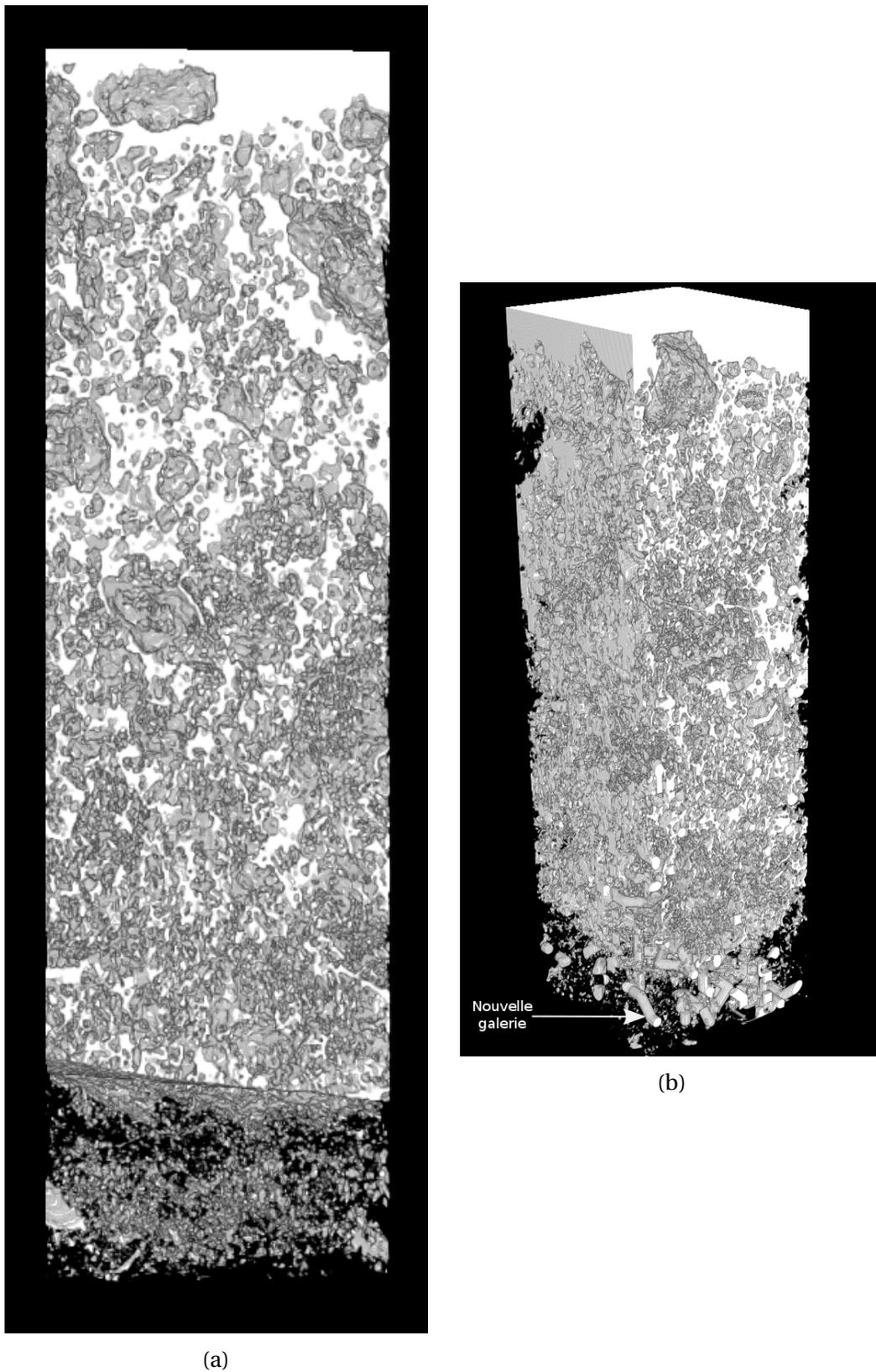


Figure 5.14 – Structure du sol après labour a) avant et b) après la simulation de l'activité de vers

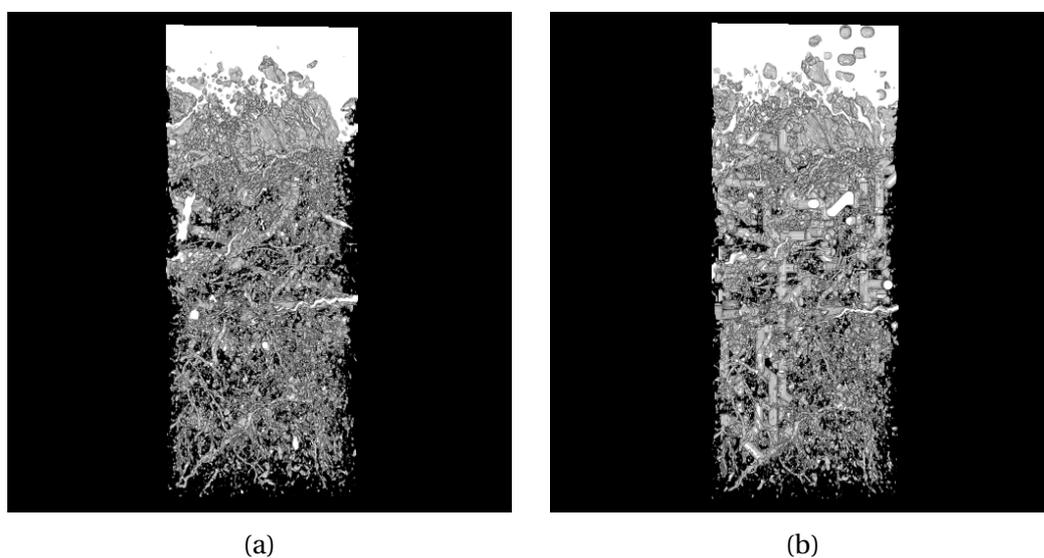


Figure 5.15 – Structure du sol après semis direct a) avant et b) après la simulation de l'activité de vers

5.6 Conclusion de chapitre

Préambule: les perspectives relative à l'étude et à la modélisation de l'impact d'outils de travail du sol sont données au chapitre 6.

Ce chapitre avait pour objectifs d'étudier l'impact d'outils de travail du sol sur la structure du sol ainsi que de fournir des données permettant de prendre en compte l'impact de ces outils dans le modèle développé au cours de cette thèse.

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressé à l'évolution de la structure du sol dans un système en labour, c'est à dire après le passage d'une charrue et après un semis combiné, composé d'une herse rotative, d'un rouleau Packer et d'un semoir à disques. L'étude présentée a permis de montrer l'impact majeur de la herse rotative dans ce système.

Dans un deuxième temps, nous avons présenté une comparaison de la structure du sol après le semis dans un système en labour, en travail superficiel ou en semis direct. Nous avons montré que la macroporosité évolue avec la profondeur différemment selon le système de culture étudié et aussi que certains critères morphologiques, notamment la surface porale et la connectivité, sont des critères impactés par le système de culture.

Dans un troisième temps, la modélisation de l'impact d'outils de travail du sol sur la structure du sol a été abordée. Pour prendre en compte l'impact d'outils de travail du sol, nous avons utilisé des images 3D issues de la tomographie. La modélisation des différents outils est un domaine d'étude qui reste à approfondir.

5.7 Références

- Abdollahi, L., Munkholm, L. J., and Garbout, A. (2014). Tillage system and cover crop effects on soil quality: II. pore characteristics. *Soil Science Society of America Journal*, 78(1):271–279. [149](#), [152](#), [167](#)
- Alletto, L., Coquet, Y., and Roger-Estrade, J. (2010). Two-dimensional spatial variation of soil physical properties in two tillage systems: Variation of soil physical properties in two tillage systems. *Soil Use and Management*, 26(4):432–444. [149](#), [152](#)
- Alvarez, R. and Steinbach, H. (2009). A review of the effects of tillage systems on some soil physical properties, water content, nitrate availability and crops yield in the argentine pampas. *Soil and Tillage Research*, 104(1):1–15. [152](#)
- Arshad, M., Franzluebbers, A., and Azooz, R. (1999). Components of surface soil structure under conventional and no-tillage in northwestern canada. *Soil and Tillage Research*, 53(1):41–47. [152](#)
- Arvidsson, J. (2001). Subsoil compaction caused by heavy sugarbeet harvesters in southern sweden: I. soil physical properties and crop yield in six field experiments. *Soil and Tillage Research*, 60(1):67–78. [158](#)
- Arvidsson, J. and Hillerström, O. (2010). Specific draught, soil fragmentation and straw incorporation for different tine and share types. *Soil and Tillage Research*, 110(1):154–160. [168](#)

- Arvidsson, J., Keller, T., and Gustafsson, K. (2004). Specific draught for mouldboard plough, chisel plough and disc harrow at different water contents. *Soil and Tillage Research*, 79(2):221–231. [151](#), [168](#)
- Atkinson, B. S., Sparkes, D. L., and Mooney, S. J. (2009). Effect of seedbed cultivation and soil macrostructure on the establishment of winter wheat (*Triticum aestivum*). *Soil and Tillage Research*, 103(2):291–301. [152](#)
- Boizard, H., Chenu, C., Labreuche, J., and Roger-Estrade, J. (2014). Dynamique de la structure du sol en travail et non travail du sol. In *Faut-il travailler le sol ? Acquis et innovations pour une agriculture durable*, pages 49–62. Editions quae, arvalis - institut du végétal edition. [168](#)
- Bottinelli, N. (2010). *Evolution de la structure et de la perméabilité d'un sol en contexte de non labour associé à l'apport d'effluent d'élevage: rôle de l'activité lombricienne*. PhD thesis, Agrocampus-Ecole nationale supérieure d'agronomie de rennes. [149](#)
- Bottinelli, N., Menasseri-Aubry, S., Cluzeau, D., and Hallaire, V. (2013). Response of soil structure and hydraulic conductivity to reduced tillage and animal manure in a temperate loamy soil. *Soil Use and Management*, 29(3):401–409. [152](#), [167](#)
- Capowiez, Y., Sammartino, S., Cadoux, S., Bouchant, P., Richard, G., and Boizard, H. (2012). Role of earthworms in regenerating soil structure after compaction in reduced tillage systems. *Soil Biology and Biochemistry*, 55:93–103. [158](#)
- Cassel, D. K. (1983). Spatial and temporal variability of soil physical properties following tillage of norfolk loamy sand. *Soil Science Society of America Journal*, 47(2):196–201. [158](#)
- Crittenden, S., Poot, N., Heinen, M., van Balen, D., and Pulleman, M. (2015). Soil physical quality in contrasting tillage systems in organic and conventional farming. *Soil and Tillage Research*, 154:136–144. [149](#)
- de Mendiburu, F. (2014). agricolae: Statistical procedures for agricultural research. [154](#)
- Destain, M.-F. and Houmy, K. (1990). Effects of design and kinematic parameters of rotary cultivators on soil structure. *Soil and Tillage Research*, 17(3):291–301. [151](#), [152](#), [156](#), [168](#)
- Dexter, A. (1979). Prediction of soil structures produced by tillage. *Journal of Terramechanics*, 16(3):117–127. [158](#), [168](#)
- Dexter, A. (1988). Advances in characterization of soil structure. *Soil and Tillage Research*, 11(3–4):199–238. [151](#)
- Dexter, A. and Bird, N. R. A. (2001). Methods for predicting the optimum and the range of soil water contents for tillage based on the water retention curve. *Soil and Tillage Research*, 57(4):203–212. [167](#), [168](#)
- Dexter, A. and Birkas, M. (2004). Prediction of the soil structures produced by tillage. *Soil and Tillage Research*, 79(2):233–238. [151](#), [167](#), [168](#)
- Dexter, A., Radke, J. K., and Hewitt, J. S. (1983). Structure of a tilled soil as influenced by tillage, wheat cropping, and rainfall. *Soil Science Society of America Journal*, 47(3):570–575. [149](#), [152](#), [159](#)

- Doube, M., Kłosowski, M. M., Arganda-Carreras, I., Cordelières, F. P., Dougherty, R. P., Jackson, J. S., Schmid, B., Hutchinson, J. R., and Shefelbine, S. J. (2010). BoneJ: Free and extensible bone image analysis in ImageJ. *Bone*, 47(6):1076–1079. [154](#), [161](#)
- Edwards, W. M., Shipitalo, M. J., Owens, L. B., and Dick, W. A. (1993). Factors affecting preferential flow of water and atrazine through earthworm burrows under continuous no-till corn. *Journal of Environmental Quality*, 22(3):453–457. [167](#)
- Garbout, A., Munkholm, L., and Hansen, S. (2013a). Tillage effects on topsoil structural quality assessed using x-ray CT, soil cores and visual soil evaluation. *Soil and Tillage Research*, 128:104–109. [152](#), [154](#), [156](#)
- Garbout, A., Munkholm, L. J., and Hansen, S. B. (2013b). Temporal dynamics for soil aggregates determined using x-ray CT scanning. *Geoderma*, 204–205(0):15–22. [152](#), [154](#)
- Gautronneau, Y. and Manichon, H. (1988). *Guide méthodique du profil cultural*. GEARA et CEREF. [162](#)
- Green, T. R., Ahuja, L. R., and Benjamin, J. G. (2003). Advances and challenges in predicting agricultural management effects on soil hydraulic properties. *Geoderma*, 116(1-2):3–27. [158](#)
- Grevers, M. C. J., Jong, E. D., and Arnaud, R. J. S. (1989). The characterization of soil macroporosity with ct scanning. *Canadian Journal of Soil Science*, 69(3):629–637. [153](#)
- Helliwell, J. R., Sturrock, C. J., Grayling, K. M., Tracy, S. R., Flavel, R. J., Young, I. M., Whalley, W. R., and Mooney, S. J. (2013). Applications of x-ray computed tomography for examining biophysical interactions and structural development in soil systems: a review. *European Journal of Soil Science*, 64(3):279–297. [152](#)
- Hildebrand, T. and Rügsegger, P. (1997). Quantification of bone microarchitecture with the structure model index. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 1(1):15–23. [154](#), [166](#)
- Houston, A., Otten, W., Baveye, P., and Hapca, S. (2013). Adaptive-window indicator kriging: A thresholding method for computed tomography images of porous media. *Computers & Geosciences*, 54(0):239–248. [152](#)
- Hu, Y., Feng, J., Yang, T., and Wang, C. (2014). A new method to characterize the spatial structure of soil macropore networks in effects of cultivation using computed tomography. *Hydrological Processes*, 28(9):3419–3431. [152](#)
- Håkansson, I., Myrbeck, , and Etana, A. (2002). A review of research on seedbed preparation for small grains in sweden. *Soil and Tillage Research*, 64(1–2):23–40. [151](#)
- Iassonov, P., Gebrenegus, T., and Tuller, M. (2009). Segmentation of x-ray computed tomography images of porous materials: A crucial step for characterization and quantitative analysis of pore structures. *Water Resources Research*, 45(9). [153](#)
- Iassonov, P. and Tuller, M. (2010). Application of segmentation for correction of intensity bias in x-ray computed tomography images. *Vadose Zone Journal*, 9(1):187–191. [153](#)
- Jarvis, N. J. (2007). A review of non-equilibrium water flow and solute transport in soil macropores: principles, controlling factors and consequences for water quality. *European Journal of Soil Science*, 58(3):523–546. [152](#), [167](#)

- Katuwal, S., Norgaard, T., Moldrup, P., Lamandé, M., Wildenschild, D., and de Jonge, L. W. (2015). Linking air and water transport in intact soils to macropore characteristics inferred from x-ray computed tomography. *Geoderma*, 237–238(0):9–20. [153](#)
- Kay, B. and VandenBygaart, A. (2002). Conservation tillage and depth stratification of porosity and soil organic matter. *Soil and Tillage Research*, 66(2):107–118. [167](#)
- Keller, T., Arvidsson, J., and Dexter, A. (2007). Soil structures produced by tillage as affected by soil water content and the physical quality of soil. *Soil and Tillage Research*, 92(1-2):45–52. [167](#), [168](#)
- Kulkarni, R., Tuller, M., Fink, W., and Wildenschild, D. (2012). Three-dimensional multiphase segmentation of x-ray CT data of porous materials using a bayesian markov random field framework. *Vadose Zone Journal*, 11(1). [152](#)
- Lamandé, M., Hallaire, V., Curmi, P., Pérès, G., and Cluzeau, D. (2003). Changes of pore morphology, infiltration and earthworm community in a loamy soil under different agricultural managements. *CATENA*, 54(3):637–649. [149](#), [152](#)
- Lee, T.-C., Kashyap, R. L., and Chu, C.-N. (1994). Building skeleton models via 3-d medial surface/axis thinning algorithms. *CVGIP: Graph. Models Image Process.*, 56(6):462–478. [154](#)
- Letey, J. (1991). The study of soil structure-science or art. *Australian Journal of Soil Research*, 29(6):699–707. [151](#)
- Lipiec, J., Kuś, J., Słowińska-Jurkiewicz, A., and Nosalewicz, A. (2006). Soil porosity and water infiltration as influenced by tillage methods. *Soil and Tillage Research*, 89(2):210–220. [152](#)
- Logsdon, S. (2013). Depth dependence of chisel plow tillage erosion. *Soil and Tillage Research*, 128(0):119–124. [158](#)
- Lorensen, W. E. and Cline, H. E. (1987). Marching cubes: A high resolution 3D surface construction algorithm. In *Proceedings of the 14th annual conference on Computer graphics and interactive techniques*, pages 163–169. ACM. [154](#), [161](#)
- Mapa, R. B., Green, R. E., and Santo, L. (1986). Temporal variability of soil hydraulic properties with wetting and drying subsequent to tillage. *Soil Science Society of America Journal*, 50(5):1133–1138. [158](#)
- Morris, N., Miller, P., J.H.Orson, and Froud-Williams, R. (2010). The adoption of non-inversion tillage systems in the united kingdom and the agronomic impact on soil, crops and the environment—a review. *Soil and Tillage Research*, 108(1-2):1–15. [151](#)
- Otsu, N. (1979). A threshold selection method from gray-level histograms. *IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics*, 9(1):62–66. [153](#)
- Pagenkemper, S. K., Athmann, M., Uteau, D., Kautz, T., Peth, S., and Horn, R. (2015). The effect of earthworm activity on soil bioporosity – investigated with x-ray computed tomography and endoscopy. *Soil and Tillage Research*, 146, Part A:79–88. [152](#)
- Perdok, U. and Kouwenhoven, J. (1994). Soil-tool interactions and field performance of implements. *Soil and Tillage Research*, 30(2–4):283–326. [151](#)

- Petrovic, A. M., Siebert, J. E., and Rieke, P. E. (1982). Soil bulk density analysis in three dimensions by computed tomographic scanning. *Soil Science Society of America Journal*, 46(3):445–450. [152](#)
- Rab, M., Haling, R., Aarons, S., Hannah, M., Young, I., and Gibson, D. (2014). Evaluation of x-ray computed tomography for quantifying macroporosity of loamy pasture soils. *Geoderma*, 213(0):460–470. [152](#)
- Resurreccion, A. C., Moldrup, P., Kawamoto, K., Yoshikawa, S., Rolston, D. E., and Komatsu, T. (2008). Variable pore connectivity factor model for gas diffusivity in unsaturated, aggregated soil. *Vadose Zone Journal*, 7(2):397–405. [166](#)
- Ringrose-Voase, A. (1996). Measurement of soil macropore geometry by image analysis of sections through impregnated soil. *Plant and Soil*, 183(1):27–47. [152](#), [167](#)
- Roger-Estrade, J., Richard, G., Boizard, H., Défossez, P., Manichon, H., and Caneill, J. (2004). SISOL: Un modèle d'évolution de l'état structural des couches de sol cultivées. *Etude et Gestion Des Sols*, 11:33–46. [151](#)
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., Tinevez, J.-Y., White, D. J., Hartenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P., and Cardona, A. (2012). Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nat Meth*, 9(7):676–682. [153](#), [161](#), [170](#)
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., and Eliceiri, K. W. (2012). NIH image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat Meth*, 9(7):671–675. [152](#), [153](#), [161](#)
- Shipitalo, M. J. and Protz, R. (1987). Comparison of morphology and porosity of a soil under conventional and zero tillage. *Canadian Journal of Soil Science*, 67(3):445–456. [149](#), [167](#)
- Shmulevich, I. (2010). State of the art modeling of soil–tillage interaction using discrete element method. *IZMIR conference (ISTRO 2009)*, 111(1):41–53. [168](#)
- Soane, B., Ball, B., Arvidsson, J., Basch, G., Moreno, F., and Roger-Estrade, J. (2012). No-till in northern, western and south-western europe: A review of problems and opportunities for crop production and the environment. *Soil and Tillage Research*, 118:66–87. [151](#)
- Strudley, M., Green, T., and Ascoughii, J. (2008). Tillage effects on soil hydraulic properties in space and time: State of the science. *Soil and Tillage Research*, 99(1):4–48. [167](#)
- Swick, W. and Perumpral, J. (1988). A model for predicting soil-tool interaction. *Journal of Terramechanics*, 25(1):43–56. [168](#)
- Taina, I. A., Heck, R. J., and Elliot, T. R. (2008). Application of x-ray computed tomography to soil science: A literature review. *Canadian Journal of Soil Science*, 88(1):1–19. [152](#)
- Tamás, K., Jóri, I. J., and Mouazen, A. M. (2013). Modelling soil–sweep interaction with discrete element method. *Soil and Tillage Research*, 134(0):223–231. [158](#), [168](#)
- Team, R. C. (2014). R: A language and environment for statistical computing. [154](#)
- Thiery, C. (2013). Tomographie à rayons x. *Techniques de l'ingénieur CND : méthodes globales et volumiques*. [149](#), [150](#), [151](#)

- Van Muysen, W., Govers, G., Bergkamp, G., Roxo, M., and Poesen, J. (1999). Measurement and modelling of the effects of initial soil conditions and slope gradient on soil translocation by tillage. *Soil and Tillage Research*, 51(3–4):303–316. [158](#)
- Van Muysen, W., Govers, G., and Van Oost, K. (2002). Identification of important factors in the process of tillage erosion: the case of mouldboard tillage. *Soil and Tillage Research*, 65(1):77–93. [155](#), [158](#)
- Vogel, H. and Kretschmar, A. (1996). Topological characterization of pore space in soil — sample preparation and digital image-processing. *Geoderma*, 73(1–2):23–38. [166](#)
- Vogel, H.-J. (1997). Morphological determination of pore connectivity as a function of pore size using serial sections. *European Journal of Soil Science*, 48(3):365–377. [166](#)
- Vogel, H.-J. (2000). A numerical experiment on pore size, pore connectivity, water retention, permeability, and solute transport using network models. *European Journal of Soil Science*, 51(1):99–105. [166](#)
- Vogel, H.-J., Cousin, I., Ippisch, O., and Bastian, P. (2006). The dominant role of structure for solute transport in soil: experimental evidence and modelling of structure and transport in a field experiment. *Hydrology and Earth System Sciences*, 10(4):495–506. [167](#)
- Vogel, H.-J., Weller, U., and Schlüter, S. (2010). Quantification of soil structure based on minkowski functions. *Computers & Geosciences*, 36(10):1236–1245. [166](#)
- Wang, W., Kravchenko, A., Smucker, A., and Rivers, M. (2011). Comparison of image segmentation methods in simulated 2D and 3D microtomographic images of soil aggregates. *Geoderma*, 162(3–4):231–241. [152](#)
- Young, I. M., Crawford, J. W., and Rappoldt, C. (2001). New methods and models for characterising structural heterogeneity of soil. *Soil and Tillage Research*, 61(1):33–45. [151](#)

Chapter 6

Conclusion

6.1 Conclusion

L'objectif de cette thèse était de construire un modèle permettant de simuler la dynamique de la structure des sols cultivés pour permettre à terme de prédire l'impact de pratiques culturales. Pour cela il s'agissait de développer conjointement un modèle de structure du sol et un premier modèle d'agent structurant. Ce travail de recherche se plaçait dans un contexte agricole en milieu tempéré dans lequel une diversité toujours plus importante de pratiques sont utilisées par les agriculteurs mais des pratiques qui ne peuvent être toutes étudiées en plein champ.

Nous avons identifié quatre sous-objectifs : le premier (*i*) était de construire un modèle de structure du sol. Le deuxième (*ii*) était de construire un modèle d'agent ver de terre permettant de simuler leur activité de bioturbation (création de galeries et production de déjections). Le but était de rendre le modèle de structure du sol dynamique grâce au simulateur de l'activité lombricienne. Le troisième (*iii*) objectif était d'acquérir des données pour paramétrer et calibrer le modèle d'agent ver de terre. Finalement, le dernier (*iv*) objectif était d'explorer la piste de la modélisation de l'impact d'outils de travail du sol en acquérant des données sur cet impact.

Dans un premier temps, une analyse de la bibliographie, nous a permis de recenser les différents modèles de structure du sol existants. Ces modèles sont de natures très diverses : network model, fractale, basés sur des chaînes de Markov, etc. Nous avons cependant souligné que la plupart de ces modèles sont dédiés à la modélisation de propriétés relatives à l'eau dans le sol. Ainsi, leurs objectifs et les hypothèses faites sur la structure du sol ne correspondaient pas pleinement à nos objectifs et donc la création d'un modèle de structure du sol était nécessaire.

Dans une seconde analyse de la bibliographie, nous nous sommes intéressés aux modèles de processus / agents structurants le sol. Cette analyse a fait ressortir des modèles qui simulent la formation d'une structure du sol par déposition de particules, la création de fissures par le gel-dégel ou les cycles d'humectation-dessiccation, l'activité de bioturbation des vers de terre, et dans une moindre mesure l'impact des outils de travail du sol. La conception et l'implémentation d'un modèle d'agent structurant étant très lié à l'environnement dans lequel cet agent se situe, ici la structure du sol, nous avons choisi de mettre en place notre propre modèle d'agent ver de terre afin de tirer pleinement partie du modèle de structure du sol qui a été construit.

• Objectif 1 : mise en place d'une structure du sol virtuelle

Pour répondre à l'objectif 1, nous nous sommes intéressés aux caractéristiques de la structure d'un sol. Il s'agit d'une propriété d'un sol qui varie dans l'espace et dans le temps. Nous avons vu que cette double variabilité amenait une complexité informatique sur le plan du stockage et des temps de calcul qu'il fallait prendre en compte pour construire le modèle.

Dans le cadre de ce travail, nous avons choisi de représenter le sol à l'échelle décimétrique comme un empilement de voxels dont l'état permet de reconstituer la structure d'un sol ainsi que la répartition de la matière organique. Ces voxels ont été regroupés dans une supra-structure cubique dénommée *pièce* et pour palier au problème de l'empreinte mémoire de la structure du sol, ces *pièces* ont été encodées. Comme cet encodage n'était pas suffisant, un système de sauvegarde dynamique de la structure du sol a été mis en place. Ce système consiste à décharger les pièces qui ne sont plus utiles et à assurer la pérennité

des informations en les stockant dans une base de données pérenne. Nous avons aussi implémenté plusieurs types d'initialisation des voxels. Cette opération qui consiste à allouer des états à chacun des voxels peut être basée sur une composition d'un horizon de sol mais aussi sur des images issues de la tomographie aux rayons X, ce dernier type d'initialisation s'étant montré utile pour représenter l'impact d'outils de travail du sol.

Le modèle de structure du sol se distingue des modèles existants par sa conception qui se veut plus générique, ex. il peut prendre en compte une large gamme d'éléments constituant le sol ce qui est rarement le cas et en particulier des modèles qui simulent les flux hydriques; il peut s'adapter à diverses échelles d'étude et il suffit pour cela de modifier la taille des voxels. De par sa conception le modèle doit pouvoir être couplé à une diversité de modèles d'agents structurants. Finalement, MOSST est à notre connaissance le seul modèle qui permet d'initialiser une structure virtuelle à partir d'une structure imagée à la tomographie et donc de faire agir des agents structurants sur une structure virtuelle qui se rapproche le plus d'une structure réelle.

Les performances en temps de calcul de ce modèle ont été jugées sur la base d'un couplage avec le modèle d'agents vers de terre et le temps nécessaire au modèle de structure du sol était seulement de 15% du temps total de simulation. Nous estimons que le modèle MOSST est suffisamment optimisé pour son usage actuel.

• **Objectif 2 : construire un modèle d'agents vers de terre pour simuler leur activité de bioturbation**

Un modèle d'agents vers de terre a été mis en place afin de simuler la bioturbation (production de déjections et creusement de galeries) des vers endogés et anéciques dans le sol. Ce modèle utilise le modèle de structure du sol développé dans le cadre de l'objectif 1. Le ver de terre modélisé dispose d'une forme (disque), d'un système digestif, d'une gamme d'actions possibles (creuser, se déplacer, attendre) et de la possibilité de produire des déjections.

Le modèle de ver de terre repose sur un système de gestion des galeries novateur qui permet de le guider lorsqu'il creuse. Il s'agit d'une innovation importante qui simplifie l'implémentation des anéciques et empêche certains comportements non réalistes des vers de terre tels que recreuser dans ses propres galeries. Pour la production de déjections, celle-ci est déclenchée par le tube digestif modélisé et un système de formation des déjections a été implémenté mais reste à calibrer avec précision.

Les analyses mises en place dans le cadre de ce travail ont montré que la vitesse de creusement, la probabilité de réaliser l'une des trois actions permises aux vers (creuser, bouger, attendre), le choix de l'orientation des galeries et le temps de transit sont des critères majeurs dans la modélisation des vers de terre. De plus la comparaison des expériences *in silico* avec des données d'expérimentations ont montré que les vers de terre creusent probablement entre 1 heure et 12 heures par jour avec une plus forte probabilité pour les plus faibles temps de creusement. Les résultats ont montré une variabilité entre les réseaux simulés qui correspond à la nature stochastique du modèle ainsi qu'aux observations.

• Objectif 3 : acquérir des données pour paramétrer et calibrer le modèle d'agents vers de terre

Une expérience au laboratoire a été réalisée afin de paramétrer et calibrer notre modèle. Dans celle-ci trois espèces endogées (*A. caliginosa*, *A. chlorotica* et *A. icterica*) ont été étudiées car peu ou pas renseignées dans la littérature. Nous avons montré que *A. chlorotica* peut être assimilé à un épi-endogé en lien avec des activités de bioturbation localisées principalement dans les premiers centimètres du sol et que, à contrario, la bioturbation de *A. icterica* correspond à celle d'un endogé stricte. Les données de cette expérience complétées par celles issues de la bibliographie ont permis d'initier la calibration du modèle notamment en ce qui concerne la probabilité de creuser et la vitesse de creusement.

Cependant, l'étape de calibration n'a pu être réalisée pleinement car nous avons constaté que peu d'expériences renseignaient la probabilité d'un ver à creuser ainsi qu'à sa vitesse de creusement alors que l'analyse de sensibilité a montré l'importance de ces critères dans la modélisation des vers.

• Objectif 4 : explorer la piste de la modélisation de l'impact d'outils de travail du sol

Pour représenter l'impact du travail du sol sur la structure, un levier était sa modélisation. Or l'analyse de la bibliographie a montré que les modèles existants d'outils de travail du sol portent rarement sur la modélisation de leurs impacts sur la structure du sol et qu'à notre connaissance seul le modèle SISOL modélise l'impact de la charrue. Cette rareté peut s'expliquer par la complexité induite par les nombreux facteurs qui interagissent avec les outils de travail du sol : l'humidité du sol, le réglage des outils, etc. Cette piste de la modélisation d'outils de travail du sol a été écartée dans le cadre de cette thèse mais reste une perspective.

Une expérience en plein champ nous a permis de préciser l'évolution de la structure du sol, au cours des étapes de semis dans un système en labour. Nous avons montré qu'il existait une hétérogénéité de la porosité et de ses caractéristiques selon la profondeur après le passage d'une charrue ou d'une herse rotative avec un rouleau Packer et un semoir. Si le labour entraîne une augmentation de la porosité, la reprise de labour entraîne une décroissance rapide de la porosité jusqu'à environ 5-7 cm et un tassement des couches plus profondes par rapport à la situation post-labour. Il apparaît donc indispensable de tenir compte de la profondeur lors de l'étude de l'impact d'outils de travail du sol.

Une comparaison de la structure du sol après le semis dans trois systèmes de travail du sol (labour, travail superficiel, semis direct) a montré les différences existantes de l'évolution de la porosité en fonction de la profondeur ainsi que de différentes caractéristiques du système poral telles que la connectivité ou la surface porale. Le système en semis direct est un système avec une faible porosité, le système en travail superficiel et en labour ont une porosité équivalente sur les 7 premiers centimètres puis le système en travail superficiel est moins poreux. Lors de cette étude, nous avons souligné la nécessité de développer de nouveaux indicateurs permettant d'étudier la forme des pores.

6.2 Perspectives

Le modèle de structure du sol et celui d'agent ver de terre qui ont été mis en place au cours de ce travail de recherche et détaillés précédemment sont une étape importante dans la simulation de la dynamique d'une structure du sol. Ces modèles peuvent être améliorés en les calibrant de manière plus précise ou encore en leur ajoutant des caractéristiques non prises en compte actuellement, c'est l'objet de ce chapitre de perspectives. Des pistes pour améliorer la prise en compte du travail du sol dans le modèle seront aussi explorées dans ce chapitre. De façon semblable, ce chapitre abordera aussi des améliorations possibles pour la technique d'étude de la structure du sol utilisée au cours de cette thèse : la tomographie aux rayons X. Pour terminer, nous aborderons des perspectives générales relatives à la place du modèle développé dans la recherche actuelle relative aux sols.

6.2.1 Modèle de structure du sol - couplage avec de nouveaux agents

- **Nombre d'états utilisés**

Le modèle de structure du sol virtuel (MOSST) mis en place dans cette thèse permet de rendre compte d'un nombre variable d'état avec un maximum de 256 états. Diverses attributions de ces états sont possibles : l'une d'entre elles est d'affecter les états 100, 110, 120, 130, etc, à des voxels pour des densités apparentes équivalentes à 1.0, 1.1, 1.2, 1.3 g.cm⁻³. Ces états permettraient alors de rendre compte d'une hétérogénéité du sol en-dessous de la résolution utilisée, e.g. 100 µm. Il serait aussi possible d'utiliser des états pour représenter différents types de matière organique, ex. humifiée, non humifiée, etc.

Il s'agit d'une perspective d'amélioration du modèle dont il faut évaluer la nécessité. En effet, l'implémentation de nouvelles caractéristiques n'est intéressante que si celles-ci sont utilisées par les agents couplés au modèle MOSST. De plus, plus le nombre d'état augmente et moins l'encodage des pièces est susceptible de limiter l'empreinte mémoire ce qui peut ralentir le programme.

- **Initialisation de la structure du sol**

Il y actuellement deux stratégies d'initialisation de la structure du sol implémentées (Chapitre 3.4) dont l'une consiste à utiliser des images issues de la tomographie. Cette dernière nous semble très intéressante puisqu'elle permet d'initialiser le sol virtuel avec une structuration réelle. Cependant, elle souffre de défauts liés à la tomographie et notamment l'absence de prise en compte de la distribution en 3D de la matière organique. Cette limite actuelle pourrait être rapidement caduque par l'évolution des techniques (Slutel et al., 2008; Van Loo et al., 2014), ce qui serait une avancée intéressante pour le modèle. Une autre limite est celle de la taille réduite de l'échantillon avec un plan de coupe maximum de l'ordre de 20 × 20 cm¹. Cette limite est liée à la densité du sol qui entraîne une forte absorption du signal ainsi qu'au diamètre utile du tomographe; seule une amélioration des performances du tomographe pourrait palier à ces limites.

L'initialisation de la structure du sol peut aussi se faire via un champ gaussien qui

1. La taille en Z est moins contraignante et pourrait atteindre deux mètres même si se poserait alors des problèmes de prélèvement de l'échantillons

permet de définir pour une structure du sol une composition et une structuration. Cependant, à cause de limitations informatiques, temps de calcul et empreinte mémoire, la structure est initialisée à l'échelle des pièces et non des voxels. Une amélioration de l'algorithme pourrait permettre d'utiliser cette technique à l'échelle des voxels et ensuite d'explorer la pertinence de cette initialisation.

• Couplage avec de nouveaux agents

A moyen terme, il nous semble pertinent d'ajouter de nouveaux agents structurants au modèle soit seul avec le modèle de structure du sol (MOSST) soit en couplage avec d'autres modèles d'agents structurants.

Dans un premier temps, le tassement par les engins agricoles qui est reconnu comme impactant très fortement la structure du sol (Hamza and Anderson, 2005), nous apparaît comme un agent majeur à prendre en compte. De même, le développement du système racinaire, avec les enjeux sur le rendement des plantes, est un autre agent dont la prise en compte serait pertinente. Dans un second temps, d'autres agents comme le gel-dégel, les cycles de dessiccation-humectation, etc. pourraient aussi être implémentés.

Une première série d'expériences sur le tassement des sols lié à la pluie après un travail du sol a été conduite dans le cadre de cette thèse (résultats non montrés). A moyen terme, les résultats de celle-ci devraient permettre d'implémenter cet agent structurant.

Compte tenu de la paramétrisation possible du modèle de structure du sol, nous pensons que MOSST est utilisable comme un environnement pour des agents de taille microscopique (ex. bactéries) à macroscopique (ex. vers de terre). En conclusion, nous prévoyons une utilisation plus large du modèle de structure du sol MOSST qui ne serait plus seulement limité aux agents vers de terre.

6.2.2 Perspectives d'améliorations du modèle d'agent vers de terre

Le modèle agent vers de terre pourrait être amélioré sur plusieurs aspects, notamment en ce qui concerne les déjections ou encore les paramètres impactant l'activité des vers de terre

• Positionnement et forme des déjections

La prise en compte des déjections est un des points intéressants du modèle de simulation de l'activité des lombriciens. Nous avons fait deux propositions de formation et de positionnement des fèces et une pour les turricules. Il s'agira dans le futur de valider ces propositions, notamment en testant leur capacité à représenter des déjections naturelles. Il n'y a pas à notre connaissance d'études précises en 3D de la forme et du positionnement des déjections. Il s'agira ainsi d'acquérir ces informations. Pour étudier la forme des déjections en 3D, la tomographie aux rayons X est un outils qui pourrait être utilisé, comme le montre l'image correspondant au passage à la tomographie d'un bloc de sol recouvert d'un turricule (Figure 6.1).

Le positionnement des turricules est connu puisqu'ils sont à la sortie des galeries selon Bouché (2014). L'étude de la position des fèces est plus compliquée de par leur positionnement au sein du sol. Nous avons montré que les fèces de certains endogés (Le Couteux et al., 2015) se retrouvent sur l'ensemble de la colonne de sol sans qu'il y ait un

gradient vertical. Il reste à confirmer cette analyse pour d'autres espèces et en système naturel. Notre travail aurait pu tirer profit des résultats de [Piron et al. \(2012\)](#) qui rendent compte de la distribution des zones bioturbées dans un profil de sol, cependant ces données ne se sont pas avérées assez précises pour être intégrées à notre modèle.

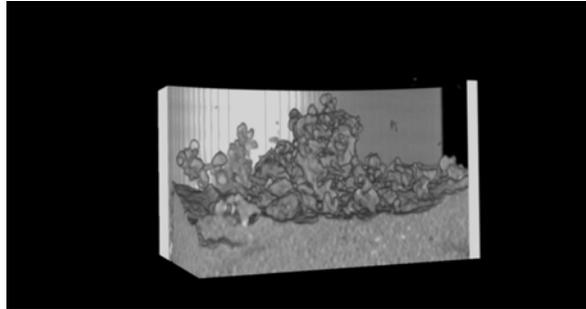


Figure 6.1 – Exemple d'un turricule produit par un *L. terrestris* à la surface d'une colonne de sol

• Ajout des conditions d'humidité et de température du sol

La température et l'eau dans le sol sont deux paramètres connus pour impacter les lombriciens : par exemple, pour *A. caliginosa*, la quiescence est déterminée par le potentiel matriciel du sol et [Bouché \(2014\)](#) (p 97) reporte dans une expérience de suivi de la température corporelle d'un anécique que cette température est restée proche des 12°C jusqu'à ce que le ver entre en diapause. Il en déduit que le ver s'est déplacé dans le sol pour trouver une température qui lui était favorable. De la même manière, [Kretzschmar \(1982\)](#) souligne que le nombre de galeries et leurs caractéristiques morphologiques sont influencés par les variations de température et d'humidité du sol de la prairie. Enfin, les travaux de [Perreault and Whalen \(2006\)](#) démontrent que les longueurs de galeries et leur profondeur maximale augmentent avec la température, que l'activité de creusement est plus faible en sol humide (-5 kPa) comparé à un sol sec (-11 kPa) alors que la production de déjections est plus importante en sol humide vs sol sec. Toutes ces expériences soulignent l'importance de la température et de l'humidité du sol dans l'activité de bioturbation des vers.

Cela montre l'intérêt qu'il y a à coupler le modèle d'agent ver de terre à des modèles de prévision du statut hydrique et de la température de leur environnement, d'autant que ces paramètres vont aussi impacter le développement des vers de terre ([Berry and Jordan, 2001](#)). Nous abordons dans les perspectives générales (Chapitre 6.2.3) une piste pour simuler le statut hydrique et la température du sol.

• Ajouts des interactions inter-individus

Des études ont montré que les interactions inter et intra-espèces pouvaient avoir un impact sur la bioturbation engendrée par un ver de terre ([Capowiez et al., 2001](#); [Felten and Emmerling, 2009](#); [Jégou, 1998](#)).

L'interaction entre des vers pourrait être indirecte à travers une modification de la structure du sol et une consommation de la ressource trophique. La prise en compte de ce type d'interaction passe par la modification du comportement du ver en fonction du taux matière organique ou de la porosité. Cette modification du comportement est déjà possible grâce au champ de perception mais il reste à calibrer finement la modification du comportement d'un ver qui est engendrée par les caractéristiques du sol environnant.

Il peut aussi y avoir une interaction plus directe, à savoir qu'un ver de terre peut rencontrer la galerie d'un autre ver. Comme pour l'interaction précédente, il s'agit d'une amélioration du modèle à court terme puisque le système de contrôle des trajectoires permet déjà de détecter ce type d'interaction. Il restera à savoir ce que fait exactement un ver de terre lorsqu'il rencontre la galerie d'un autre ver, d'une même espèce ou pas, occupée ou non, etc.

Dans tous les cas, la prise en compte des interactions entre vers est tout à fait possible. Cependant l'aspect limitant est généralement, la connaissance que l'on a du comportement des vers. Des expériences pour compléter les connaissances actuelles et améliorer le modèle sont proposées ci-dessous

- **Prise en compte de nouvelles espèces et calibration plus précise du comportement des vers**

Comme dit précédemment, la connaissance que l'on a du comportement des vers de terre reste parcellaire. Certaines espèces telles que *L. terrestris* ou *A. caliginosa* sont bien renseignées tandis que d'autres, notamment les espèces du genre *Octolasion*, qui font partie des vers de terre endogés les plus grands en milieu tempéré, sont très peu étudiées (voir Chapitre 4.4). Ces espèces devront être mieux renseignées pour être prise en compte dans le modèle.

Pour améliorer le modèle d'agent ver de terre, des études sur la vitesse de creusement et le temps passé chaque jour à creuser sont nécessaires car il s'agit de paramètres importants dans la simulation de la bioturbation des vers. Ce type d'étude a été réalisé par [Bastardie et al. \(2005\)](#) mais les difficultés liées à l'utilisation de la radioactivité limite son utilisation en routine.

L'utilisation de la modélisation inverse, calibration des paramètres du modèle via les métriques de sortie, s'est révélée être efficace pour calibrer des paramètres difficilement quantifiables par l'expérimentation. Ce concept pourrait être utilisé pour d'autres paramètres tels que la sensibilité à la porosité ou à la matière organique.

La tomographie nous apparait aussi comme un outil pertinent pour étudier la bioturbation de nouvelles espèces ou améliorer les connaissances sur les espèces actuelles. Une expérience type qui pourrait être mise en place consisterait à (i) imager une colonne de sol sans ver de terre à la tomographie aux rayons X; cette colonne pourrait être prélevée au terrain ou être reconstruite au laboratoire à partir de sol tamisé; l'intérêt de cette acquisition est de pouvoir utiliser les images générées comme structure initiale pour des simulations; (ii) inoculer la colonne de sol avec un ou des vers de terre d'une ou plusieurs espèces; (iii) placer la colonne en chambre climatique ou au terrain, éventuellement en enclos, puis (iv) après une période définie imager à nouveau la colonne au tomographe. Les résultats ainsi acquis pourraient être comparés aux résultats de simulations équivalentes afin de calibrer à la fois la production de déjections et de galeries à l'aide de la modélisation inverse. Ce type d'expériences a été mis en place tardivement dans le cadre de ce travail de thèse, afin de renseigner l'impact de différentes espèces de vers de terre, notamment *L. rubellus*, *A. rosea* et *A. chlorotica* peu renseignées dans la littérature. Ces données devraient donc permettre d'affiner la calibration du modèle. Cela étant, il apparaît nécessaire de développer des approches complémentaires plus complexes à travers des expérimentations multi-espèces, intégrant aussi les stades de développement des individus et la complexité des interactions *in situ*.

6.2.3 Perspectives générales

Actuellement, le modèle ne permet pas de simuler un système de culture complet car il reste à implémenter des agents structurants importants (travail du sol, tassement naturel, croissance racinaire). Mais il s'agit d'une perspective à long terme qui reste pertinente.

Nous pensons que le modèle développé pendant cette thèse pourrait être couplé avec des modèles existants qui permettent de simuler des propriétés du sol. En particulier, le couplage avec la plateforme Sol Virtuel² nous apparaît comme intéressant. Ce couplage consisterait à utiliser le modèle MOSSST pour simuler en 3D la structure du sol tandis que toutes les propriétés ne nécessitant pas la 3D seraient implémentés dans la plateforme Sol Virtuel. L'intérêt de ce couplage serait de profiter du formalisme proposé par cette plateforme qui favorise le développement de modèles par des non-modélisateurs et le couplage de ces modèles entre-eux. Parallèlement, nous avons vu que le passage à la 3D, amène des contraintes de temps de calcul et d'empreinte mémoire qu'ils nous semblent plus pertinent de traiter en dehors d'une plateforme afin de profiter d'une flexibilité et d'une optimisation nécessaire pour traiter de problèmes en 3D que ne permet pas forcément une plateforme.

Ce travail de thèse a donc permis de proposer un modèle de structure du sol qui sera facilement exploitable et modifiable dans le futur afin de rendre compte de la variabilité spatiale et temporelle de l'évolution de la structure. Associé à un modèle d'agent « vers de terre », et dans une moindre mesure à un modèle agent « travail du sol » ce travail a souligné les manques actuels de connaissances permettant de réellement modéliser (calibrer) l'évolution de la structure du sol sous l'impact de différents agents structurants. Cependant, les pistes proposées sont prometteuses et devraient dans un futur plus ou moins proche permettre de pallier à ces manques.

Le couplage proposé pourrait d'ores et déjà permettre d'intégrer la simulation de la température et du statut hydrique dans le sol, car ces deux propriétés du sol sont implémentées dans la plateforme Sol Virtuel.

6.3 Références

- Bastardie, F., Capowiez, Y., Renault, P., and Cluzeau, D. (2005). A radio-labelled study of earthworm behaviour in artificial soil cores in term of ecological types. *Biology and Fertility of Soils*, 41(5):320–327. 7
- Berry, E. C. and Jordan, D. (2001). Temperature and soil. moisture content effects on the growth of *Lumbricus terrestris* (oligochaeta : Lumbricidae) under laboratory conditions. *Soil Biology & Biochemistry*, 33(1):133–136. 6
- Bouché, M. (2014). *Des vers de terre et des hommes : Découvrir nos écosystèmes fonctionnant à l'énergie solaire*. Nature. Actes Sud Editions. 5, 6
- Capowiez, Y., Monestiez, P., and Belzunces, L. (2001). Burrow systems made by *Aporrectodea nocturna* and *Allolobophora chlorotica* in artificial cores: morphological differences and effects of interspecific interactions. *Applied Soil Ecology*, 16(2):109–120. 6

2. <https://www6.inra.fr/vsoil/>

- Felten, D. and Emmerling, C. (2009). Earthworm burrowing behaviour in 2D terraria with single- and multi-species assemblages. *Biology and Fertility of Soils*, 45(8):789–797. 6
- Hamza, M. and Anderson, W. (2005). Soil compaction in cropping systems: A review of the nature, causes and possible solutions. *Soil and Tillage Research*, 82(2):121–145. 5
- Jégou, D. (1998). *Rôle fonctionnel de quatre espèces lombriciennes dans la structuration du sol et dans les transferts de carbone*. PhD thesis, Université Rennes 1. 6
- Kretschmar, A. (1982). Eléments de l'activité saisonnière des vers de terre en prairie permanente. *Revue d'écologie et de biologie du sol*, 19(2):193 – 201. 6
- Le Couteux, A., Wolf, C., Hallaire, V., and Pérès, G. (2015). Burrowing and casting activities of three endogeic earthworm species affected by organic matter location. *Pedobiologia*, 58(2–3):97–103. 5
- Perreault, J. M. and Whalen, J. K. (2006). Earthworm burrowing in laboratory microcosms as influenced by soil temperature and moisture. *Pedobiologia*, 50(5):397–403. 6
- Piron, D., Pérès, G., Hallaire, V., and Cluzeau, D. (2012). Morphological description of soil structure patterns produced by earthworm bioturbation at the profile scale. *European Journal of Soil Biology*, 50:83–90. 6
- Sleutel, S., Cnudde, V., Masschaele, B., Vlassenbroek, J., Dierick, M., Van Hoorebeke, L., Jacobs, P., and De Neve, S. (2008). Comparison of different nano- and micro-focus x-ray computed tomography set-ups for the visualization of the soil microstructure and soil organic matter. *Computers & Geosciences*, 34(8):931–938. 4
- Van Loo, D., Bouckaert, L., Leroux, O., Pauwels, E., Dierick, M., Van Hoorebeke, L., Cnudde, V., De Neve, S., and Sleutel, S. (2014). Contrast agents for soil investigation with x-ray computed tomography. *Geoderma*, 213(0):485–491. 4

Appendix A

Introduction à l'UML

A.1 Diagramme de classes

Le diagramme de classes permet de décrire les différentes classes mises en place dans un système et leurs relations indépendamment du langage de programmation utilisé. Il décrit la structure interne d'un système mais n'en donne pas le fonctionnement dynamique.

La représentation d'une classe est donnée en figure A.1. Il y a trois parties dans cette représentation. La première donne le nom de la classe, par exemple « Ver de terre » ou « Intestin ». La seconde liste l'ensemble des attributs, c'est à dire les propriétés, les éléments d'un objet tels que sa taille, son identifiant. La troisième liste les méthodes d'une classe, c'est à dire les fonctions implémentées dans cette classe. Ces fonctions représentent des actions réalisables par les instances de cette classe, par exemple, manger, se déplacer. Par la suite on appellera « objet » une instance d'une classe.

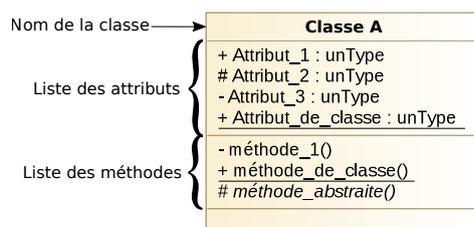


Figure A.1 – Description d'une classe en UML

• Notions d'héritage et d'encapsulation

Une des caractéristiques de la programmation orientée objet est la notion d'héritage. Lorsqu'une classe fille hérite d'une classe mère elle hérite de tous ses attributs et méthodes non privés. L'héritage permet de spécialiser une classe générique, la classe mère, en ajoutant dans la classe fille des méthodes et attributs propres.

Par exemple, une espèce de ver de terre pourrait être une classe fille d'une classe représentant les traits communs de tous les vers de terre.

L'encapsulation permet de définir la visibilité des arguments et/ou des méthodes d'une classe. Dans notre cas, on distingue trois types de visibilité :

- public, représenté par un « + » comme l'attribut 1 de la figure A.1. Un attribut ou une méthode public est accessible par tous les éléments ayant accès à l'objet;
- protected, représenté par un « # » comme l'attribut 2 de la figure A.1. Un attribut ou une méthode protégé n'est accessible que par les éléments dans l'objet ou dans l'instance d'une classe fille;
- private, représenté par un « - » comme l'attribut 3 de la figure A.1. Un attribut ou une méthode privé est accessible uniquement par les éléments dans l'objet.

• Relations entre classes

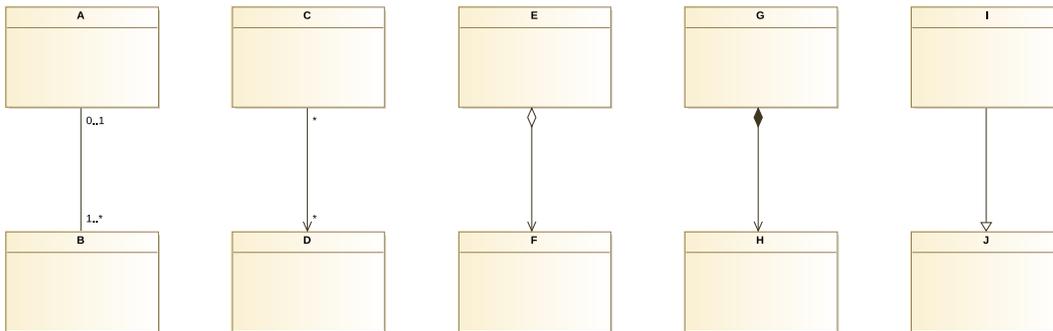


Figure A.2 – Relations et cardinalités dans un diagramme de classe

Seules quatre relations différentes nous intéressent :

- une association simple, comme entre la classe A et B de la figure A.2; Ce type d'association peut représenter l'interaction entre deux vers de terre.
- une association navigable, comme entre la classe C et D de la figure A.2. Dans cet exemple, un objet C peut contenir et accéder à des objets D; Dans le modèle développé jusqu'à présent, une telle association navigable existait entre les vers de terre et la structure du sol; les vers accèdent à la structure et l'inverse n'est pas autorisé.
- une relation d'agrégation, comme entre la classe E et F de la figure A.2. On dit que l'objet E agrège un ou des objets F. L'agrégation permet de représenter une inclusion conceptuelle de F dans E;
- une relation de composition, comme entre la classe G et H de la figure A.2. L'objet G est composé d'objets H. Lorsque G est détruit alors le ou les objets H sont eux aussi détruits. Par exemple un ver de terre est composé d'un intestin et si le ver est détruit, l'intestin aussi.
- une relation d'héritage, dans la figure A.2, I hérite de J. C'est la relation utilisée entre la classe « Ver de terre » du modèle, les classes correspondant aux catégories écologiques et celles des espèces.

• Cardinalité

La figure A.2 permet aussi d'introduire la notion de cardinalité. Par exemple entre les classes A et B au niveau des relations, on peut observer des symboles « 1..* » « 0..1 ». Les cardinalités utilisées sont les suivantes :

- 0..1 signifie « 0 ou 1 »
- * signifie « plusieurs »

- 2 signifie « exactement deux »
- 2..10 signifie « entre un et dix »

Par exemple, dans le cas de la relation entre A et B la cardinalité signifie que B peut être associé à, au maximum, un A et que A peut être associé à entre 1 et plusieurs B.

A.2 Diagramme d'activités

Le diagramme d'activités est un diagramme dynamique qui permet de représenter le fonctionnement d'un programme (ou une partie), par exemple la création d'une galerie, par une suite d'actions reliées par des flots de contrôle ou d'objets.

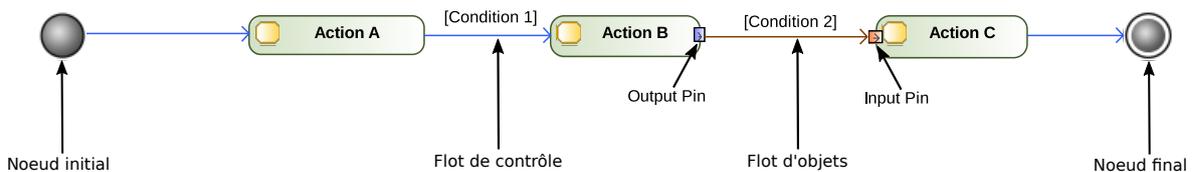


Figure A.3 – Exemple d'une suite d'activités commençant par un nœud initial, se terminant par un nœud final et reliées par des flots de contrôle (bleu) ou d'objets (marron)

A.2.1 Nœuds d'activité

• Action

Une action est une instruction simple qui modifie le système ou en extrait une information. Le pictogramme associé est présenté à la figure A.3.

• Nœud de décision

Le nœud de décision permet de représenter le choix entre différents flots sortants selon une condition. Un exemple est donné à la figure A.4. et il montre la séparation du flot d'activité selon que le ver est actif ou inactif ? Si le ver est actif, il va bioturber et s'il est inactif l'itération va se terminer.

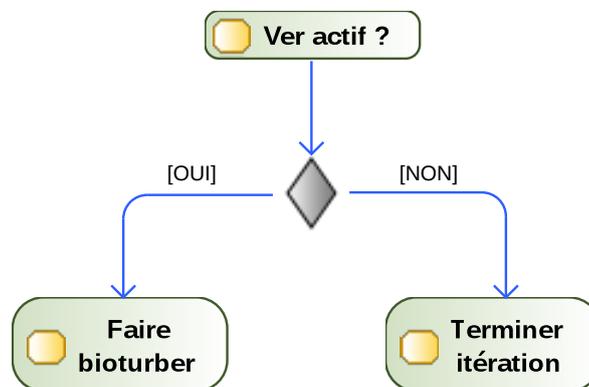


Figure A.4 – Exemple d'un nœud de décision qui permet de séparer le flot en fonction du ver de terre

• Nœuds de bifurcation et d'union

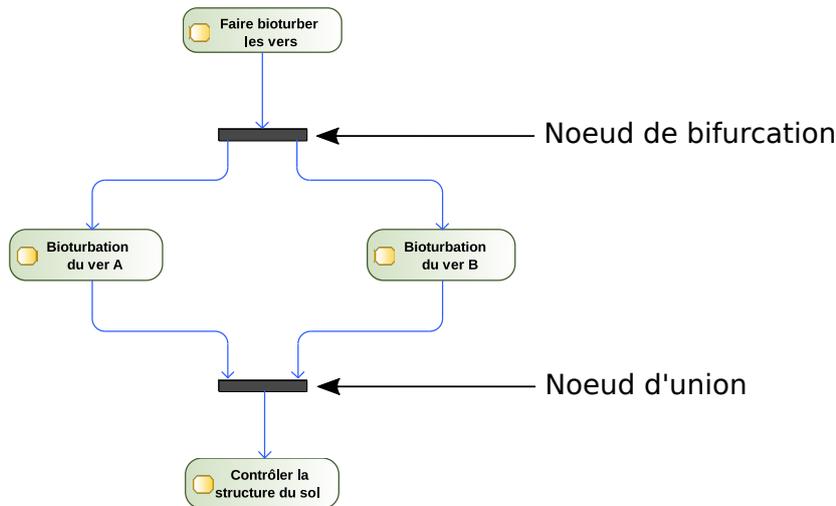


Figure A.5 – Exemple d'un nœud de bifurcation et d'union

Il peut arriver que dans le fonctionnement d'un système certaines actions soient assurées en parallèle (figure A.5). Un nœud de bifurcation permet de séparer un flot en plusieurs flots parallèles. Ce nœud est généralement suivi d'un nœud d'union qui permet de resynchroniser les flots. En outre ce dernier symbolise que le système attend la fin de l'ensemble des flots qui y arrive. Ces deux types de nœud sont représentés par un trait plein.

Dans l'exemple de la figure A.5, le flot est divisé en autant d'action qu'il y a de vers de terre, ceux-ci bioturbent alors le sol en parallèle.

A.2.2 Flots

Pour relier les activités il existe deux types de flot, le flot de contrôle et le flot d'objets (figure A.3). Le flot de contrôle représente la transition d'une action à une autre. Le flot d'objets représente la transition d'une activité à une autre avec le passage de données entre celles-ci.

Appendix B

les classes d'angles et de mouvements dans l'analyse de sensibilité

B.1 Interprétation des classes d'angles

Classe n°	Probabilités des angles		
	Verticale (P_VE)	Médiane (P_MED)	Horizontale (P_HO)
1	0,319	0,352	0,329
2	0,221	0,726	0,053
3	0,336	0,245	0,419
4	0,551	0,199	0,250
5	0,381	0,548	0,071
6	0,527	0,055	0,419
7	0,244	0,015	0,741
8	0,178	0,592	0,229
9	0,579	0,288	0,133
10	0,373	0,068	0,559
11	0,099	0,504	0,397
12	0,688	0,143	0,169
13	0,110	0,734	0,156
14	0,465	0,350	0,185
15	0,471	0,166	0,363
16	0,281	0,487	0,232

Table B.1 – Valeurs des probabilités des angles verticaux, médians et horizontaux pour chacune des classes d'angles utilisées dans l'analyse de Morris

B.2 Interprétation des classes de mouvements

Classe n°	Probabilités des mouvements		
	Attendre (P_WAIT)	Se déplacer (P_MOVE)	Creuser (P_BURROW)
1	0,788	0,162	0,05
2	0,678	0,222	0,10
3	0,644	0,206	0,15
4	0,742	0,058	0,20
5	0,133	0,617	0,25
6	0,601	0,099	0,30
7	0,638	0,012	0,35
8	0,440	0,160	0,40
9	0,428	0,122	0,45
10	0,119	0,381	0,50
11	0,364	0,086	0,55
12	0,156	0,244	0,60
13	0,293	0,057	0,65
14	0,276	0,024	0,70

Table B.2 – Valeurs des probabilités d’attendre, se déplacer, creuser pour chacune des classes de mouvement utilisées dans l’analyse de Morris

Appendix C

Détails de configurations utilisées

Paramètre	Configuration			
	A	B	C	D
ERTW_RADIUS	1,2	1,9	1	2,4
GUT_TRANSIT_TIME	14,9	3,5	16,2	11,1
GUT_ABSORPTION_RATE	0,138	0,252	0,393	0,053
GUT_CONTENT	265	265	265	265
C_POROSITY	0,01	0,01	0,01	0,01
C_RADIUS	2,5	2,5	2,5	2,5
C_SPACER	0,9	0,9	0,9	0,9
HO	0,32871	0,419017	0,184866	0,363099
MED	0,352203	0,244592	0,350085	
VE	0,319088	0,336391	0,465049	0,470831
WAIT	0,787729	0,787729	0,132623	0,60148
MOVE	0,162271	0,162271	0,617377	0,09852
BURROW	0,05	0,05	0,25	0,3
MOVE_SPEED	133,3	50	83,3	300
BURROW_SPEED	78,8	48,6	101,4	26
OM_SENSIBILITY_THRESHOLD	100	100	100	100
OM_SENSIBILITY_INCREASE	/	/	/	/
PORE_SENSIBILITY_THRESHOLD	100	100	100	100
PORE_SENSIBILITY_INCREASE	/	/	/	
COLLIMATEUR_RADIUS	2	2	2	2
COLLIMATEUR_HEIGH	4	4	4	4
MAX_DEPTH	/	/	/	/
INIT_DEPTH	1000	1533	1666	1000
OM (%)	2,6	0	0,7	2
POROSITY (%)	15,3	15,3	0,1133	0,14

Table C.1 – Configurations utilisées pour analyser les performances du modèle de structure du sol

Nom dans le modèle	Configuration
ERTW_RADIUS	1,7
GUT_TRANSIT_TIME	14,9
GUT_ABSORPTION_RATE	0,11
GUT_CONTENT	265
C_POROSITY	0,1
C_RADIUS	2,5
C_SPACER	/
P _H O	0,231638
P _M ED	0,487293
P _V E	0,281069
P _W AIT	0,427885
P _M OVE	0,122115
P _B URROW	0,45
MOVE_SPEED	283,3
BURROW_SPEED	33,6
OM_SENSIBILITY_THRESHOLD	100
OM_SENSIBILITY_INCREASE	/
PORE_SENSIBILITY_THRESHOLD	100
PORE_SENSIBILITY_INCREASE	/
CONE_RADIUS	2
CONE_HEIGH	4
MAX_DEPTH	/
INIT_DEPTH	1266
OM (%)	0,67
POROSITY (%)	16,55

Table C.2 – Configuration utilisée pour générer les quatres trajectoires lors de l’analyse de la variabilité intra-configuration

Appendix D

Evolution de la structure du sol avec la profondeur dans trois systèmes de travail du sol

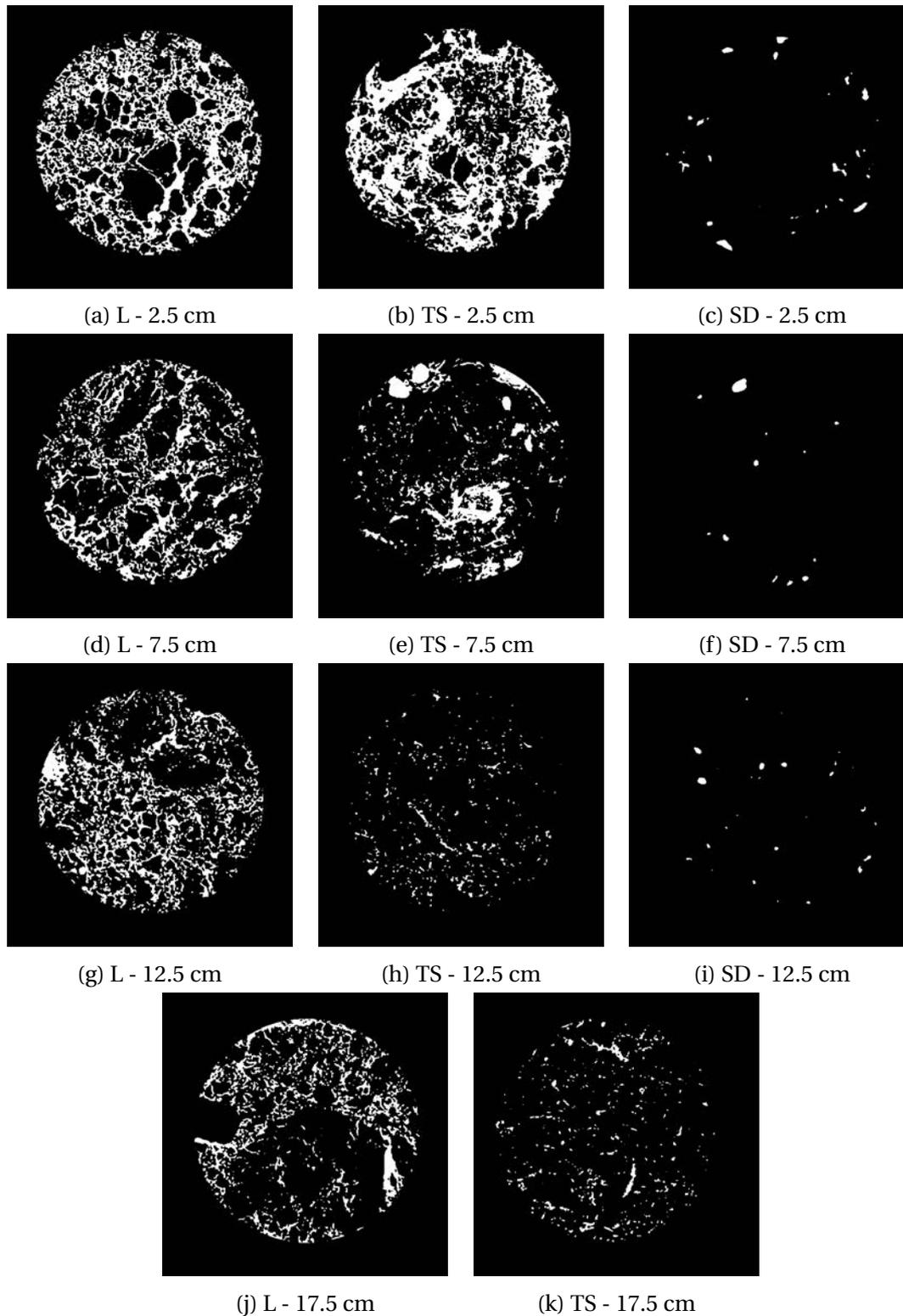


Figure D.1 – Evolution de la structure du sol en fonction de la profondeur et du type de système de travail du sol : Labour (L), Travail Superficiel (TS) et Semis Direct (SD)

Appendix E

Schéma conceptuel du modèle de structure du sol couplé à des modèles d'agents structurants

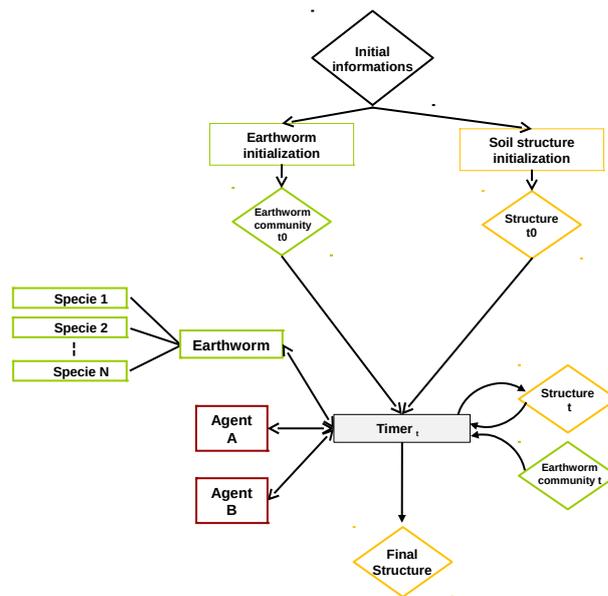
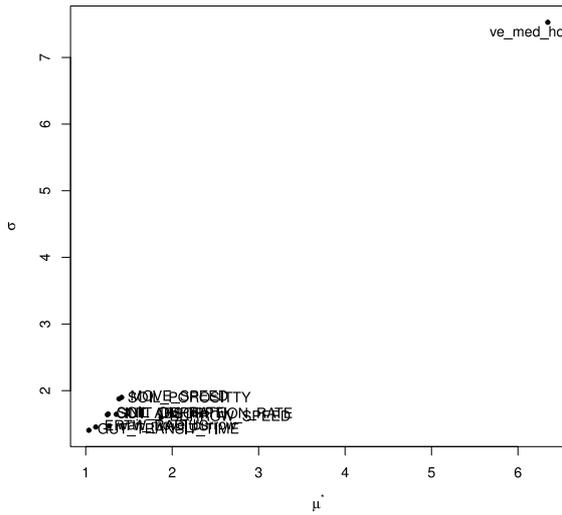


Figure E.1 – Schéma conceptuel du modèle de structure du sol couplé à trois agents structurants

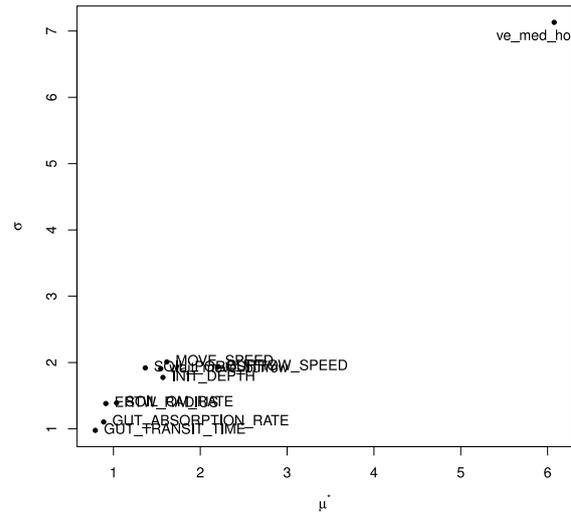
Appendix F

Analyse de sensibilité des paramètres relatifs à la direction des galeries

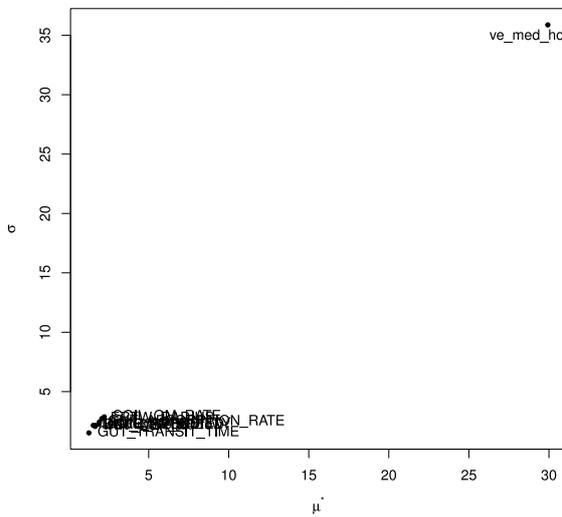
APPENDIX F. ANALYSE DE SENSIBILITÉ DES PARAMÈTRES RELATIFS À LA DIRECTION DES GALERIES



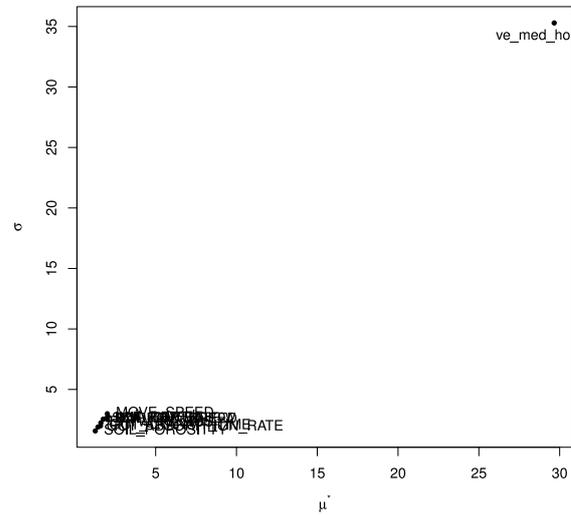
(a) Proportion de galeries orientées à la verticale et vers les couches profondes (vertDown)



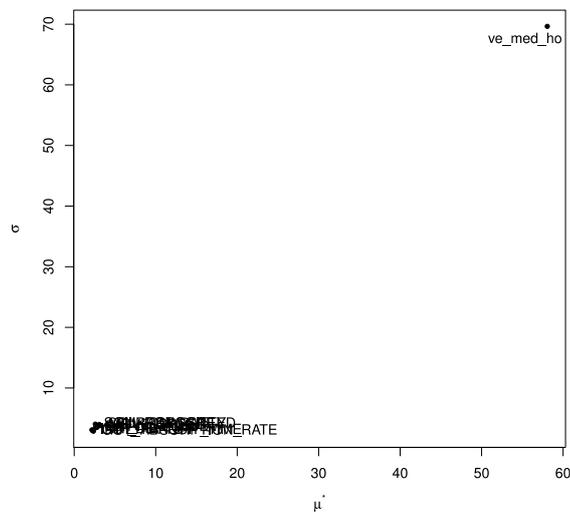
(b) Proportion de galeries orientées à la verticale et vers la surface (vertUp)



(c) Proportion de galeries de direction médiane et vers les couches profondes (mediDown)



(d) Proportion de galeries de direction médiane et vers la surface (mediUp)



(e) Proportion de galeries à l'horizontale (hori)

Figure E.1 – Sensibilité des métriques relatives au positionnement en profondeur d'un ver

Appendix G

Glossaire

bioturbation pour les vers de terre, englobe à la fois la création de galeries et la production de déjections. [72](#)

diapause Phase génétiquement déterminée lors de laquelle un organisme diminue l'intensité de ses activités métaboliques. [112](#), [117](#)

quiescence Phase déterminée par les conditions du milieu de vie d'un organisme lors de laquelle il diminue son activité. [112](#), [115](#)

uint16 Entier non signé de 16 bits permettant de stocker des valeurs entre 0 et 65535. [52](#)

uint8 Entier non signé de 8 bits permettant de stocker des valeurs entre 0 et 255. [49](#), [52](#)

Appendix H

Liste des symboles

- $X_{pièce}$ Taille du bloc de sol en nombre de pièces sur l'axe \vec{x} sort. 52
- $x_{pièce}$ Coordonnée en x d'une pièce au sein du bloc de sol. 52
- $X_{voxel-bloc}$ Taille du bloc de sol en nombre de voxels sur l'axe \vec{x} . 52
- $x_{voxel-bloc}$ Coordonnée en x d'un voxel au sein du bloc de sol. 52
- $x_{voxel-pièce}$ Coordonnée en x d'un voxel au sein d'une pièce. 52
- $Y_{pièce}$ Taille du bloc de sol en nombre de pièces sur l'axe \vec{y} . 52
- $y_{pièce}$ Coordonnée en y d'une pièce au sein du bloc de sol. 52
- $Y_{voxel-bloc}$ Taille du bloc de sol en nombre de voxels sur l'axe \vec{y} . 52
- $y_{voxel-bloc}$ Coordonnée en y d'un voxel au sein du bloc de sol. 52
- $y_{voxel-pièce}$ Coordonnée en y d'un voxel au sein d'une pièce. 52
- $Z_{pièce}$ Taille du bloc de sol en nombre de pièces sur l'axe \vec{z} . 52
- $z_{pièce}$ Coordonnée en z d'une pièce au sein du bloc de sol. 52
- $Z_{voxel-bloc}$ Taille du bloc de sol en nombre de voxels sur l'axe \vec{z} . 52
- $z_{voxel-bloc}$ Coordonnée en z d'un voxel au sein du bloc de sol. 52
- $z_{voxel-pièce}$ Coordonnée en z d'un voxel au sein d'une pièce. 52