

Diversité des communautés d'annélides terrestres dans les écosystèmes continentaux et insulaires et du Parc national de Port-Cros

Thibaud DECAËNS^{1*}, Emmanuel LAPIED^{2*},
Marie-Eugénie MAGGIA^{3*}, Daniel Fernandez MARCHAN^{4*},
Mickaël HEDDE^{5*}

¹CEFE, UMR 5175, CNRS, Université de Montpellier, Université Paul Valéry Montpellier 3, EPHE, SupAgro Montpellier, INRA-IRD, 1919 Route de Mende, 34293 Montpellier CEDEX 5, France.

²Taxonomia International Foundation, 7 rue Beccaria, 72012, Paris, France.

³Steinke lab, Centre for Biodiversity Genomics, University of Guelph, 50 Stone Road E, Guelph, ON, N1G2W1, Canada.

⁴Departamento de Ecología e Biología Animal, Universidade de Vigo, Vigo, 36310, Espagne.

⁵INRA, UMR Eco&Sols, Batiment 12 2 Place Viala, 34060 Montpellier CEDEX 2, France.

*Contacts : thibaud.decaens@cefe.cnrs.fr ; elapied@yahoo.com ; mickael.hedde@inra.fr ; mmaggia@uoguelph.ca ; danifermch@gmail.com

Résumé. Un premier inventaire de la diversité spécifique des vers de terre a été réalisé dans le Parc national de Port-Cros. Les échantillons collectés dans les secteurs du cap Lardier, Port-Cros et Porquerolles ont été identifiés en combinant diagnoses morphologiques et analyses des codes-barres ADN. Un total de 15 espèces, certaines remarquables, a été observé sur l'ensemble des sites échantillonnés. Les secteurs de Port-Cros et Porquerolles présentent une diversité spécifique régionale plus importante que celle du cap Lardier, possiblement du fait d'un déficit d'échantillonnage dans ce dernier. Porquerolles, qui présente des habitats absents des deux autres secteurs, possède en conséquence le pool d'espèces le plus original. Aucun effet des incendies de forêt ayant récemment affecté le cap Lardier n'est observé sur les communautés de vers de terre. La culture de la vigne, telle qu'elle est pratiquée dans le Parc national, ne semble pas non plus avoir d'impact significatif, tandis que les prairies et les vergers hébergent des densités de vers de terre significativement supérieures à ce qui est observé dans les forêts. Une liste illustrée et commentée des espèces observées est fournie.

Mots-clés : vers de terre, cap Lardier, île de Port-Cros, île de Porquerolles, inventaire, diversité spécifique, impact des incendies de forêt, impacts de l'agriculture.

Abstract. Diversity of earthworm communities in Mediterranean ecosystems of the Port-Cros National Park (France). A first survey of earthworm species diversity was carried out in the Port-Cros National Park. Samples collected in the areas of Cap Lardier, Port-Cros and Porquerolles were identified using a combination of morphological diagnosis and DNA barcode analysis. Summed over all sites, a total of 15 species, some of them remarkable, were found. The islands of Port-Cros and Porquerolles have a higher regional species diversity than Cap Lardier, probably because of a sampling deficit in the latter. Porquerolles, having some habitat types that were absent in the other two areas, has the more original species pool. No effect of the forest fires that recently affected Cap Lardier was observed on earthworm communities. Viticulture, as conducted in the National Park, does not seem to have a significant

impact on communities, whereas permanent grasslands and orchards have higher earthworm densities compared to adjacent forest ecosystems. An illustrated and annotated checklist of the observed species is provided.

Keywords: earthworms, cap Lardier, island of Port-Cros, island of Porquerolles, biodiversity survey, species diversity, forest fire impacts, agriculture impacts.

Introduction

Les vers de terre ont été l'objet d'une littérature prolifique en écologie du fait de leur implication dans des processus écologiques qui régissent le fonctionnement du sol et la production d'importants services écosystémiques. Malgré cette reconnaissance, ils sont, à l'instar de nombreux autres organismes du sol, caractérisés par un fort déficit de connaissances qui a jusqu'à présent limité l'étendue des recherches sur l'écologie de leurs communautés (Rougerie *et al.*, 2009 ; Decaëns, 2010 ; Decaëns *et al.*, 2013). Quel que soit le biome, le nombre d'études s'étant attachées à décrire la structure des assemblages d'espèces de vers de terre reste limité, notamment dans des environnements peu anthropisés, et il est nécessaire d'accumuler plus de données sur leur distribution pour mieux comprendre les processus d'assemblage de ces communautés et leurs réponses potentielles aux différentes composantes des changements globaux. L'utilisation d'outils moléculaires représente une approche prometteuse qui contourne le verrou taxonomique et facilite ainsi l'acquisition de nouvelles données permettant de décrire de façon rapide et détaillée la distribution spatiale des espèces et communautés (Rougerie *et al.*, 2009 ; Decaëns *et al.*, 2013).

La faune du Parc national de Port-Cros a fait l'objet de nombreuses études au cours des dernières décennies. Parmi les invertébrés du sol, citons par exemple les travaux de Noël et Séchet (Noël 2003, 2004 ; Noël et Séchet, 2016) portant sur les crustacés isopodes terrestres. Cependant, aucun travail n'a jusqu'à présent été réalisé sur les oligochètes terrestres. De façon surprenante, les îles d'Hyères sont absentes de la pourtant très exhaustive étude réalisée par M. Bouché dans son inventaire des lombriciens de France, et cet auteur ne semble pas non plus avoir visité la bordure côtière constituant l'actuelle aire d'adhésion du Parc (Bouché, 1972). Etant donnée l'importante diversité spécifique et le taux d'endémisme élevé qui caractérise la faune lombricienne méditerranéenne, il semblait tout à fait justifié de réaliser un premier inventaire de ces organismes sur les différents secteurs du Parc national.

Les objectifs de notre projet étaient 1) de réaliser un premier inventaire des vers de terre dans le Parc national de Port-Cros en combinant les approches taxonomiques classiques et l'utilisation de codes-barres ADN (approche de « taxonomie intégrative » déjà utilisée par notre équipe en Guyane Française ; Decaëns *et al.*, 2016), 2) d'analyser

la différenciation génétique des populations insulaires et 3) d'analyser l'impact de différents facteurs environnementaux (feux forestiers ayant récemment affecté le cap Lardier et pratiques agricoles) sur la diversité et la structure des communautés. Le projet a porté sur la région cœur du Parc national (Iles de Porquerolles et de Port-Cros) ainsi que sur la zone du cap Lardier dans l'aire d'adhésion.

Dans le présent article, nous présentons les résultats incluant la liste des espèces identifiées sur une base morphologique puis complétées par une analyse de codes-barres ADN, ainsi qu'une première analyse de l'impact des facteurs environnementaux sur les communautés de vers de terre.

Matériel et méthodes

Sites échantillonnés

Un total de 49 sites a été prospecté en mars 2018 sur les secteurs du cap Lardier, de Port-Cros et de Porquerolles. Les sites ont été sélectionnés de façon à permettre un échantillonnage représentatif des principaux habitats de ces trois secteurs, à réaliser une analyse préliminaire de l'impact des feux de forêt ayant récemment affecté le cap Lardier, et à mettre en évidence l'impact des différents systèmes agricoles (vigne, vergers, et prairies) présents sur le secteur du cap Lardier et sur l'île de Porquerolles. Les figures 1 à 3 et les tableaux I à III donnent le détail de la localisation géographique des sites d'échantillonnage et des différents types d'habitats qu'ils représentent.



Figure 1. Localisation des sites échantillonnés sur le secteur du cap Lardier.

Tableau I. Descriptif sommaire des différents sites échantillonnés sur le cap Lardier.

Code	Date	Localité	Habitat	Lat	Long	Altitude (m)
LAR1	10/03/18	Cap Lardier	Plage	43,173° N	6,609° E	11
LAR2	10/03/18	Cap Lardier	Pinède non brûlée	43,174° N	6,609° E	30
LAR3	10/03/18	Cap Lardier	Oliveraie + cours d'eau	43,173° N	6,612° E	43
LAR4	10/03/18	Cap Lardier	Forêt mixte non brûlée parcourue par cours d'eau	43,173° N	6,611° E	18
LAR5	10/03/18	Cap Lardier	Sources, sédiments	43,181° N	6,604° E	19
LAR6	10/03/18	Cap Lardier	Forêt mixte de crête, brûlée	43,182° N	6,614° E	151
LAR7	10/03/18	Cap Lardier	Forêt mixte de crête, brûlée	43,179° N	6,614° E	160
LAR8	10/03/18	Cap Lardier	Forêt mixte de crête, non brûlée	43,191° N	6,613° E	180
LAR9	11/03/18	Cap Lardier	Friche, récemment travaillée	43,174° N	6,627° E	32
LAR10	11/03/18	Cap Lardier	Vigne, restanque	43,176° N	6,625° E	40
LAR11	11/03/18	Cap Lardier	Friche, récemment travaillée	43,173° N	6,625° E	101
LAR12	11/03/18	Cap Lardier	Pinède brûlée	43,172° N	6,625° E	90



Figure 2. Localisation des sites échantillonnés sur l'île de Port-Cros.

Tableau II. Descriptif sommaire des différents sites échantillonnés sur l'île de Port-Cros.

Code	Date	Localité	Habitat	Lat	Long	Altitude (m)
PCR1	12/03/18	Port-Cros	Retenue d'eau	43,003° N	6,392° E	28
PCR2	12/03/18	Port-Cros	Euzière parcourue par cours d'eau	43,003° N	6,392° E	30
PCR3	12/03/18	Port-Cros	Euzière parcourue par cours d'eau	43,004° N	6,390° E	21
PCR4	12/03/18	Port-Cros	Prairie fond de vallon	43,012° N	6,394° E	2
PCR5	12/03/18	Port-Cros	Euzière fond de vallon labourée par sangliers	43,012° N	6,396° E	12
PCR6	12/03/18	Port-Cros	Forêt mixte sur sables (chênes verts, lièges et pins)	43,012° N	6,394° E	27
PCR7	12/03/18	Port-Cros	Euzière sur pente	43,011° N	6,390° E	39
61	13/03/18	Port-Cros	Talus le long du fort	43,009° N	6,389° E	120
PCR8	13/03/18	Port-Cros	Prairie fond de vallon	43,009° N	6,412° E	5
PCR9	13/03/18	Port-Cros	Vasques au dessus de la villa	43,009° N	6,411° E	15
PCR10	13/03/18	Port-Cros	Forêt mixte parcourue par cours d'eau	43,007° N	6,410° E	35
PCR11	13/03/18	Port-Cros	Forêt mixte de crête	43,004° N	6,412° E	80
PCR12	13/03/18	Port-Cros	Forêt mixte sur sables (chênes verts, lièges et pins)	43,003° N	6,405° E	104
PCR13	13/03/18	Port-Cros	Forêt mixte parcourue par cours d'eau	43,005° N	6,400° E	70
PCR14	13/03/18	Port-Cros	Prairie	43,007° N	6,384° E	0
PCR15	13/03/18	Port-Cros	Prairie	43,006° N	6,386° E	6

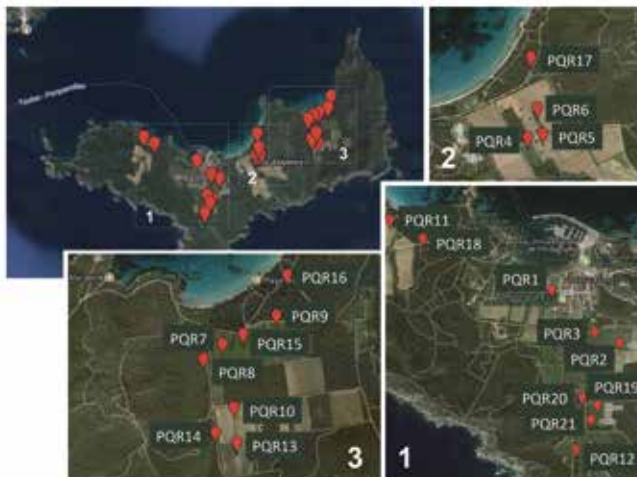


Figure 3. Localisation des sites échantillonnés sur l'île de Porquerolles.

Tableau III. Descriptif sommaire des différents sites échantillonnés sur l'île de Porquerolles.

Code	Date	Localité	Habitat	Lat	Long	Altitude (m)
PQR1	14/03/18	Porquerolles	Prairie Perzinsky	42,999° N	6,200° E	8
PQR2	14/03/18	Porquerolles	Vigne Perzinsky	42,995° N	6,206° E	11
PQR3	14/03/18	Porquerolles	Vieille Oliveraie	42,996° N	6,204° E	8
PQR4	14/03/18	Porquerolles	Prairie La Courtade	42,000° N	6,216° E	12
PQR5	14/03/18	Porquerolles	Vigne La Courtade	42,000° N	6,217° E	20
PQR6	14/03/18	Porquerolles	Friche La Courtade	43,001° N	6,216° E	15
PQR7	14/03/18	Porquerolles	Prairie	43,007° N	6,231° E	15
PQR8	14/03/18	Porquerolles	Petite mare dans chênaie	43,007° N	6,229° E	21
PQR9	14/03/18	Porquerolles	Oliveraie	43,009° N	6,234° E	10
PQR10	14/03/18	Porquerolles	Vigne	43,005° N	6,231° E	28
PQR11	14/03/18	Porquerolles	Vigne	43,003° N	6,186° E	5
PQR12	14/03/18	Porquerolles	Lagune Porquerolles	42,989° N	6,202° E	18
PQR13	15/03/18	Porquerolles	Zone friche humide au milieu de vignes	43,002° N	6,232° E	39
PQR14	15/03/18	Porquerolles	Forêt mixte (chênes verts, lièges et pins)	43,003° N	6,230° E	38
PQR15	15/03/18	Porquerolles	Prairie	43,008° N	6,232° E	11
PQR16	15/03/18	Porquerolles	Forêt mixte sur sables (chênes verts, lièges et pins)	43,011° N	6,235° E	1
PQR17	15/03/18	Porquerolles	Forêt mixte sur sables (chênes verts, lièges et pins)	43,004° N	6,216° E	8
PQR18	16/03/18	Porquerolles	Forêt mixte sur sables (chênes verts, lièges et pins)	43,002° N	6,189° E	6
PQR19	16/03/18	Porquerolles	Oliveraie	42,992° N	6,204° E	20
PQR20	16/03/18	Porquerolles	Figuiers	42,992° N	6,203° E	13
PQR21	16/03/18	Porquerolles	Forêt mixte sur sables (chênes verts, lièges et pins)	42,991° N	6,204° E	21

Protocole d'échantillonnage

Sur chacun des sites, une placette d'environ un hectare est délimitée dans l'habitat identifié. L'échantillonnage consiste alors en deux protocoles complémentaires décrivant au mieux les communautés présentes tout en permettant un inventaire aussi exhaustif que possible des espèces présentes. Dans un premier temps, trois blocs de sol de 25 cm x 25 cm de surface et d'une profondeur d'environ 20 cm

sont prélevés et triés manuellement (Fig. 4). Cet échantillonnage, dit « quantitatif », correspond à un effort d'échantillonnage d'environ 1 h 30 min pour une personne expérimentée. Il permet de calculer la densité d'individus présente par unité de surface, mais il est souvent inefficace pour l'échantillonnage des vers de grande taille, ou des espèces spécialistes de microhabitats particuliers (troncs morts, sédiments des bords de cours d'eau par exemple). C'est pourquoi il est complété par une recherche « qualitative » des vers dans tous les microhabitats disponibles (sol, litière, sédiments, troncs en décomposition, etc.) sur la surface de la placette, pendant une période d'environ 2 h personne. Tous les stades de développement (adultes, juvéniles et cocons) sont collectés lors de cet échantillonnage, et les spécimens collectés sont fixés et conservés dans de l'éthanol 100 %.

Dans un nombre réduit de sites, seul l'échantillonnage qualitatif a été réalisé. Cela a par exemple été le cas dans les petites zones humides ne présentant pas une surface suffisante pour justifier un échantillonnage qualitatif classique. Cet échantillonnage a néanmoins permis d'affiner l'inventaire d'espèces à l'échelle de chaque secteur.



Figure 4. Echantillonnage par tri manuel du sol dans une prairie de l'île de Porquerolles. ©Th. Decaëns.

Barcoding ADN et diversité des vers de terre

Les spécimens collectés dans chaque échantillon ont tout d'abord été triés par morphoespèces, et les adultes ont été identifiés en utilisant les critères de la monographie de Bouché (1972), c'est à dire essentiellement la position, l'étendue et la structure du clitellum, ainsi que la taille et la pigmentation du corps. Les spécimens juvéniles, chez lesquels les caractères liés au clitellum ne sont pas observables, ont été classés par catégories morphologiques d'après leur taille et leur pigmentation. Dans la plupart des cas de figure, l'ensemble des spécimens collectés a ensuite été séquencé de façon à obtenir la région utilisée comme code-barres ADN sur le gène COI (Hébert *et al.*, 2003). Cependant, dans le cas d'espèces (ou de catégorie morphologique pour les juvéniles) particulièrement

abondantes, seules 5 spécimens par échantillon ont été sélectionnés pour ces analyses moléculaires. Cette sélection a permis de séquencer un nombre de spécimens représentatif de l'abondance de chaque taxon, et de comparer à l'intérieur d'une espèce donnée les codes-barres ADN d'individus provenant de différents habitats ou échantillonnés dans des populations continentales versus insulaires. Sur chaque spécimen sélectionné, un fragment de tissu cutané d'environ 1 mm² a été prélevé et envoyé pour analyse au Biodiversity Institute of Ontario où ont été réalisés l'extraction d'ADN et le séquençage de la région 5' du gène COI en suivant les protocoles standards développés dans le cadre du projet International Barcode of Life (<http://ibol.org/>).

Les séquences obtenues ont été utilisées a posteriori pour vérifier certaines identifications litigieuses ainsi que pour obtenir des assignations taxonomiques pour les juvéniles, en comparant simplement leurs séquences avec celles obtenues pour les adultes et/ou disponibles dans les bibliothèques de codes-barres ADN de BOLD.

Analyses de données

Les comparaisons de richesses spécifiques observées à l'échelle de chaque secteur ont été réalisées à l'aide de courbes de raréfaction obtenues en utilisant le package iNEXT (Hsieh *et al.*, 2014) pour R 3.3.3 (R Core Team, 2017). Des estimations de richesse spécifique alpha (à l'échelle de chaque site d'échantillonnage) ont été obtenues en calculant l'indice Chao1 avec le package Vegan (Oksanen *et al.*, 2013).

Une analyse de type NMDS (« non-metric multidimensional scaling ») a été réalisée à l'aide du package Vegan de façon à permettre une comparaison rapide et visuelle des dissimilitudes dans la composition des communautés.

Enfin les variations observées entre différents systèmes du point de vue de l'abondance des vers de terre et la richesse spécifique alpha des communautés locales ont été testées en utilisant des tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis.

Résultats et discussion

Diversité spécifique des vers de terre du Parc national de Port-Cros

Sur l'ensemble de la campagne d'échantillonnage, 15 espèces de vers de terre ont été initialement distinguées sur la base de leur morphologie. Par ailleurs, 312 spécimens (64 provenant du cap Lardier, 108 de Port-Cros, 140 de Porquerolles) ont été sélectionnés pour le barcoding ADN. Le séquençage des codes-barres ADN a permis d'obtenir

292 séquences du gène COI à partir de ces échantillons. L'ensemble des séquences et des métadonnées associées ont été intégrées dans la base de données Barcode of Life Data Systems (Ratnasingham et Hebert, 2007) dans le projet « Earthworms of Port-Cros National Park (France) » (EWPC), ainsi que dans le dataset DS-EWPNPC (dx.doi.org/10.5883/DS-EWPNPC). D'une façon générale, les délimitations des OTU confirment les identifications morphologiques primaires (Annexe 2), et apportent des compléments d'information sur la position taxonomique des espèces incertaines (voir liste détaillée ci-après). Les spécimens attribués à une espèce unique du genre *Scherotheca* sur la base de leur morphologie se sont par ailleurs révélés appartenir à deux espèces distinctes. Après examen de ces résultats, le nombre d'espèces collecté est donc estimé à 15. Le tableau IV donne les occurrences de chacune d'entre elles pour chacun des trois secteurs couverts par notre étude.

Ce chiffre de 15 espèces représente environ 10 % du nombre total d'espèces connues à l'échelle de la France. À titre de comparaison, Decaëns *et al.* (2008) ont relevé 24 espèces à l'échelle d'un territoire beaucoup plus étendu en Haute Normandie. La richesse régionale observée est donc élevée, surtout si l'on considère la surface relativement réduite des trois secteurs prospectés, et le fait que l'effort d'échantillonnage déployé ne nous a très probablement pas permis de détecter la totalité des espèces présentes sur chacun des secteurs.

Tableau IV. Liste des espèces de vers de terre rencontrées sur les trois secteurs du Parc national de Port-Cros prospectés en mars 2018.

Espèces	Codes	Cap Lardier	Port-Cros	Porquerolles
<i>Allolobophora chlorotica</i>	Achl	+	+	+
<i>Allolobophora cupulifera</i>	Acup	+		+
<i>Aporrectodea meridionalis</i>	Amer	+	+	+
<i>Aporrectodea rosea</i>	Aros	+	+	+
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	Atra	+	+	+
<i>Cataladrilus</i> sp.	Cata			+
<i>Dendrobaena byblica</i>	Dbyb	+	+	
<i>Dendrobaena cognettii</i>	Dcog		+	
<i>Dendrobaena hortensis</i>	Dhor	+		
<i>Eiseniella tetraedra</i>	Etet	+	+	+
<i>Microscolex dubius</i>	Mdub		+	+
<i>Microscolex phosphoreus</i>	Mpho		+	+
<i>Scherotheca</i> sp.	Sche		+	
<i>Scherotheca dugesi</i> ssp.	Sdug		+	+
<i>Scherotheca gigas</i> ssp.	Sgig			+

Les courbes de raréfaction mettent en évidence que les secteurs de Porquerolles et de Port-Cros possèdent une richesse spécifique régionale plus élevée que celle du cap Lardier. Ce résultat peut s'expliquer par la taille importante de ces îles, ainsi que par la diversité des habitats qui y sont présents. La topographie de Porquerolles, avec une proportion importante de zones planes à sols profonds, peut également expliquer la présence de certaines espèces non observées sur les autres secteurs. Sur les deux îles, l'effort d'échantillonnage semble avoir été suffisant pour détecter la majorité des espèces présentes, comme en témoigne l'inflexion des courbes de raréfaction qui semble atteindre leur plateau dans tous les cas de figure (Fig. 5). Au cap Lardier, si l'effort d'échantillonnage a été efficace pour détecter la totalité des espèces présentes sur les sites prospectés (Fig. 5A), le nombre de sites échantillonnés a néanmoins été trop faible pour permettre une estimation robuste de la diversité régionale (Fig. 5B). Même s'il est à ce stade difficile d'estimer l'effort d'échantillonnage nécessaire, il est probable qu'un doublement du nombre de communautés échantillonnées pourrait être nécessaire pour produire une estimation plus fiable du nombre d'espèces présentes sur ce secteur.

L'analyse NMDS met en évidence une similitude marquée entre les communautés du cap Lardier et de Port-Cros, qui se différencient par ailleurs clairement de celles de Porquerolles (Fig. 6). Les assemblages d'espèces typiques des deux premiers secteurs sont caractérisés par l'occurrence élevée de *Aporrectodea nocturna* qui semble être en grande partie remplacée par *Aporrectodea trapezoides* à Porquerolles (voir également le tableau de données brutes en Annexe). À Porquerolles, sont également présentes trois espèces (un *Cataladrilus* sp. et deux espèces du genre *Scherotheca*) qui n'ont pas été trouvées sur les deux autres secteurs. Ce résultat est relativement inattendu puisque l'on aurait pu supposer que les communautés des milieux insulaires soient plus similaires entre elles qu'avec celles du continent. La spécificité des assemblages d'espèces présents à Porquerolles peut s'expliquer par la topographie particulière de l'île, caractérisée par la présence de larges plaines alluvionnaires, absentes des deux autres secteurs. Les sédiments qui s'y sont accumulés sont le support de sols sablo-limoneux profonds dans lesquels certaines espèces spécifiques ont été rencontrées (par exemple *Scherotheca* spp., *Cataladrilus* sp.).

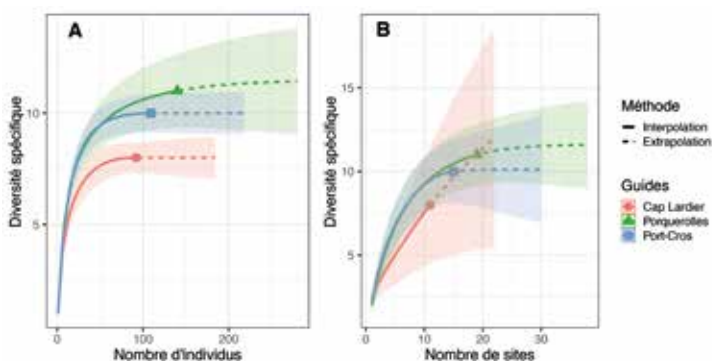


Figure 5. Courbes de raréfaction montrant le lien entre le nombre d'espèces observées dans les échantillons et l'effort d'échantillonnage (représenté par A) le nombre d'individus collectés, et B) le nombre de sites échantillonnés). La partie en trait pointillé montre la façon dont le nombre d'espèces évoluerait dans un cas de figure hypothétique où l'effort d'échantillonnage serait multiplié par deux.

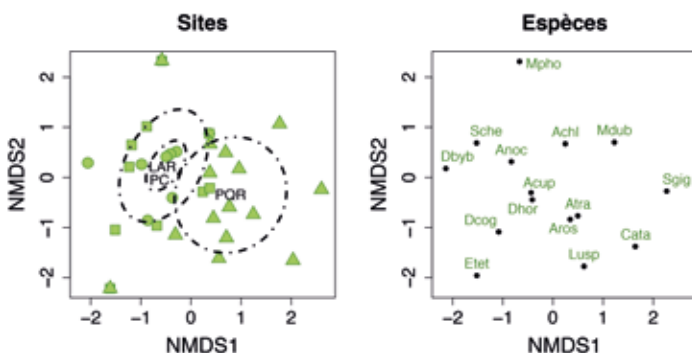


Figure 6. Ordination des sites échantillonnés (à gauche) et des espèces (à droite) sur le premier plan factoriel de la NMDS. CAP = cap Lardier, PCR = Port-Cros, PQR = Porquerolles ; triangles = communautés sur Porquerolles, carrés = communautés de Port-Cros, cercles = communautés du cap Lardier ; les codes des espèces sont expliqués dans le Tableau IV.

Effet du feu et de l'agriculture sur les communautés de vers de terre

La figure 7 présente les variations de l'abondance des vers de terre et de la richesse spécifique des communautés en fonction des différents habitats échantillonnés sur les trois secteurs étudiés.

Sur le cap Lardier, aucun effet significatif des incendies de forêt n'est mis en évidence, que ce soit du point de vue de l'abondance ou de la richesse spécifique des vers de terre. Ces résultats vont dans le sens d'autres études sur l'impact des feux de végétation sur les communautés d'invertébrés du sol. Il est généralement admis que les vers de terre endogés et anéciques, capables de creuser des galeries, peuvent

facilement échapper à l'augmentation superficielle des températures du sol occasionnée par le passage d'un feu de forêt (Decaëns *et al.*, 1994 ; Ikeda *et al.*, 2015). D'après Ikeda *et al.* (2015) cette augmentation de température n'affecte significativement que les 10 premiers centimètres du sol, et les espèces possédant des galeries plus profondes sont donc susceptibles d'échapper à ses effets. Il faut également préciser que l'incendie a eu lieu en période estivale pendant laquelle les espèces endogées et anéciques sont en général en estivation et donc à l'abri de l'influence du feu dans les horizons profonds du sol. Les incendies forestiers, s'ils peuvent affecter les espèces épigées vivant dans les microhabitats superficiels, sont donc peu susceptibles d'influencer significativement les communautés de vers dans les écosystèmes méditerranéens où prédominent les anéciques et les endogés. Cependant il faut préciser que le faible nombre de réplicats échantillonnés pour chaque situation (forêts brûlées versus non-brûlées) dans notre étude ne met en évidence que des tendances qui devraient être confirmées par une étude plus ciblée.

D'une façon générale, la culture de la vigne (cap Lardier et Porquerolles) semble avoir un effet négligeable sur l'abondance et la diversité spécifique des communautés de vers de terre. Tout au plus est-il possible de mesurer une tendance faiblement significative à une augmentation de la densité d'individus dans les parcelles cultivées. Il a pourtant été démontré que la culture de la vigne peut avoir un effet considérable sur les communautés de vers de terre avec des impacts très variables en fonction des pratiques utilisées notamment pour le désherbage (Schreck *et al.*, 2012). Dans notre étude, le maintien des populations de vers de terre pourrait s'expliquer par la gestion sans pesticides des vignobles, ainsi que par l'enherbement parfois important des inter-rangs, notamment dans le cas des parcelles de Porquerolles. La structure du paysage pourrait également être invoquée, puisque la présence de bandes enherbées, mais également de parcelles plus « favorables » (prairies, forêts) à l'échelle du parcellaire, sont susceptibles de favoriser la colonisation de parcelles cultivées par les espèces de vers de terre les plus mobiles. Notre étude est de ce point de vue très préliminaire et il serait intéressant à l'avenir de renforcer l'échantillonnage en distinguant par exemple les parcelles utilisant le désherbage mécanique de celles utilisant une couverture enherbée, et en tenant compte de la structure du paysage environnant.

À Port-Cros et Porquerolles, on note un effet significatif des prairies et des vergers, dans lesquels la densité de vers de terre est significativement supérieure à ce qui est observé dans les forêts. Aucun effet significatif n'est en revanche observé sur la richesse spécifique. La présence de populations importantes dans ces systèmes est probablement liée à la couverture de graminées qui permet de maintenir

une relative humidité du sol et fournit aux espèces endogées et anéciques une source de nourriture de bonne qualité (racines mortes et litières de feuilles) (Decaëns *et al.*, 2008). Par ailleurs certains des vergers échantillonnés correspondent à des systèmes irrigués, ce qui bien entendu crée des conditions favorables à la prolifération des vers de terre. Enfin, les vergers sont des systèmes stables peu perturbés par les pratiques agricoles, et généralement installés sur des sols profonds, ce qui favorise sur le long terme l'établissement de communautés diversifiées d'invertébrés du sol (Decaëns *et al.*, 2011).

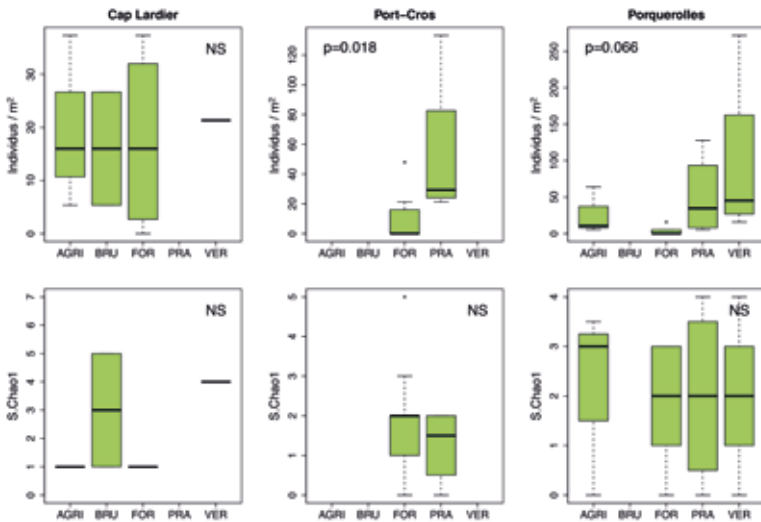


Figure 7. Densité (ligne du haut) et richesses spécifiques (ligne du bas) des communautés de vers de terre dans les différents types d'habitats échantillonnés sur les secteurs du cap Lardier (colonne de gauche), de Port-Cros (colonne centrale) et de Porquerolles (colonne de droite). AGRI= milieux agricoles (vigne), BRU= forêts brûlées, FOR= forêts non brûlées, PRA= prairies, VER= vergers (oliviers ou figuiers). Les résultats des tests de Kruskal - Wallis sont précisés (valeurs p lorsque le test est significatif, NS lorsqu'il est non significatif).

Liste illustrée et commentée des espèces

Famille des *Acanthodrilidae* Michaelsen, 1900

Microscolex dubius (Fletcher, 1887)

Distribution connue : *M. dubius* (Fig. 8) est une espèce cosmopolite dont l'aire d'origine est incertaine. Elle est présente de place en place sur le littoral méditerranéen français, et est notamment citée des environs de Toulon par Bouché (1972).



Figure 8. Individu de *Microscoclex dubius* observé dans une prairie sur le littoral de l'île de Port-Cros (site PCR8). ©Th. Decaëns.

Commentaires : comme *M. phosphoreus*, *M. dubius* est une espèce épi-endogée affectionnant les sols humides. Il s'agit d'une espèce non pigmentée de taille moyenne mesurant de 3,5 à 7 cm de long¹. Nous l'avons trouvée à Port-Cros dans une prairie de fond de vallon (PCR8), et dans une vigne (PQR2), une friche (PQR6) et une prairie (PQR15) à Porquerolles.

Les codes-barres ADN obtenus pour six spécimens forment un cluster homogène sur l'arbre de Neighbour Joining (Annexe 2). Ils sont par ailleurs les premiers de cette espèce à avoir été intégrés à la base de données BOLD.

Microscoclex phosphoreus (Dugès, 1837)

Distribution connue : *M. phosphoreus* (Fig. 9) est une espèce introduite en Europe, dont l'origine se situerait en Amérique du Sud, mais dont la distribution actuelle est devenue cosmopolite. D'après Bouché (1972), il est particulièrement bien établi sur le pourtour de la Méditerranée où il a été cité de plusieurs localités sur le littoral français.

Commentaires : Il s'agit d'une espèce épi-endogée (vivant dans les zones les plus superficielle du sol) de petite taille (< 2 cm de longueur), non pigmentée, à tendance ripicole, typique des sols humides. Nous l'avons trouvée à Port-Cros dans une prairie de fond de vallon (PCR8) et dans des vasques de résurgence (PCR9), dans une vigne (PQR11) et un verger de figuiers irrigué (PQR20) à Porquerolles.

Il est intéressant de noter la présence dans nos échantillons de deux lignées cryptiques fortement individualisées du point de vue de leurs codes-barres ADN, l'une trouvée sur les parcelles PCR8 et PQR20,

¹ Dans les descriptions, les dimensions sont données pour les spécimens adultes.

l'autre sur la parcelle PQR11 (Annexe 2). La présence de telles lignées cryptiques est un fait courant chez les espèces invasives dont l'origine reste encore mal comprise.



Figure 9. Individus de *Microscolex phosphoreus* observés dans une prairie sur le littoral de l'île de Port-Cros (site PCR8). ©Th. Decaëns.

Famille des *Megascolecidae* Michaelsen, 1900

Pontodrilus littoralis (Grube, 1855)

Distribution connue : *P. littoralis* est une espèce devenue cosmopolite dont l'origine se situe probablement dans la région méditerranéenne. En France, elle est citée de Villefranche, Nice et Marseille, où elle a été observée sous les banquettes de posidonies (Bouché, 1972).

Remarques : nous n'avons pas retrouvé cette espèce à l'occasion de la campagne d'échantillonnage de 2018, mais elle a été observée par Emmanuel Lapied il y a quelques années dans les banquettes de feuilles mortes de *Posidonia oceanica* de l'île de Port-Cros. Ce type de milieu semble être typique de l'espèce qui est l'un des rares vers de terre à se développer dans des substrats salés. Il serait intéressant de rechercher cette espèce à l'avenir.

Famille des *Lumbricidae*, Claus 1880

Allolobophora chlorotica (Savigny, 1826)

Distribution connue : *A. chlorotica* (Fig. 10) possède une vaste aire de distribution couvrant l'ensemble de l'Europe et de l'Asie Mineure. Cette espèce est par ailleurs introduite en Amérique et en Australie où elle est devenue invasive dans de nombreuses régions (Porco *et al.*, 2013, <http://taxo.drilobase.org>). En France, Bouché (1972) la cite de plus de 550 localités réparties sur l'ensemble du territoire.



Figure 10. Individu d'*Aporrectodea chlorotica* observé dans un verger de figuiers de l'île de Porquerolles (site PQR20). ©Th. Decaëns.

Remarques : *A. chlorotica* est une espèce endogée faiblement pigmentée, de taille moyenne (5 à 8 cm de long) et présentant une forte plasticité écologique. Il est important de préciser que le statut taxonomique de cette « espèce » a fait l'objet de plusieurs études récentes, qui ont conclu qu'il s'agit en fait d'un complexe d'espèces cryptiques difficilement différenciables à partir de leur morphologie (King *et al.*, 2008 ; Dupont *et al.*, 2011, 2016 ; Porco *et al.*, 2018). Les codes-barres ADN obtenus à partir de spécimens collectés sur les trois secteurs indiquent une appartenance à la lignée 5 telle que définie par les auteurs de ces trois publications. Par ailleurs, aucune différenciation génétique n'est observée entre les populations insulaires et continentales, ce qui constitue un résultat attendu étant donnée la forte capacité de dispersion passive de cette espèce (Porco *et al.*, 2013).

Aporrectodea cupulifera Tétray, 1937

Distribution connue : *A. cupulifera* (Fig. 11) est une espèce présente en Europe de l'Ouest et du Nord (Bouché, 1972, <http://taxo.drilobase.org>). En France, elle est citée de place en place sur l'ensemble du territoire, à l'exception de la Bretagne et de la Corse.

Remarques : il s'agit d'une espèce endogée de taille moyenne (3,5 à 5 cm de longueur), non pigmentée et typique des sols humides. Nous l'avons trouvée sur deux localités, l'une correspondant à une zone de résurgence d'eau sur le cap Lardier (LAR5), l'autre à une zone de friche humide sur l'île de Porquerolles (PQR13).

L'examen des codes-barres ADN a confirmé l'identification obtenue par l'examen de la morphologie externe des spécimens. Même si les spécimens collectés au cap Lardier semblent former un cluster homogène dans l'arbre de codes-barres ADN, le fait que les individus de

Porquerolles ne constituent pas un groupe monophylétique ne permet pas de conclure à une véritable différenciation génétique des populations insulaires (Annexe 2).



Figure 11. Individu d'*Aporrectodea cupulifera* collecté dans les sédiments humides des résurgences d'eau du cap Lardier (site LAR5). ©Th. Decaëns.

Aporrectodea trapezoides (Dugès, 1828)

Distribution connue : *A. trapezoides* (Fig. 12) est une espèce méditerranéenne largement représentée en France méridionale (Fernandez Garcia, 2011, <http://taxo.drilobase.org>).



Figure 12. Individu d'*Aporrectodea trapezoides* observé dans une prairie de fond de vallon de l'île de Port-Cros (site PCR4). ©Th. Decaëns.

Remarques : il s'agit d'une espèce anécique pigmentée de brun, d'une taille comprise entre 8,5 et 11 cm, très fréquente dans les milieux naturels et agricoles du Sud de la France (Bouché, 1972). Nous avons observé cette espèce dans les trois secteurs échantillonnés, avec une occurrence sensiblement plus élevée sur l'île de Porquerolles. Les

codes-barres ADN confirment l'identification obtenue suite à la diagnose morphologique.

Aporrectodea nocturna (Evans, 1946)

Distribution connue : *A. nocturna* (Fig. 13) est une espèce largement distribuée en Europe de l'Ouest. En France, elle est présente sur l'ensemble du territoire à l'exception de la Bretagne et de la Corse (Bouché, 1972 ; Fernandez Garcia, 2011).



Figure 13. Individu d'*Aporrectodea nocturna* observé dans une euzière de l'île de Port-Cros (site PCR2). ©Th. Decaëns.

Remarques : il s'agit d'une espèce anécique pigmentée de brun, d'une taille comprise entre 9 et 18 cm, très fréquente dans les milieux naturels et agricoles sur l'ensemble de son aire de distribution (Bouché, 1972). Nous avons observé cette espèce dans les trois secteurs échantillonnés, avec une occurrence sensiblement plus élevée sur le cap Lardier et sur l'île de Port-Cros. Les codes-barres ADN confirment l'identification obtenue suite à la diagnose morphologique.

Aporrectodea rosea (Savigny, 1826)

Distribution connue : *A. rosea* (Fig. 14) est une espèce largement distribuée en Eurasie et en Afrique du Nord, maintenant introduite dans la plupart des régions tempérées du Monde où elle est devenue invasive. En France, elle est présente sur l'ensemble du territoire où Bouché (1972) cite de plus de 500 localités.



Figure 14. Individu d'*Aporrectodea rosea* observé dans un verger de figuiers de l'île de Porquerolles (site PQR20). ©Th. Decaëns.

Remarques : il s'agit d'une espèce endogée de taille moyenne (4 à 7 cm de longueur) à très grande tolérance écologique. Comme pour *A. chlorotica*, il est maintenant établi que *A. rosea* est un ensemble d'espèces cryptiques indissociables sur la base de leur morphologie mais pourtant bien individualisées d'un point de vue génétique (King *et al.*, 2008 ; Porco *et al.*, 2018). L'obtention des codes-barres ADN montre que les spécimens collectés sur le cap Lardier appartiennent à la lignée L4 telle que définie par les auteurs de ces deux publications. Cette lignée présente une très large aire de distribution, puisqu'elle est présente sur l'ensemble du territoire français, et qu'elle a été dispersée par les activités humaines à une échelle mondiale (Porco *et al.*, 2013). Les spécimens collectés sur les îles de Port-Cros et de Porquerolles appartiennent à une autre lignée génétique, pour l'instant non décrite dans la littérature scientifique, mais qui semblerait avoir une distribution plus méditerranéenne si l'on en croit les données présentes dans la base de données BOLD (spécimens présentant des codes-barres très semblables collectés dans le Sud du Massif Central, dans la région de Montpellier et en Italie).

Cataladrilus sp.



Figure 15. Individu de *Cataladrilus* sp. collecté dans une euzière sur sol sableux sur l'île de Porquerolles (site PQR16). ©Th. Decaëns.

Remarques : sur l'île de Porquerolles (sites PQR1, PQR2 et PQR3), nous avons trouvé une autre espèce que nous avons attribuée, après examen morphologique, au genre *Cataladrilus* (Fig. 15), mais dont les caractéristiques du clitellum ne correspondaient à aucune espèce connue à ce jour (position du clitellum sur les segments 19 à 32, avec des marques génitales linéaires en 26 à 32). La comparaison des codes-barres ADN avec les séquences disponibles dans BOLD a confirmé cette assignation taxonomique. Une étude plus approfondie de ces échantillons sera menée dans les mois prochains pour affiner la diagnose de ce taxon.

Dendrobaena byblica (Rosa, 1893)

Distribution connue : *D. byblica* (Fig. 16) occupe une vaste aire de répartition couvrant une partie de l'Europe de l'Est et de la région méditerranéenne (Bouché, 1972 ; www.taxo.drilobase.org). Bouché (1972) ne la cite que de cinq localités en France, dans les Pyrénées et sur le pourtour méditerranéen.

Remarques : il s'agit d'une espèce ripicole de petite taille (2 à 5 cm de longueur) affectionnant les sols humides à hydromorphes. Nous l'avons trouvée en abondance à Port-Cros dans les sédiments des berges de la retenue d'eau (PCR1) et sur un autre site plus en aval dans le même talweg (PCR14), ainsi que dans les sédiments humides des résurgences d'eau présentes sur le site LAR5 du cap Lardier. Seules trois séquences d'ADN ont pour le moment été obtenues à partir des huit spécimens adultes collectés sur ces sites. Les séquences obtenues à partir des spécimens du cap Lardier sont sensiblement différentes de celle obtenue à partir d'un individu de Port-Cros. Cette dernière s'est par ailleurs révélée en tout point comparable à deux séquences disponibles dans BOLD et provenant de spécimens de *D. byblica* collectés à Chypre.



Figure 16. Individu de *Dendrobaena byblica* observé dans les sédiments des berges de la retenue d'eau de l'île de Port-Cros (site PCR1). ©Th. Decaëns.

Dendrobaena cognettii Michaelsen, 1903

Distribution connue : *D. cognettii* (Fig. 17) est présente dans le Sud de l'Europe (Bouché 1972 ; www.taxo.drilobase.org). En France, Bouché (1972) la cite de quelques localités dans la région méditerranéenne, en Bretagne et dans le Nord.



Figure 17. Individu de *Dendrobaena cognettii* collecté sur les berges d'un cours d'eau de l'île de Port-Cros (site PCR10). ©Th. Decaëns.

Remarques : il s'agit d'une espèce épigée de petite taille (2 à 3,5 cm de longueur, pigmentation cutanée rouge). Nous l'avons trouvée sur l'île de Port-Cros le long du cours d'eau en amont du barrage (PCR2) et dans une autre euzière parcourue par un cours d'eau dans la zone de Port-Man (PCR10). Les codes-barres ADN forment un cluster très homogène sur l'arbre de Neighbour Joining (Annexe 2), et représentent les premières séquences de cette espèce intégrées à la base de données BOLD.

Dendrobaena hortensis (Michaelsen, 1890)

Distribution connue : *D. hortensis* (Fig. 18) possède une très large distribution mondiale (www.taxo.drilobase.org). Cette répartition géographique est probablement le résultat d'une dispersion anthropique à large échelle puisque cette espèce est étroitement associée aux composts organiques avec lesquels elle est fréquemment transportée et introduite dans de nouvelles régions. Paradoxalement, Bouché (1972) ne la cite pas de France où il considère qu'elle ne fait pas partie de la faune autochtone.

Remarques : il s'agit d'une espèce épigée de petite taille (2 à 5,5 cm de longueur, pigmentation cutanée rouge). Sur le cap Lardier, nous l'avons trouvée en abondance dans un tas de broyat d'*Eucalyptus* (LAR3). L'identification morphologique a été confirmée par les codes-barres ADN, qui forment un cluster homogène (Annexe 2). Même si *D. hortensis* n'était jusqu'à présent pas représentée dans la base de données BOLD, les codes-barres ADN de nos spécimens présentent

une affinité avec ceux de *D. veneta*, espèce au sein de laquelle *D. hortensis* était considérée comme une sous-espèce avant d'être érigée au rang spécifique.



Figure 18. Individu de *Dendrobaena hortensis* collecté sous un amas de broyats d'eucalyptus sur le cap Lardier (site LAR3). ©Th. Decaëns.

Eiseniella tetraedra (Savigny, 1826)

Distribution connue : *E. tetraedra* (Fig. 19) est une espèce cosmopolite connue de toute l'Europe et de la région méditerranéenne et maintenant largement introduite dans les sols tempérés du Monde (Bouché, 1972, www.taxo.drilobase.org). En France, Bouché (1972) la cite de près d'une centaine de localités réparties sur l'ensemble du territoire.



Figure 19. Individu de *Eiseniella tetraedra* collecté dans les sédiments humides des résurgences d'eau du cap Lardier (site LAR5). ©Th. Decaëns.

Remarques : il s'agit d'une espèce épigée de petite taille (3 à 6 cm de longueur, pigmentation cutanée brun-vert), typiquement ripicole. Nous l'avons trouvée sur les trois secteurs, dans des stations humides : dans les résurgences d'eau du cap Lardier (LAR5), le long d'un cours d'eau (PCR10) et dans une prairie humide (PCR14) sur l'île de Port-Cros, ou encore au bord d'une petite mare temporaire (PQR8) et de la zone de lagunage (PQR12) sur l'île de Porquerolles. Les codes-barres ADN

confirment cette identification, et aucune différenciation génétique n'a été observée entre les populations insulaires et continentales (Annexe 2).

Scherotheca sp.

Remarques : nous avons initialement attribué les spécimens de cette espèce (Fig. 20) à *Gatesona chaetophora* du fait d'une ressemblance morphologique frappante. Cependant, l'analyse des codes-barres ADN sépare très nettement cette dernière du taxon présent à Port-Cros. Un examen plus poussé de l'anatomie interne a par ailleurs démontré l'appartenance de ce taxon au genre *Scherotheca*, confirmant de ce fait sa séparation avec *G. chaetophora*, et le fait qu'il s'agit très probablement d'une espèce nouvelle pour la science.

Il s'agit d'une espèce endogée de relativement grande taille (17 à 19 cm de longueur) que nous n'avons trouvée que sur l'île de Port-Cros (sites PCR1, PCR3, PCR8).



Figure 20. Individu correspondant à *Scherotheca* sp., observé dans une prairie sur le littoral de l'île de Port-Cros (site PCR8). ©Th. Decaëns.

Scherotheca gigas (Dugès, 1828) et *Scherotheca dugesi* (Rosa, 1895) ssp.

Distribution connue : *S. gigas* (Fig. 20) et *S. dugesi* sont deux espèces endémiques du sud de la France. *S. gigas* est connue du Sud du Massif Central, du couloir Rhodanien aux Pyrénées Orientales. *S. dugesi* est quant à lui présent en Corse et en Provence (Bouché, 1972).

Remarques : nous avons trouvé sur l'île de Porquerolles, dans des forêts ou prairies sur sols profonds et sableux (sites PQR3, 4, 16, 18, 21), des spécimens de très grande taille que nous avons dans un premier temps considérés comme conspécifiques et attribués à l'une ou l'autre de ces espèces. *S. gigas* et *S. dugesi* ont été subdivisées en de nombreuses sous-espèces, chacune d'entre elles connue d'une petite

zone géographique (6 ssp. pour *S. gigas* et 5 pour *S. dugesi*). Elles sont par ailleurs très proches l'une de l'autre, ce qui explique pourquoi nous avons été incapables dans un premier temps de distinguer les spécimens collectés uniquement sur la base de leur morphologie externe. L'examen des codes-barres ADN a par la suite révélé la présence de deux taxons génétiquement bien différenciés, et d'assigner l'une d'entre elles à *S. gigas*, sans pour autant pouvoir préciser la sous-espèce. D'après la distribution connue des différentes sous-espèces, nous pourrions ici être en présence de *S. gigas rhodana* Bouché, 1972, connue du couloir Rhodanien. L'autre taxon pourrait correspondre à *S. dugesi sanaryensis* (Tétry, 1942), connue uniquement de la région de Carqueiranne. Etant donné l'isolement des populations présentes sur l'île, il est également tout à fait envisageable que nous soyons en présence d'un ou deux taxons nouveaux de niveau infra-spécifique.



Figure 21. Individu attribué à *Scherotheca gigas* collecté dans une euzière sur sol sableux acide l'île de Porquerolles (site PQR16). ©Th. Decaëns.

Ces deux espèces sont des anéciques de très grande taille (25 à 80 cm de longueur), dont l'écologie et la taxonomie restent encore mal connues. La découverte de deux espèces appartenant à ce genre sur l'île de Porquerolles est remarquable.

Conclusions

Cette première étude des oligochètes terrestres a permis de dénombrer 15 espèces sur les trois secteurs du Parc national étudiés, ce qui représente une richesse régionale tout à fait remarquable. Notre étude, même si elle ne peut être considérée que comme une approche préliminaire, ne permet pas de conclure sur un impact des incendies de forêt sur les communautés de vers de terre des écosystèmes forestiers du cap Lardier. L'agriculture semble avoir un impact négligeable (vignes) ou positif (prairies et vergers) sur l'abondance des vers de terre. Une

étude plus spécifique de l'impact des pratiques de gestion serait nécessaire pour affiner ce diagnostic. La mise en place d'un partenariat avec le Parc national, et le développement de protocoles participatifs d'échantillonnage des vers de terre, permettront également à l'avenir d'accumuler davantage de données pour répondre à ces questions.

Parmi les espèces recensées, deux sont des taxons introduits en France et 9 sont des taxons à large aire de distribution. Les quatre autres espèces sont probablement des taxons de niveau spécifique ou sub-spécifique nouveaux pour la science, ou des taxons récemment décrits à distribution restreinte et mal connue. Même si notre étude a probablement été efficace pour détecter au minimum les espèces les plus abondantes sur les différents secteurs, un complément d'étude sera utile pour affiner l'inventaire d'espèces, notamment sur l'île de Porquerolles où nous n'avons pas pu couvrir la diversité des habitats présents dans le temps imparti pour notre étude. Un échantillonnage complémentaire permettra également de rechercher plus spécifiquement *Pontodrilus litoralis*, une espèce énigmatique spécialiste des banquettes de posidonie et qui fait actuellement l'objet d'un travail de taxonomie de la part d'un collègue américain. Enfin il sera intéressant d'étendre notre étude au secteur de Hyères, à la zone humide de la Garde et à l'île du Levant pour compléter l'inventaire d'espèces à l'échelle du Parc national de Port-Cros dans son ensemble.

Remerciements. Nous tenons à remercier :

- le Parc national de Port-Cros pour avoir financé cette étude (Contrat n° 17-032 – 83400 PC) ;
- David Geoffroy (Parc national de Port-Cros) pour l'aide qu'il a apportée à l'organisation de ce travail et le soutien sur le terrain, à l'occasion de la campagne d'échantillonnage ;
- Marine Zwicke pour son aide apportée lors de l'échantillonnage sur le terrain ;
- Samuel W. James pour la relecture du résumé en anglais ;
- les agents du Parc national de Port-Cros (plus particulièrement Pierre Lacosse au cap Lardier, Martine Couturier à Porquerolles, Johann Cerisier à Port-Cros) ainsi que les responsables de secteur et des hébergements pour les renseignements apportés, les accès aux sites, les moyens mis à disposition et pour nous avoir accompagnés sur le terrain à l'occasion de la mission ;
- Éric Gabiot, Rodolphe Rougerie et Charles-François Boudouresque pour leurs suggestions et corrections.

Références

- BOUCHÉ M.B., 1972. - *Lombriciens de France*. INRA Publications 72.2. 671p.
- DECAËNS T., 2010. - Macroecological patterns in soil communities. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 19 287–302.
- DECAËNS T., LAVELLE P., JIMÉNEZ J.J., ESCOBAR G., RIPPSTEIN G., 1994. - Impact of land management on soil macrofauna in the oriental Llanos of Colombia. *Eur. J. Soil Biol.*, 30(4) 157–168.

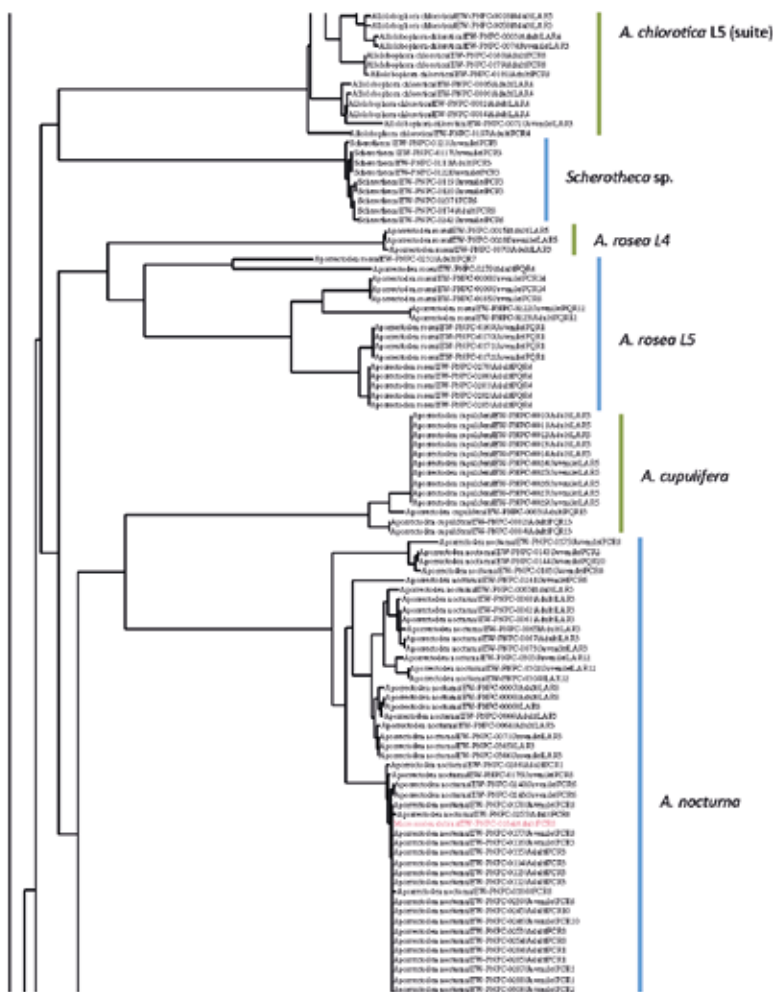
- DECAËNS T., MARGERIE P., AUBERT M., HEDDE M., BUREAU F., 2008. - Assembly rules within earthworm communities in North-Western France - A regional analysis. *Appl. Soil Ecol.*, 39: 321–335.
- DECAËNS T., MARGERIE P., RENAULT J., BUREAU F., AUBERT M., HEDDE M., 2011. - Niche overlap and species assemblage dynamics in an ageing pasture gradient in north-western France. *Acta Oecologica*, 37: 212-219.
- DECAËNS T., PORCO P., ROUGERIE R., BROWN G.G., JAMES S.W., 2013. - Potential of DNA barcoding for earthworm research in taxonomy and ecology. *Appl. Soil Ecol.*, 65: 35–42.
- DECAËNS T., PORCO D., JAMES S.W., BROWN G.G., CHASSANY V., DUBS F., DUPONT L., LAPIED E., ROUGERIE R., ROSSI J.-P., ROY V., 2016. - DNA barcoding reveals diversity patterns of earthworm communities in remote tropical forests of French Guiana. *Soil Biol. Biochem.*, 92 : 171–183.
- DUPONT L., LAZREK F., PORCO D., KING R.A., ROUGERIE R., SYMONDSON W.O.C., LIVET A., RICHARD B., DECAËNS T., BUTT K.R., MATHIEU J., 2011. - New insight into the genetic structure of the *Allolobophora chlorotica* aggregate in Europe using microsatellite and mitochondrial data. *Pedobiologia*, 54: 217–224.
- DUPONT L., PORCO D., SYMONDSON W.O.C., ROY V., 2016. - Hybridization relics complicate barcode-based identification of species in earthworms. *Mol. Ecol. Res.*, 16: 883-894
- DRILDBASE – World earthworm database - <http://taxo.drilobase.org>
- FERNANDEZ GARCIA R.M., 2011. - *Aporrectodea trapezoides* (Dugès, 1828) (Oligochaeta, Lumbricidae): filogeografía, filogenia y biología reproductiva. Doctoral dissertation, Universidad Complutense de Madrid.
- HEBERT P.D.N., CYWINSKA A., BALL S.L., DEWAARD J.R., 2003. - Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. Roy. Soc. London B*, 270: 313–321.
- HSIEH T.C., MA K.H., CHAO A., 2014. - iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation in measuring species diversity. Unpublished manuscript. <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download>
- IKEDA H., CALLAHAM Jr M.A., O'BRIEN J.J., HORNSBY B.S., WENK E.S., 2015. - Can the invasive earthworm, *Amyntas agrestis*, be controlled with prescribed fire? *Soil Biol. Biochem.*, 82: 21–27.
- KING R.A., TIBBLE A.L., SYMONDSON W.O.C., 2008. - Opening a can of worms: un-precedented sympatric cryptic diversity within British lumbricid earthworms. *Molecular Ecology*, 17: 4684–4698.
- NOËL P.Y., 2003. - Les Crustacés du Parc national de Port-Cros et de la région des îles d'Hyères (Méditerranée), France. État actuel des connaissances. *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, 19 : 135–306.
- NOËL P.Y., 2004. - *Les isopodes terrestres (cloportes) des îles d'Hyères*. Rapport final, contrat d'études n° 02.028.83400. MNHN, Parc national de Port-Cros, Hyères : 45 p.
- NOËL F., SÉCHET E., 2016. - Inventaires complémentaires des crustacés isopodes terrestres de la presqu'île de Giens, des îles d'Hyères et des communes adjacentes du Parc national de Port-Cros. Rapport final, contrat d'étude n° 15-017 – 83400. Coodémarrage.53, Parc National de Port-Cros, Hyères : 33p.
- OKSANEN J., BLANCHET F.G., KINDT R., OKSANEN M.J., SUGGESTS M., 2013. - Package “vegan.” Community ecology package. R package version 2.0-10.

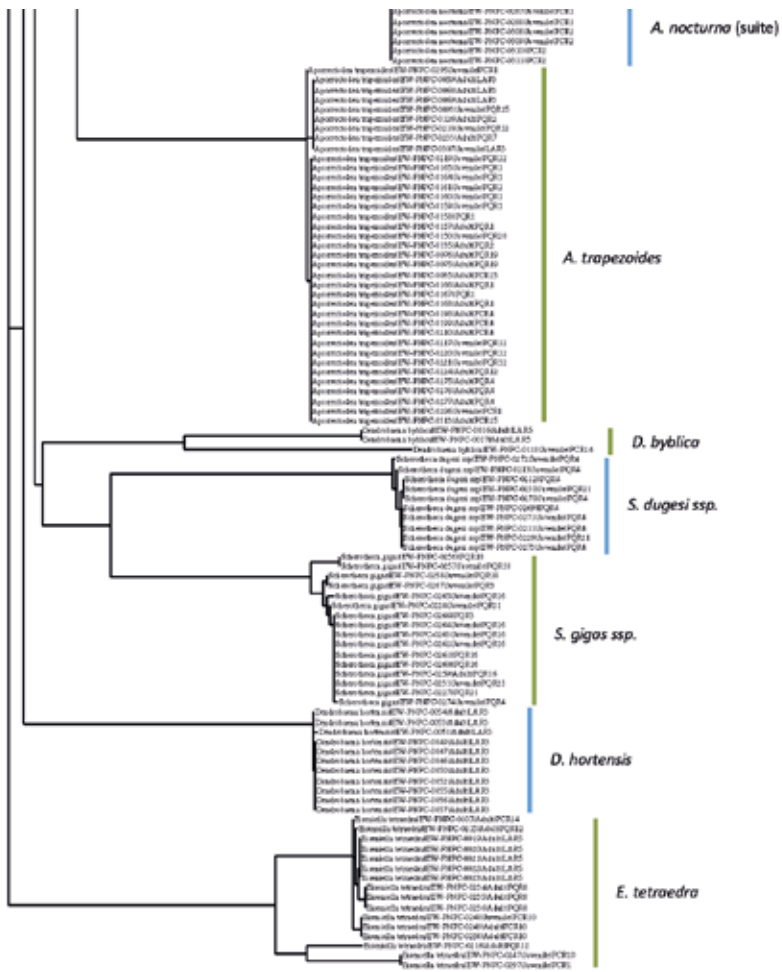
- PORCO D., DECAËNS T., DEHARVENG L., JAMES S.W., SKARZYNSKI D., ERSÉUS C., BUTT K., RICHARD B., HEBERT P.D.N., 2013. - Biological invasions in soil: DNA barcoding as a monitoring tool in a multiple taxa survey targeting European earthworms and springtails in North America. *Biological Invasions*, 15: 899–910.
- PORCO D., CHANG C.-H., DUPONT L., JAMES S., RICHARD B., DECAËNS T., 2018. - A reference library of DNA barcodes for the earthworms from Upper Normandy: Biodiversity assessment, new records, potential cases of cryptic diversity and ongoing speciation. *Appl. Soil Ecol.*, 124: 362–371.
- R CORE Team, 2017. - R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- RATNASINGHAM S., HEBERT P.D.N., 2007. - BOLD: The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). *Mol. Ecol. Notes*, 7: 355–364.
- ROUGERIE R., DECAËNS T., DEHARVENG L., PORCO D., JAMES S.W., CHANG C.H., RICHARD B., POTAPOV M., SUHARDJONO Y., HEBERT P.D., 2009. - DNA barcodes for soil animal taxonomy. *Pesq. Agropec. Bras.*, 44: 789–801.
- SCHRECK E., GONTIER L., DUMAT C., GERET F., 2012. - Ecological and physiological effects of soil management practices on earthworm communities in French vineyards. *Eur. J. Soil Biol.*, 52: 8–15.

Annexe 1. Tableau de données brutes.

Espèces	Cap Lardier										Port-Cros																
	LAR2	LAR3	LAR4	LAR5	LAR6	LAR7	LAR8	LAR9	LAR10	LAR11	LAR12	PCR1	PCR2	PCR3	PCR4	PCR5	PCR6	PCR7	PCR8	PCR9	PCR10	PCR11	PCR12	PCR13	PCR14	PCR15	
<i>Alliobophora chlorotica</i>	1	3	5	1	7	2	1	2	1	1	0	0	2	2	10	1	1	1	3	0	0	1	0	0	0	0	6
<i>Aporrectodea cupulifera</i>	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Aporrectodea nocturna</i>	4	12	0	0	3	2	3	1	3	1	3	5	5	5	0	0	4	0	9	0	2	0	1	0	0	0	0
<i>Aporrectodea rosea</i>	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Catalafrilius sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendrobaena byblica</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Dendrobaena cognettii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Dendrobaena hortensis</i>	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eiseniella tetraedra</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Microcolex dubius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Microcolex phosphoreus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scherotheca sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scherotheca dugesi ssp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scherotheca gigas ssp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Espèces	Porquerolles																											
	PQR1	PQR2	PQR3	PQR4	PQR6	PQR7	PQR8	PQR9	PQR11	PQR12	PQR13	PQR14	PQR15	PQR16	PQR17	PQR18	PQR19	PQR20	PQR21									
<i>Alliobophora chlorotica</i>	3	3	1	0	0	0	0	0	0	0	10	0	4	0	0	0	0	8	0									
<i>Aporrectodea cupulifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0									
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	10	2	0	3	0	1	0	0	0	6	0	0	1	0	0	0	2	1	0									
<i>Aporrectodea nocturna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0									
<i>Aporrectodea rosea</i>	4	0	0	6	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
<i>Catalafrilius sp.</i>	1	8	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
<i>Dendrobaena byblica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
<i>Dendrobaena cognettii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
<i>Dendrobaena hortensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
<i>Eiseniella tetraedra</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
<i>Microcolex dubius</i>	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0									
<i>Microcolex phosphoreus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0									
<i>Scherotheca sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
<i>Scherotheca dugesi ssp.</i>	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0									
<i>Scherotheca gigas ssp.</i>	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	3	0	0	0									





Arbre de Neighbour Joining représentant les liens de similitude entre les 292 séquences de vers de terre obtenues à partir des échantillons collectés dans le Parc national de Port-Cros. Les labels terminaux indiquent le code (sample ID) identifiant le spécimen correspondant à la séquence dans la base de données BOLD, son stade de développement (cocon, juvénile, sub-adulte ou adulte), ainsi que le code du site où il a été échantillonné. Les barres de couleur indiquent les délimitations d'espèces obtenues à partir des séquences (Operational Taxonomic Units – OTU – ou clusters de codes-barres), et les noms d'espèces figurant à la droite de chacune d'entre elles correspondent aux identifications vérifiées après croisement des données morphologiques et moléculaires. À noter la présence d'une identification contradictoire dans le cluster de *Aporrectodea nocturna*, correspondant vraisemblablement à un cas de contamination.

