

On ne peut donc pas attribuer à un « phénomène de fatigue » le grand écart observé entre les besoins en oxygène à 15° et ceux à 5 et 0°.

2. Un autre facteur qui aurait pu systématiquement fausser nos mesures et biaiser l'estimation du  $Q_{10}$  est la variation de pression à laquelle les animaux ont été soumis. En effet, lorsqu'on est désireux d'effectuer des mesures à différentes températures, sans modifier la charge du ludion, il faut que, à 15°, le ludion chargé ait une densité sensiblement plus faible que celle du milieu de flottation : pour amener le ludion en son point d'équilibre, il faut idéalement exercer sur lui une pression de 30 à 40 cm de Brodie. Lors de l'abaissement de température, la densité du liquide de flottation diminue moins que celle du ludion, puisque celui-ci contient une bulle d'air dont le coefficient de dilatation est considérable. De ce fait, à 10°, la pression d'équilibre du ludion est de l'ordre de 10 à 20 cm de Brodie. A 5°, la pression à exercer sera légèrement négative et égale à environ -5, -10 cm et à 0°, égale environ à -30, -40 cm.

Afin de vérifier si ce facteur a pu influencer nos mesures, nous avons calculé sur les données de *Platynothrus peltifer*, à 15° (température pour laquelle nous disposons de 20 mesures), la corrélation entre consommation d'oxygène constatée et pression en centimètres de Brodie qu'il a fallu exercer sur le ludion pour effectuer la première lecture. Celle-ci a varié entre +40,4 et -32,55 cm. Le coefficient de corrélation calculé est égal à 0,21, valeur qui n'est absolument pas significative avec 19 degrés de liberté. Nous constatons donc que, si le facteur « pression d'équilibre » a pu affecter nos mesures, ce ne peut être que dans une proportion dérisoire. Nous rejoignons ici ce qui a été affirmé précédemment concernant l'absence d'influence sur le métabolisme des Oribatides, des variations limitées de tension d'oxygène.

3. Plusieurs auteurs (BERG, 1951; VERNBERG, 1952; ELIASSEN, 1953; KROG, 1954, par exemple) ont montré que le métabolisme des poïkilothermes fluctue assez considérablement avec la période de l'année considérée : la consommation d'oxygène à une même température est généralement plus élevée en hiver qu'en été. Dans une large revue des travaux antérieurs, RAO et BULLOCK (1954) montrent que la valeur du  $Q_{10}$  est soumise elle aussi, à des variations saisonnières. Enfin, FLORKIN (1960) met en évidence l'action de ce facteur sur le métabolisme des Crustacés.

Dans notre cas, où les mesures se sont étalées depuis février 1960 jusqu'en avril 1961, nous n'avons pas pu déceler un effet saisonnier sur la valeur du  $Q_{10}$  des Oribatides. Remarquons cependant que la chronologie de nos expériences n'a pas été établie pour dégager l'action éventuelle d'un tel facteur.

4. En plus d'une adaptation saisonnière, les animaux peuvent manifester une « adaptation expérimentale ». Ainsi, AGRELL (1947) a mis en expérience des insectes maintenus à 5, 18 et 30° et mesuré leurs besoins en oxygène à 18°. Il constate que, pour un Orthoptère (*Seroderus*), la consommation d'oxygène à 18° est d'autant plus faible que les animaux ont été maintenus à une température plus élevée. Par contre, un Dermaptère (*Forficula*) et un Lépidoptère (*Ephestia*) présentent lorsqu'ils sont élevés à 18°, un métabolisme plus bas que lorsqu'ils sont élevés à 5 et 30°. Enfin, l'inverse se produit chez un Coléoptère (*Burrrhus*), un Diptère (*Stomoxys*) et un Hyménoptère (*Formica*). D'autres travaux du même genre ont montré qu'on est ici en présence d'un phénomène extrêmement complexe impliquant la mise en jeu de nombreux processus (BULLOCK, 1955; FLORKIN, 1960).

Dans notre cas, les Oribatides, ayant toujours été extraits de la litière à l'appareil de Tullgren, y ont subi pendant quelques heures, une température de 25 à 30°. Puis, ils ont séjourné à la température du laboratoire au maximum durant 48 heures. Afin de leur éviter un choc thermique trop violent, nous avons toujours commencé les mesures à 15°. Celles-ci prises, il faut une heure pour abaisser de 5° la température du bain (22 l) puis 30 à 60 minutes pour faire des mesures reproductibles. Ce délai écoulé, nous observons toujours un taux de consommation constant en fonction du temps. Il semble donc que les Oribatides adaptent rapidement leur métabolisme aux petites variations de température que nous leur avons imposées. Cette « adaptation expérimentale » ne semble donc pas avoir pu fausser nos estimations de  $Q_{10}$ .

Remarquons que NIELSEN (1949) observe également chez un Nématode (*Monochus papillatus*) une adaptation extrêmement rapide à la température. Même lorsque des animaux sont maintenus pendant quatre mois à 2, 9, 16 et 21°, ils présentent tous, mesuré à 16°, un même besoin métabolique.

5. Nos mesures s'étant toujours déroulées dans le même ordre, les observations à 15° furent généralement effectuées dans la matinée, alors que celles à 5° furent faites après 17 h et celles à 0° après 21 h. Au cas où les Oribatides présenteraient en laboratoire des variations cycliques journalières d'activité, ce facteur pourrait systématiquement fausser l'estimation du  $Q_{10}$ . Les quelques expériences de longue durée que nous avons faites, ne confirment pas cette hypothèse.

6. En faisant des comparaisons intraspécifiques d'animaux de différentes tailles, RAO et BULLOCK (1954) ont pu montrer que, généralement, la valeur du  $Q_{10}$  augmente avec les dimensions de l'animal considéré. Dans notre cas, par une comparaison interspécifique des Oribatides, nous n'avons pu mettre en évidence aucune corrélation entre les poids moyens des individus et les valeurs de  $Q_{10}$  calculées sur chacune des espèces.

7. Notons enfin que la plupart des valeurs de  $Q_{10}$  trouvées dans la littérature ont été mesurées dans la zone de température située entre 15 et 25°. Or, comme l'ont montré RAO et BULLOCK (1954), il est certain que la valeur du  $Q_{10}$  augmente lorsque la température s'abaisse. Ainsi, OBRESHKOVA et ABRAMOWITZ (1933) ont montré que, pour la Daphnie, la valeur de  $Q_{10}$  mesurée entre 8 et 18° est égale à 3,19, alors qu'elle n'est que 1,73 entre 18 et 31°. De même, EDWARDS et NITTING (1950) ont montré que pour *Thermobia*, l'énergie d'activation calculée suivant la loi d'Arrhénius est 23.300 cal dans la zone de température comprise entre 1 et 12° et tombe à 15.100 cal dans la zone comprise entre 12 et 50°.

Pour les quelques espèces d'Oribatides dont nous avons effectué les mesures de consommation d'oxygène de 0 à 25°, l'allure généralement sigmoïde de la courbe  $O_2$  consommé température montre nettement que la valeur du  $Q_{10}$  calculée entre 15 et 25° est nettement plus basse que celle considérée ici et mesurée entre 5 et 15°. Or, en nature, la température régnant dans la litière au cours de l'année, reste comprise entre 0 et 16°, comme nous le verrons plus loin. Il sera donc logique pour l'écologiste, d'accepter une valeur de  $Q_{10}$  de l'ordre de 4, même si le physiologiste la trouve particulièrement élevée.

## E. — LES BESOINS EN OXYGÈNE DES ORIBATIDES.

Les besoins en oxygène des Oribatides varient considérablement d'une espèce à l'autre : un petit Érémaeide a, à 16°, un taux de consommation d'oxygène de l'ordre de 600  $\mu\text{l/g/h}$ , alors que celui d'un *Steganacarus* sera d'environ 100  $\mu\text{l/g/h}$ .

En 1930, BORNEBUSCH a étudié la respiration de la faune du sol. Utilisant le respiromètre de Krogh, il mesura la consommation d'oxygène de 19 espèces d'animaux édaphiques comprenant des Collemboles, des Vers, des Coléoptères, des larves de Diptères, etc. Il a constaté ainsi, que le taux de consommation d'oxygène varie entre 56 et 161  $\mu\text{l/g/h}$  à 13°. Pour l'extrapolation de ces estimations à des conditions naturelles, BORNEBUSCH pose que, pour toutes les espèces édaphiques, il est licite de prendre la valeur moyenne de 98  $\mu\text{l/g/h}$  à 13°. C'est cette valeur qu'il applique aux populations d'Oribatides. La comparant à nos résultats, nous constatons que cette estimation n'est valide que pour les Oribatides de grande taille.

MACFADYEN a examiné le métabolisme de deux Oribatides (SPECTOR, 1956). Pour *Euzetes aterrinus*, il observe une consommation d'oxygène de 0,030 à 0,040  $\mu\text{l/ind./h}$  à 14,5°. Dans les mêmes conditions, l'application de la formule générale établie dans ce travail donne une valeur de 0,026  $\mu\text{l}$ . Pour *Notaspis coleopratus*, cet auteur observe une consommation de 0,010  $\mu\text{l/ind./h}$  à 11,3°, alors que nous trouvons une valeur de 0,04  $\mu\text{l}$ . Dans une communication personnelle, MACFADYEN s'est montré très satisfait de l'accord entre nos observations, car il considère que ses estimations ont été faites très grossièrement.

Enfin, dans un travail récent, ENGELMANN (1961) a effectué à 25°, par la méthode du ludion, des mesures de consommation d'O<sub>2</sub> sur 6 espèces d'Oribatides. Malheureusement, cet auteur ignore la position systématique des animaux étudiés et se borne à donner aux espèces, le nom de « Oribatidae species » n° 12 ou « species n° 102 » ! Une seule espèce a fait l'objet d'une détermination précise : il s'agit de *Oppia nova* qui, à 25°, consomme en moyenne, par individu et par heure, 0,0065  $\mu\text{l}$ . L'auteur ne spécifie pas le nombre de mesures effectuées, mais donne comme valeurs maximale et minimale observées 0,0227 et 0,0013. Remarquons enfin que la température de travail choisie par cet auteur est certainement aisée à obtenir en laboratoire, mais se situe bien au-delà de la température supportée par l'animal en conditions naturelles. Par extrapolation à 25° de nos mesures, nous trouvons pour *Oppia nova* une consommation d'oxygène de 0,0032  $\mu\text{l}$  par individu et par heure.

On trouvera au tableau 29, les taux de consommation d'oxygène des 16 espèces d'Oribatides que nous avons étudiées, quelques valeurs caractéristiques de taux de consommation d'oxygène de Nématodes édaphiques observées par NIELSEN (1949), d'Enchytraeides observées par O'CONNOR (1962) ainsi que quelques taux de consommation consignés dans « Handbook of Biological Data » (SPECTOR, 1956). Quand ces observations n'avaient pas été faites à 16°, nous les avons ramenées à cette température à l'aide d'un coefficient Q<sub>10</sub> égal à 2 sauf dans le cas de nos mesures où nous avons utilisé le Q<sub>10</sub> précédemment estimé.

L'ensemble des observations des auteurs cités ci-dessus a été porté sur graphique à la figure 31a. Son examen montre que l'extrapolation de la droite établie sur les Oribatides (?), rejoint la majorité des observations effectuées sur les Nématodes. Par contre, le métabolisme

---

(?) Remarquons que si cette droite ne semble pas passer au milieu de l'ensemble des points correspondant aux taux métaboliques des différentes espèces d'Oribatides reprises sur le graphique, cela est dû au fait que les points sont différemment pondérés, le nombre de mesures effectuées sur chacune des espèces n'étant pas identique.

TABLEAU 29.  
Taux de consommation d'O<sub>2</sub> de quelques animaux édaphiques.

TABLE 29.  
Rate of oxygen consumption of some edaphic animals.

	Poids en µg	O <sub>2</sub> µl/g/h à 16°
Nématodes :		
<i>Monhystera vulgaris</i> ... ..	0,2	1.440
<i>Plectus granulatus</i> ... ..	1	1.130
<i>Dorylaemus regius</i> ... ..	56	700
Enchytraéides :		
<i>Achaeta eiseni</i> ... ..	114	326
<i>Hemihenlea cambrensis</i> ... ..	160	227
<i>Cognettia cognetti</i> . ... ..	190	474
Annélides :		
<i>Lumbricus terrestris</i> ... ..	500.000	50
	1.200.000	86
	5.000.000	41
Mollusques :		
<i>Helix aspersa</i> ... ..	10.000.000	61
	10.000.000	68
Arthropodes :		
Crustacés :		
<i>Talorchestia megalophtalma</i> ... ..	110.000	217
	120.000	229
	370.000	140
	390.000	102
Acariens :		
Oribatides :		
<i>Oppia nova</i> .. ...	1,7	505
<i>Oppia subpectinata</i> ... ..	3,15	513
<i>Tectocephus velatus</i> ... ..	4,19	258
<i>Chamobates cuspidatus</i> ... ..	6,54	83
<i>Nanhermannia elegantula</i> .. ...	18,11	215
<i>Hypochthonius rufulus</i> ... ..	22,08	412
<i>Oribatella quadricornuta</i> ... ..	38,11	250
<i>Parachipteria willmanni</i> ... ..	39,58	336
<i>Carabodes marginatus</i> . ... ..	42,6	102
<i>Nothrus silvestris</i> . ... ..	47,15	245
<i>Pseudotritia ardua</i> ... ..	57	119
<i>Platynothrus peltifer</i> .. ...	62,8	187

	Poids en $\mu\text{g}$	O <sub>2</sub> $\mu\text{l/g/h}$ à 16°
<i>Carabodes coriaceus</i> ... ..	75	115
<i>Liaccarus coracinus</i> ... ..	90	357
<i>Steganacarus magnus</i> ..	248,5	97
<i>Euzetes globulus</i> ..	329,9	129
Parasitiformes :		
<i>Macrocheles</i> sp. ... ..	250	492
Aranéides :		
<i>Lycosa</i> sp. ... ..	15.100	554
Opilions :		
<i>Nemastoma</i> sp. ... ..	3.800	616
Insectes :		
Collemboles :		
<i>Pogonognathus plumbens</i> ... ..	1.300	1.231
	2.500	947
<i>Orchesella flavescens</i> ..	1.800	849
	3.500	596
Diptères :		
<i>Tipula</i> sp. (larves) ... ..	275.000	258
	605.000	209
Coléoptères :		
<i>Epaphius secalis</i> . ... ..	1.700	1.478
<i>Notiophilus biguttatus</i> . ... ..	7.500	1.083
<i>Staphylinus olens</i> ... ..	245.000	295
<i>Carabus nemoralis</i> ... ..	645.000	308

des Oribatides est sensiblement plus faible que celui des Enchytréides et nettement inférieur à celui des Collemboles. Ceci est confirmé par les quelques mesures que nous avons effectuées occasionnellement sur un Collembole : *Folsomia quadrioculata* (40  $\mu\text{g}$ ) consomme à 16°, environ 800  $\mu\text{l}$  d'oxygène/g/h, soit plus de cinq fois ce qu'exige un Oribatide de même poids.

Les faibles besoins en oxygène des Oribatides sont certainement à mettre en rapport avec l'activité minimale que déploient ces animaux : par exemple, le trajet moyen parcouru par un *Steganacarus magnus* est de l'ordre de 2 ou 3 cm seulement par jour. De plus, dans un large spectre zoologique, repris à la figure 31a, la comparaison de la consommation d'oxygène exprimée sur la base du poids des animaux est plus ou moins fallacieuse : la carapace de chitine intervient dans le poids des animaux, dans une proportion beaucoup plus élevée chez les Oribatides que chez les Collemboles ou les Amphipodes, par exemple. Si l'on pouvait exprimer le besoin en oxygène sur la base du poids de tissu actif, l'image serait certainement beaucoup plus homogène.

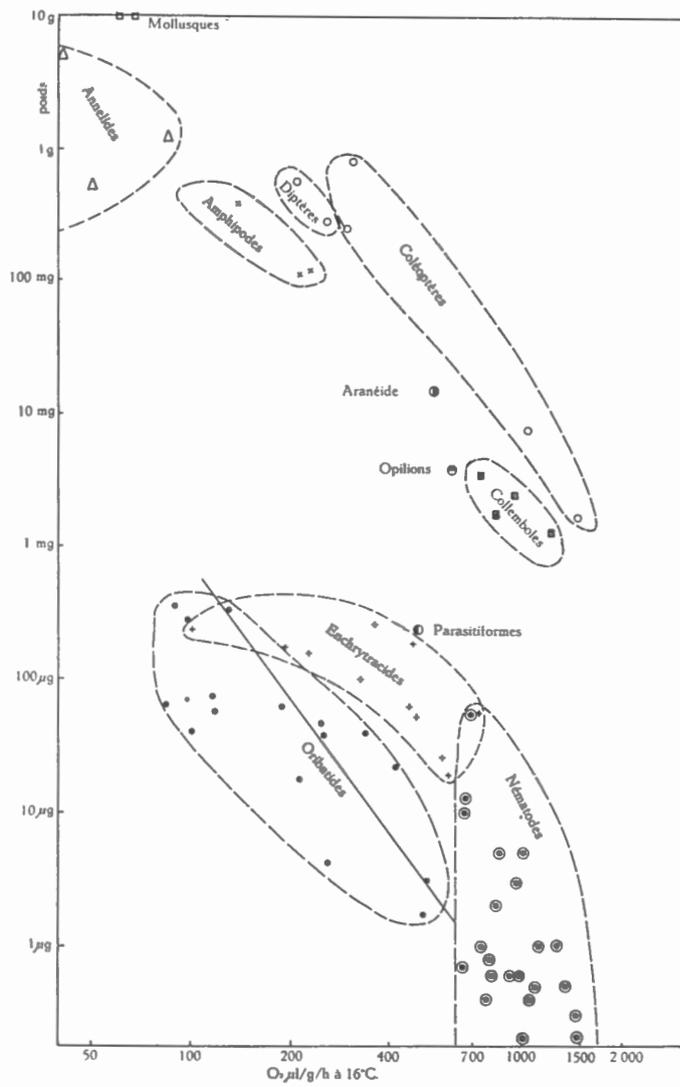


FIG. 31a.

Relation entre le taux de consommation d'oxygène à 16°  
et le poids de quelques animaux édaphiques.

FIG. 31a.

Relation between the rate of oxygen consumption at 16 °C  
and the weight of some edaphic animals.

## CHAPITRE IV.

ESTIMATION DU MÉTABOLISME  
D'UNE POPULATION EN NATURE.

Etre de ce qui se dévore  
pour la faim rouge des fourmis :  
étape de chair, champ sonore  
dont la Mort a fait un semis.  
Seul au cœur de tout ce que j'aime,  
rien jamais ne m'aura sauvé,  
et la Mort m'a déjà trouvé  
dans la forêt morte en moi-même.

ROBERT GANZO  
(*Poèmes*).

## 1. — INTRODUCTION.

L'extrapolation de données de laboratoire à une population naturelle est extrêmement précieuse. Nombreux sont les facteurs susceptibles d'influencer les besoins respiratoires des animaux en nature et dont on n'a pas pu mesurer l'action en laboratoire. En particulier, nous avons vu dans la première partie de ce travail que les variations de teneur en eau de la litière modifient considérablement le comportement des animaux. De plus, la consommation d'oxygène des Oribatides a été mesurée alors que les animaux étaient maintenus dans le très étroit espace des ludions. Il est probable que de telles conditions d'inactivité relative ne peuvent que mener à une sous-estimation du métabolisme des Acariens en nature. Enfin, les besoins en oxygène peuvent varier considérablement suivant les rythmes journaliers ou en fonction de l'alimentation, de l'âge ou de l'état physiologique des animaux.

Les deux variables, température du milieu et poids des individus, sont sans doute les facteurs principaux influençant les besoins respiratoires de la petite faune. Aussi, l'application de la formule générale à une population naturelle est-elle susceptible de nous donner une estimation de la quantité minimale d'oxygène nécessaire à la faune.

Dès à présent, il convient d'insister sur le caractère audacieux d'une telle extrapolation de données de laboratoire à des conditions naturelles, mais nous faisons nôtre la remarque de NIELSEN (1949) : « it has often been claimed that most determinations of O<sub>2</sub>-consumption were not performed under natural conditions, either the environment or physiological state of the object deviating from those found in nature. Of course, this point of view may be correct; in most cases, however, one has to choose between measurements under circumstances deviating more or less from the natural ones or no measurements at all ».

## 2. — LA POPULATION ÉTUDIÉE ET SON MILIEU.

Pour estimer le métabolisme d'une population en nature, nous avons utilisé un excellent recensement d'Oribatides effectué par PII. LEBRUN (1964) dans la forêt de Meerdael, à 11 km au Sud de Louvain, dans des taillis de coudriers et de charmes sous chênaie. Phytosociologiquement, ce milieu est défini comme étant un *Querceto-Carpinetum*, variante à *convallarietosum*, classé dans le groupe des forêts mésophiles à humus doux (mull.). Le tableau 31, dû au Prof<sup>r</sup> J. LEBRUN, donne le relevé phytosociologique du milieu.

Le prélèvement des échantillons s'est poursuivi durant un an, du 15 février 1961 au 24 janvier 1962. Chaque mois, 25 échantillons de litière et 25 échantillons d'humus sont prélevés, chaque fois sur une épaisseur de 2 cm environ, correspondant approximativement

TABLEAU 31. — Relevé de la végétation.  
*Querceto-Carpinetum convallarietosum*.  
 Forêt de Meerdael, enceinte des « Perruquiers ».  
 Flanc d'un large vallon légèrement en pente, 4-5° S-E.  
 Surface du relevé : 200 m<sup>2</sup>.

1. Strate arborescente : 35 m de haut; diamètre moyen : 55-65 cm; recouvrement : 65 %.	
<i>Quercus robur</i> ... ..	4.3
<i>Acer pseudo-platanus</i> ... ..	1.1
<i>Fraxinus excelsior</i> . ... ..	+1
2. Strate arbustive : traitée en taillis, dense; ± 5 m de haut; recouvrement : 75 %.	
<i>Tilia cordata</i> .. ... ..	+2
<i>Carpinus betulus</i> .. ... ..	2.3
<i>Lonicera periclymenum</i> ... ..	1-2.3
<i>Betula verrucosa</i> ... ..	1.1
<i>Acer pseudo-platanus</i> ... ..	1.2
<i>Corylus avellana</i> ... ..	3-4.4
<i>Sorbus aucuparia</i> .. ... ..	1.1
<i>Rubus</i> sp. ... ..	+1
<i>Malus acerba</i> . ... ..	+1.1
<i>Alnus glutinosa</i> ... ..	+1
3. Strate herbacée : recouvrement : 80 %.	
<i>Anemone nemorosa</i> ... ..	4.4
<i>Millium effusum</i> .. ... ..	2.2
<i>Lamium galeobdolon</i> ... ..	2-3.3
<i>Convallaria majalis</i> ... ..	1.2
<i>Luzula pilosa</i> . ... ..	1.1
<i>Poa nemoralis</i> ... ..	1.2
<i>Athyrium filix-femina</i> .. ... ..	+2
<i>Oxalis acetosella</i> ... ..	+2
<i>Fraxinus excelsior</i> . ... ..	+Pl.
<i>Holcus mollis</i> . ... ..	(+2)
4. Strate muscinale : recouvrement : 3-4 %.	
<i>Catharinea undulata</i> ... ..	1.3
<i>Dicranella heteromalla</i> . ... ..	1.2

Le premier chiffre exprime l'abondance, cotée sur 5.  
 Le deuxième chiffre exprime la sociabilité, cotée sur 5.

TABLEAU 32.

Nombre d'individus de chacune des espèces observé dans les 25 échantillons prélevés mensuellement dans chacune des deux couches; nombre de jours sur lesquels porte l'estimation de la densité mensuelle; température écologique moyenne des périodes correspondantes.

	LITIÈRE										
	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.
<i>Nanhermannia elegantula</i> .. ...	12	21	112	241	138	204	163	122	80	11	7
<i>Hypochthonius rufulus</i> ... ..	8	26	33	56	11	63	38	39	47	9	7
<i>Eniochthonius minutissimus</i> ... ..	—	5	14	29	9	26	15	26	19	—	—
<i>Brachychthonius berlesei</i> ... ..	9	5	8	8	2	7	—	—	2	1	2
<i>Nothrus palustris</i> ... ..	3	2	4	6	5	—	—	—	8	1	—
<i>Nothrus silvestris</i> ... ..	4	14	8	36	19	18	17	22	27	8	1
<i>Nothrus pratensis</i> ... ..	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Platynocheilus peltifer</i> .. ...	51	83	734	1.360	994	849	576	850	732	156	45
<i>Hermannia gibba</i> ... ..	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—
<i>Micreremus brevipes</i> .. ...	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Cymbaeremaeus cymba</i> ... ..	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Amerus troisii</i> ... ..	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—
<i>Damaeus auritus</i> ... ..	2	8	3	8	14	9	7	1	10	3	2
<i>Damaeus onustus</i> ... ..	22	9	13	43	21	14	9	9	29	7	3
<i>Suctobelba trigona</i> ... ..	17	2	1	4	6	16	10	7	—	—	—
<i>Suctobelba subtrigona</i> . ... ..	148	189	237	424	322	348	476	220	266	79	31
<i>Oppia quadricarinata</i> . ... ..	22	106	66	68	59	95	166	90	120	23	1
<i>Oppia nova</i> .. ...	11	16	8	30	28	13	18	6	1	7	2
<i>Oppia splendens</i> . ... ..	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oppia ornata</i> ... ..	252	192	135	205	156	152	176	220	193	104	39
<i>Oppia subpectinata</i> ... ..	67	85	76	230	154	167	131	137	156	101	4
<i>Autogneta willmanni</i> .. ...	2	3	—	3	15	—	2	7	9	2	—
<i>Dameobelba minutissima</i> . ... ..	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—
<i>Hermannietta granulata</i> ... ..	10	—	3	3	6	3	1	2	7	3	—
<i>Tectocephus velatus</i> .. ...	202	250	385	309	210	338	493	184	283	38	12
<i>Xenillus tegeocranus</i> .. ...	1	2	3	1	4	4	3	2	7	5	1
<i>Odontocephus elongatus</i> ... ..	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>Cepheus cepheiformis</i> . ... ..	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carabodes coriaceus</i> ... ..	—	5	2	15	12	3	1	3	6	2	—
<i>Carabodes marginatus</i> ... ..	79	86	68	84	67	58	44	38	65	55	47
<i>Carabodes labyrinthicus</i> ... ..	1	1	7	4	14	—	—	—	1	—	—
<i>Carabodes femoralis</i> ... ..	—	—	—	3	—	—	—	1	2	—	—

TABLE 32.

Number of individuals of each species observed in the 25 samples monthly taken in each of the two layers; number of days on which the estimation of the monthly density is based; average ecological temperature of the corresponding periods.

HUMUS														
J.	Total	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.	J.	Total
3	1.114	206	188	235	302	410	173	170	521	316	323	249	226	3.319
1	331	46	91	46	31	29	41	32	70	89	48	228	19	570
—	143	2	22	19	13	21	4	12	68	108	12	16	10	307
1	45	2	1	8	6	7	1	—	11	—	—	—	—	26
—	29	13	2	3	4	1	—	—	3	2	2	2	1	33
2	176	80	99	61	93	74	56	64	130	142	128	71	70	1.068
—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
128	6.558	326	483	244	104	340	110	213	386	680	641	377	766	4.670
1	3	—	—	—	—	1	—	—	—	4	—	3	—	8
—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	75	—	2	3	1	2	—	5	2	2	3	—	1	21
19	198	7	7	3	4	7	2	6	4	18	4	4	15	81
—	63	29	54	24	30	39	33	10	20	—	6	4	—	249
110	2.853	1.169	1.450	1.428	1.235	1.333	922	688	1.066	1.292	611	662	1.340	13.196
28	844	219	356	295	222	198	200	116	256	393	251	142	356	3.184
9	160	156	279	162	195	217	139	74	81	103	93	181	253	1.933
—	4	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
114	1.938	215	209	166	172	111	91	97	241	344	194	170	113	2.123
24	1.332	324	322	162	303	261	217	119	378	456	343	191	446	3.522
—	43	20	56	10	33	41	12	21	24	28	14	2	—	261
—	2	—	1	5	4	2	7	2	6	9	9	6	13	64
1	39	4	2	—	—	2	2	1	2	1	—	10	—	24
19	2.723	739	439	423	276	378	212	504	383	650	384	343	155	4.886
3	36	7	1	—	1	4	—	—	3	2	7	4	—	29
—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	6	4	1	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	7
4	53	4	2	1	1	1	1	—	—	—	1	—	4	15
85	776	13	11	10	23	15	12	11	11	12	10	1	19	148
1	29	1	1	3	1	—	—	—	1	—	1	—	—	8
—	6	—	—	—	—	—	—	1	2	1	1	—	4	9

TABLEAU 32 (suite).

	LITIÈRE										
	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.
<i>Adoristes ovatus</i> .. ... ..	1	1	—	9	23	33	21	8	14	11	—
<i>Liacarus coracinus</i> ... ..	1	4	1	8	18	9	6	3	2	—	—
<i>Oribatula tibialis</i> . ... ..	4	13	20	4	2	1	—	—	3	8	2
<i>Chamobates cuspidatus</i> ... ..	282	356	389	298	204	273	156	164	196	116	46
<i>Chamobates incisus</i> ... ..	7	10	16	16	8	6	14	10	2	1	—
<i>Euzetes globulus</i> .. ... ..	11	28	32	42	38	33	37	15	25	22	3
<i>Minunthozetes semirufus</i> .. ...	49	185	433	355	325	191	143	193	221	76	20
<i>Oribatella quadricornuta</i> ... ..	180	200	221	201	134	168	112	73	147	81	27
<i>Parachipteria willmanni</i> ... ..	120	81	123	140	84	170	199	100	88	52	7
<i>Galumna</i> sp. ... ..	2	3	12	2	6	6	3	1	2	—	—
<i>Pelops occultus</i> ... ..	—	—	—	—	—	2	3	2	—	1	1
<i>Steganacarus magnus</i> . ... ..	99	74	156	288	122	224	201	99	168	101	11
<i>Phthiracarus borealis</i> . ... ..	26	34	35	108	116	87	72	71	109	66	20
<i>Pseudotritia ardua</i> ... ..	1	—	3	6	7	1	16	16	15	1	2
Totaux ...	1.714	2.100	3.361	4.648	3.353	3.593	3.331	2.742	3.075	1.151	342
Nombre de jours ... ..	27	34	34	32	27	31	31	30	32	26	32
Température moyenne ... ..	3,63	6,96	11,38	11,27	15,45	15,54	16,30	15,40	10,44	6,41	2,61

à 40 cm<sup>3</sup> de matières organiques par échantillon. Un travail antérieur avait montré que cette dimension d'échantillon est la plus favorable à une extraction complète de la faune à l'appareil de Tullgren (BERTHET, 1954). Le recensement n'a porté que sur les individus adultes, la détermination zoologique des autres formes (larves, nymphes...) étant impossible.

De quinze en quinze jours, la température moyenne de la litière a été enregistrée par la méthode de Pallman modifiée (BERTHET, 1960). Rappelons que cette méthode est basée sur la mesure de la vitesse d'inversion d'une solution de saccharose maintenue à pH constant, dont on détermine polarimétriquement la quantité de glucose-fructose formé après un temps donné de séjour dans le milieu à étudier. La connaissance de cette vitesse d'inversion, liée à la température par la loi d'Arrhénius, permet d'estimer une sorte de moyenne exponentielle des différentes températures qui ont régné, moyenne influencée davantage par les températures élevées. Comme la plupart des réactions biologiques ont un coefficient de température du même ordre de grandeur que celui de l'inversion du saccharose, on est en droit d'appeler le résultat obtenu par la méthode de Pallman « température moyenne écologique » et celle-ci est sans aucun doute plus significative que la température moyenne arithmétique.

TABLE 32 (continued).

		HUMUS												
J.	Total	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.	J.	Total
—	121	—	—	—	3	9	11	9	7	8	5	—	—	52
6	58	—	8	5	5	4	—	2	5	7	3	5	1	45
5	62	14	—	2	2	—	—	—	1	—	9	—	—	28
83	2.563	215	212	84	52	78	80	71	84	138	90	58	121	1.283
1	91	77	98	60	139	47	55	86	69	58	70	55	72	886
16	302	43	34	18	17	31	16	32	26	22	43	31	41	354
33	2.224	41	74	98	76	155	162	92	130	218	199	148	165	1.558
91	1.635	26	58	32	55	66	39	30	44	66	15	15	19	465
26	1.190	95	95	53	35	78	79	133	115	89	101	40	37	950
—	37	3	2	2	7	10	—	1	6	6	—	1	5	43
—	9	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	2
77	1.620	183	150	93	89	149	63	136	222	260	276	151	272	2.044
51	795	135	162	94	99	125	78	87	131	183	147	133	187	1.561
1	69	30	62	53	47	52	64	46	104	122	65	89	74	808
952	30.362	4.451	5.035	3.905	3.681	4.299	2.282	2.872	4.603	5.829	4.109	3.193	4.985	49.844
29	—	27	34	34	32	27	31	31	30	32	26	32	29	—
3,88	—	3,63	6,96	11,38	11,27	15,45	15,54	16,30	15,40	11,44	6,41	2,61	3,88	—

Les variations de température moyenne par quinzaine sont représentées à la figure 32. Elles ont été notées depuis le 16 mai 1960 jusqu'au 22 février 1962. Nous constatons ainsi que durant la période d'échantillonnage (février 1961-février 1962), les conditions climatiques furent sensiblement plus rigoureuses que durant l'année précédente : la température moyenne par quinzaine durant l'année d'échantillonnage est descendue jusqu'à 0,35° et a atteint 18,50° en été. La température écologique moyenne annuelle a été de 11,43° durant la période d'échantillonnage, tandis que, pour la période s'étendant de mai 1960 à mai 1961, elle fut de 10,83°. Les températures moyennes mensuelles prises en considération pour le calcul du métabolisme de la population sont toujours restées comprises entre 2,61 et 16,30° (tabl. 32).

Les prises d'échantillons ont toujours été effectuées entre le 5 et le 24 du mois. Le recensement des Oribatides est considéré comme représentatif de l'état de la faune durant une période s'étendant symétriquement de part et d'autre de la date du prélèvement, soit environ sur tout le mois de la date de prise des échantillons.

Pour donner une estimation satisfaisante de la température régnant durant cette période, on calcule la moyenne pondérée des relevés bimensuels de température.

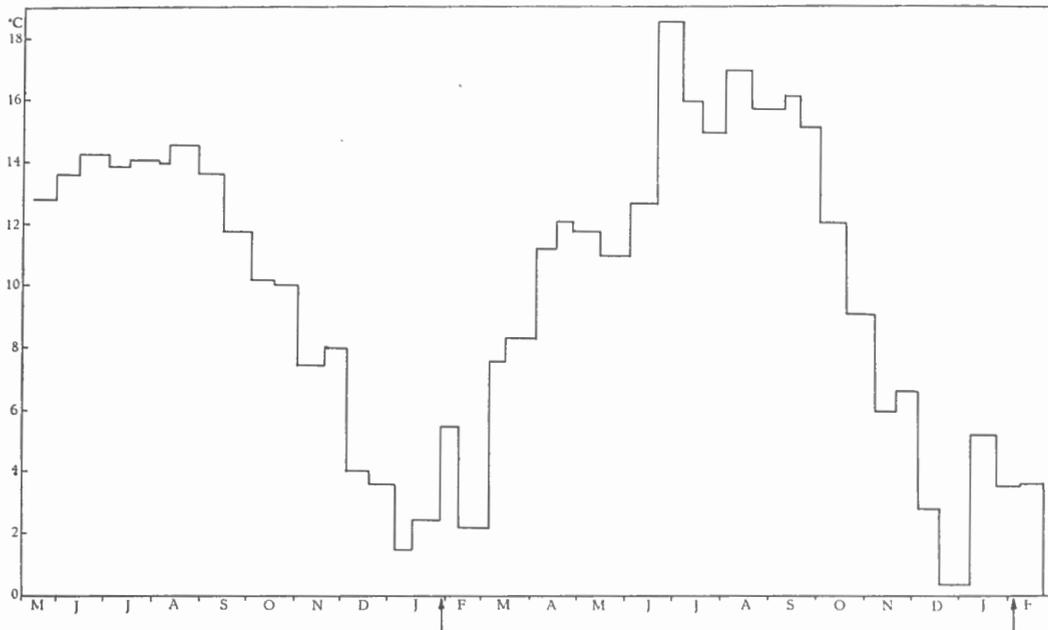


FIG. 32.

Fluctuations de la température de l'humus (enregistrée par la méthode de l'inversion du saccharose) dans la forêt de Meerdael du 16 mai 1960 au 22 février 1962. Les flèches délimitent la période durant laquelle la population d'Oribatides fut recensée.

FIG. 32.

*Fluctuations in temperature of the humus (recorded by the saccharose-inversion method) in the « Meerdael » forest from May, 16th, 1960 to February, 22th, 1962. The arrows indicate the period during which the population of Oribatids was observed.*

Les Oribatides recensés sont répartis en 46 espèces reprises au tableau 33. Au total, pour les 2 couches et les 12 échantillonnages, on a dénombré 80.206 individus, ce qui représente une densité moyenne de 134.000 Oribatides adultes au mètre carré.

D'un mois à l'autre et d'une couche à l'autre, les variations de densité sont assez considérables, comme l'illustre la figure 33. Dans la litière, les variations de densité sont très accentuées, présentant un net maximum au mois de mai et une chute considérable durant la période des grands froids. Dans l'humus, les variations sont beaucoup moins prononcées et présentent un minimum durant les mois d'été et un maximum au mois d'octobre. En moyenne, la densité de la litière est de l'ordre de 50.000 individus au mètre carré et de 83.000 dans l'humus. De plus, l'importance numérique relative de chacune des espèces est très variable d'une couche à l'autre (fig. 34).

Pour la litière, *Platynothrus peltifer* représente 21,3 % des individus dénombrés, chacune des autres espèces étant représentée par moins de 10 % du total. Par contre, dans l'humus, *P. peltifer* ne forme plus que 10 % du total alors que *Suctobelba subtrigona* intervient pour 26,5 %. Ces variations spécifiques auront une répercussion marquée sur la biomasse totale et la consommation d'oxygène de chacune des deux couches.

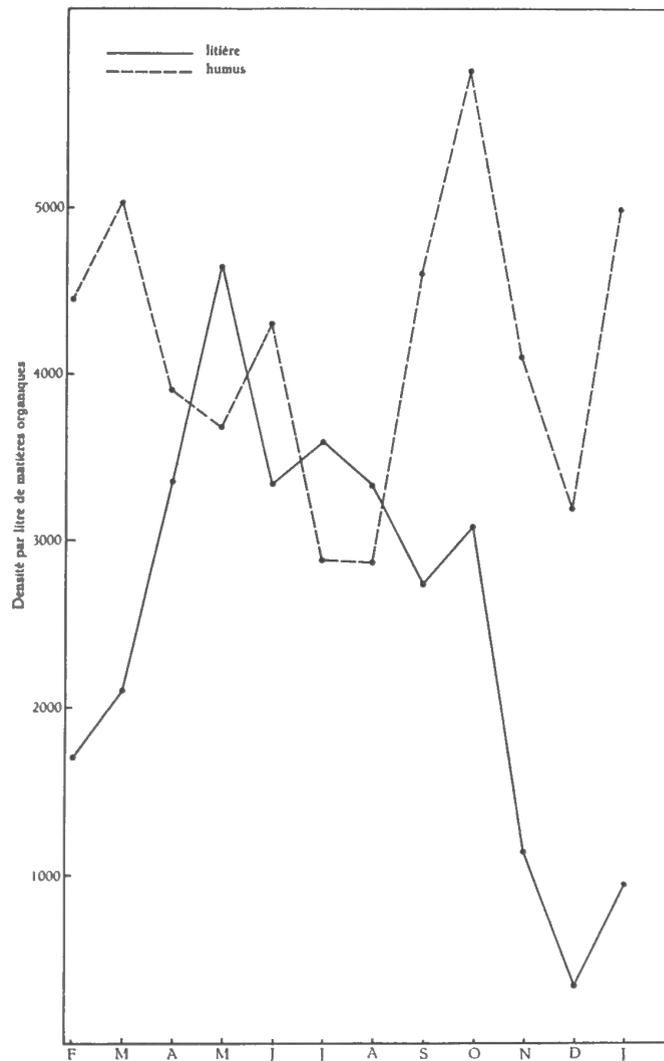


FIG. 33.  
Fluctuations des densités d'Oribatides adultes  
dans les deux couches étudiées.

FIG. 33.  
*Fluctuation of mite numbers in the two layers.*

Nous avons consigné au tableau 32 le nombre total d'individus de chaque espèce extrait mensuellement du litre de matières organiques prélevé dans chacune des deux couches. De plus, nous y avons noté le nombre de jours sur lequel porte le recensement mensuel et la température moyenne qui a régné durant la période correspondante.

TABLEAU 33.  
Ensemble des résultats pour chacune des deux couches.

TABLE 33.  
Summary of the data for each of the two layers.

	1	Litière			Humus		
		2	3	4	2	3	4
<i>Nanhermannia elegantula</i> BERL. ... ..	18	1.114	20,052	3.180	3.319	59,742	7.018
<i>Hypochthonius rufulus</i> KOCH ... ..	22	331	7,282	998	570	12,540	1.315
<i>Eniochthonius minutissimus</i> (BERL.) ... ..	4,4	143	9,629	148	307	1,351	252
<i>Brachychthonius berlesei</i> WILL. .. ..	1,0	45	0,045	11	26	0,026	8
<i>Nothrus palustris</i> KOCH ... ..	183	29	5,307	287	33	6,039	231
<i>Nothrus silvestris</i> NIC. . ... ..	47	176	8,272	856	1.068	50,196	4.083
<i>Nothrus pratensis</i> SELL. + .. ..	200	1	0,200	11	0	0	0
<i>Platynocheilus peltifer</i> (KOCH) ... ..	63	6.558	413,154	41.992	4.670	294,210	18.404
<i>Hermannia gibba</i> (KOCH) + ... ..	70	3	0,210	18	8	0,560	32
<i>Micreremus brevipes</i> (MICH.) +... ..	4,3	1	0,004	1	2	0,009	0
<i>Cymbaeremaeus cymba</i> (NIC.) + . ... ..	63	1	0,063	1	0	0	0
<i>Amerus troisi</i> (BERL.) + ... ..	500	2	1,000	74	0	0	0
<i>Damaeus auritus</i> KOCH +... ..	360	75	27,000	1.373	21	7,560	416
<i>Damaeus onustus</i> KOCH ... ..	620	198	122,760	4.743	81	50,220	1.704
<i>Suctobelba trigona</i> (MICH.) + ... ..	1,2	63	0,076	24	249	0,299	83
<i>Suctobelba subtrigona</i> (OUDMS.) ... ..	1,3	2.853	3,709	1.150	13.196	17,155	4.142
<i>Oppia quadricarinata</i> (MICH.) ... ..	1,3	844	1,097	351	3.184	4,139	919
<i>Oppia nova</i> (OUDMS.) .. ..	1,7	160	0,272	70	1.933	3,286	664
<i>Oppia splendens</i> (KOCH) + . ... ..	3,8	4	0,015	1	2	0,008	1
<i>Oppia ornata</i> (OUDMS.) ... ..	2,2	1.938	4,264	957	2.123	4,671	918
<i>Oppia subpectinata</i> (OUDMS.) ... ..	3,2	1.332	4,262	955	3.522	11,270	1.901
<i>Autogneta willmanni</i> (DYED.) ... ..	3,5	43	0,151	34	261	0,914	181
<i>Dameobelba minutissima</i> (SELL.) + ... ..	4,4	2	0,009	3	64	0,282	43
<i>Hermannella granulata</i> (NIC.)... ..	75,2	39	2,933	204	24	1,805	100
<i>Tectocephus velatus</i> (MICH.) ... ..	4,2	2.723	11,437	2.498	4.886	20,521	3.435
<i>Xenillus tegeocranus</i> (HERM.) ... ..	156	36	5,616	349	29	4,525	191
<i>Odontocephus elongatus</i> (MICH.) + ... ..	65	2	0,130	3	0	0	0
<i>Cepheus cepheiformis</i> (NIC.) + ... ..	50	6	0,300	7	7	0,350	13
<i>Carabodes coriaceus</i> KOCH + ... ..	75	53	3,975	323	15	1,125	52
<i>Carabodes marginatus</i> (MICH.) ... ..	40	776	31,040	2.529	148	5,920	534

TABLEAU 33 (suite). — TABLE 33 (continued).

	1	Litière			Humus		
		2	3	4	2	3	4
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (MICH.) ... ..	43	29	1,247	131	8	0,344	27
<i>Carabodes femoralis</i> (NIC.) .. ..	43	6	0,258	24	9	0,387	29
<i>Adoristes ovatus</i> (KOCH) ... ..	43	121	5,203	653	52	2,236	279
<i>Liacarus coracinus</i> (KOCH) + ... ..	90	58	5,220	475	45	4,050	270
<i>Oribatula tibialis</i> (NIC.) ... ..	15	62	0,930	84	28	0,420	24
<i>Chamobates cuspidatus</i> (MICH.) .. ..	6,5	2.563	16,660	2.659	1.283	8,340	1.090
<i>Chamobates incisus</i> v. D. HAM. . . . .	6,6	91	0,601	111	886	5,848	861
<i>Euzetes globulus</i> (NIC.) ... ..	330	302	99,660	5.448	354	116,820	4.860
<i>Minunthozetes semirufus</i> (KOCH) ... ..	3,7	2.224	8,229	1.772	1.558	5,765	1.031
<i>Oribatella quadricornuta</i> (MICH.) . . . .	38	1.635	62,130	5.719	465	17,670	1.758
<i>Parachipteria willmanni</i> v. D. HAM. . . . .	40	1.190	47,600	5.144	950	38,000	3.655
<i>Galumna</i> sp. + ... ..	40	37	1,480	166	43	1,720	163
<i>Pelops occultus</i> KOCH + ... ..	45	9	0,405	52	2	0,090	13
<i>Steganacarus magnus</i> (NIC.) ... ..	360	1.620	583,200	31.522	2.044	735,840	29.755
<i>Phthiracarus borealis</i> (TRAG.) ... ..	76	795	60,420	5.088	1.561	118,636	7.693
<i>Pseudotritia ardua</i> (KOCH) .. ..	57	69	3,933	434	808	46,056	3.627
Totaux ... ..		30.362	1.568,199	122.634	49.844	1.660,945	101.775

1. Poids individuels des Oribatides en  $\mu\text{g}$ ; le poids des individus des espèces marquées + est estimé par comparaison avec des espèces de poids connu.
2. Nombre total des individus trouvés dans les 12 litres de litière prélevés au cours de l'année.
3. Biomasse correspondante en mg.
4. Consommation annuelle d'oxygène en ml par litre de litière.

1. Individual weight of the Oribatids in  $\mu\text{g}$ ; the weight of the mites marked by + is estimated by comparison with species of known weight.
2. Total number of the individuals found in the 12 litres of litter or humus collected during the year.
3. Corresponding biomass in mg.
4. Animal oxygen consumption in ml per litter of litter.

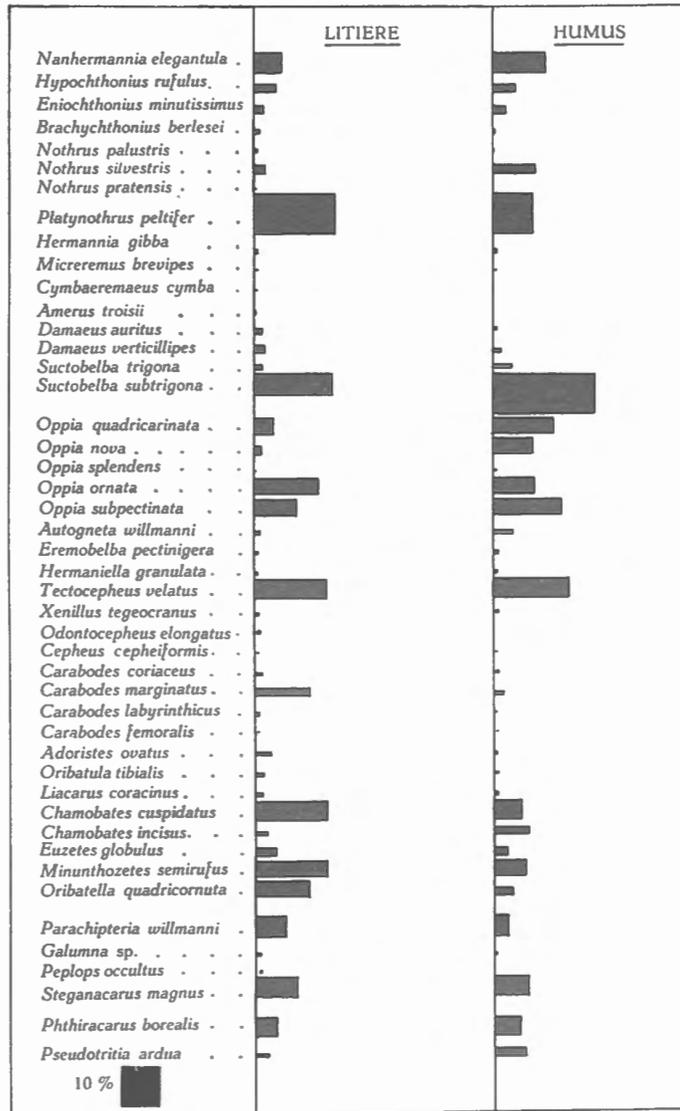


FIG. 34.

Importance numérique relative des différentes espèces d'Oribatides dans chacun des milieux.

FIG. 34.

Relative numerical importance of the different species of Oribatids in each of the two layers.

### 3. — LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE DE L'ENSEMBLE DE LA POPULATION.

La formule générale proposée plus haut a pour expression :

$$Y = 18,059 + 0,70 W - 0,487 Z,$$

où

$Y = \log O_2$  en  $10^{-3} \mu\text{l}/\text{ind.}/\text{jour}$ ;

$W =$  poids de l'animal en  $\mu\text{g}$ ;

$Z = \frac{1}{T_{abs}} \cdot 10^4$ .

Pour une espèce donnée, le poids des individus est considéré comme invariable et les deux premiers termes de l'équation sont donc constants (=K); et l'on peut poser que la consommation d'oxygène de la population est fonction : (i) d'une constante K propre à chacune des 46 espèces étudiées; (ii) de la température moyenne Z de chacune des 12 périodes considérées; (iii) de la durée J (nombre de jours) de chacune des périodes; (iv) de la fréquence F de chacune des 46 espèces étudiées aux 12 périodes prises en considération.

Pour chacune des espèces, à chacune des périodes, on a donc :

$$Y = K - 0,487 Z + \log_{10} J + \log_{10} F,$$

où

$Y = \log_{10} O_2$  consommé en  $10^{-3} \mu\text{l}$ .

Pour les 46 espèces aux 12 périodes, on obtient donc 552 valeurs de Y dont la somme des antilogarithmes fournit le total annuel de l'oxygène consommé par la faune de la couche de matières organiques considérée. L'ensemble de ces calculs a été effectué à l'I.B.M. 1620, au Bureau de Calcul de l'Université de Louvain. La calculatrice a également déterminé l'importance relative de chacune des espèces à chacun des mois et l'influence relative du facteur saisonnier sur le métabolisme des espèces prises individuellement.

Les résultats sont repris au tableau 33 où sont aussi consignées les biomasses des différentes espèces. Le tableau 33a résume l'ensemble des résultats. La comparaison des valeurs

TABLEAU 33a. — Résumé de l'ensemble des résultats.

TABLE 33a. — Summary of the results.

	Litière	Humus
Densité moyenne annuelle/m <sup>2</sup> ... ..	50.600	83.000
Biomasse en g/m <sup>2</sup> .. ... ..	2,612	2,765
O <sub>2</sub> consommé :		
en ml/l de matière organique/an ... ..	122,634	101,775
en l/m <sup>2</sup> /an ... ..	2,452	2,036
en ml/m <sup>2</sup> /heure ... ..	0,280	0,232

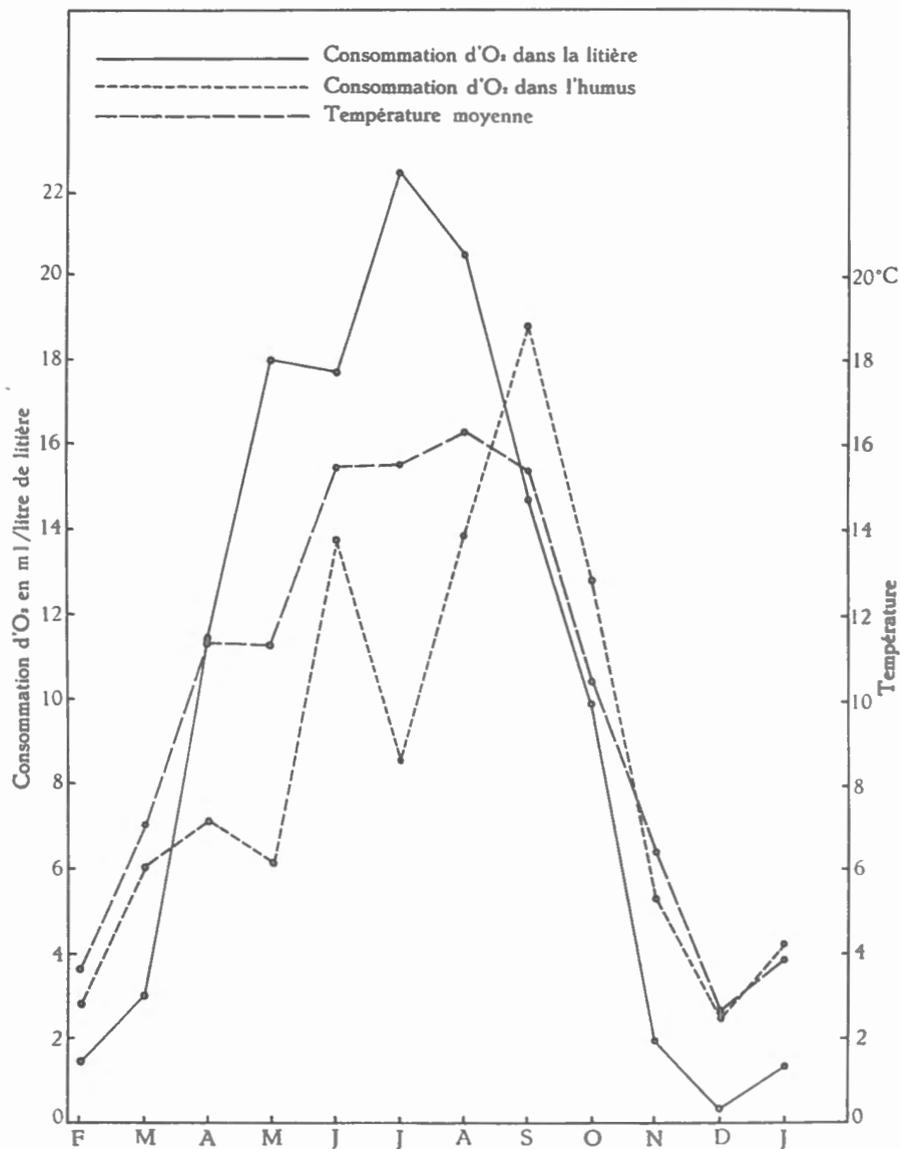


FIG. 35.

Variations des besoins en oxygène des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 35.

*Fluctuations of monthly oxygen consumption in the two layers.*

obtenues dans les deux couches montre à quel point la densité, et même la biomasse, donnent une idée erronée de l'importance de la faune dans son milieu. Ceci est principalement dû, comme l'illustre la figure 35 au fait que la consommation d'oxygène durant les mois d'été est particulièrement importante dans la couche superficielle, à la suite de l'action prononcée de la température sur le métabolisme des animaux.

Ceci apparaît également à l'examen de la figure 36 qui met en évidence les variations mensuelles de densité, de biomasse et de consommation d'oxygène pour chacune des deux

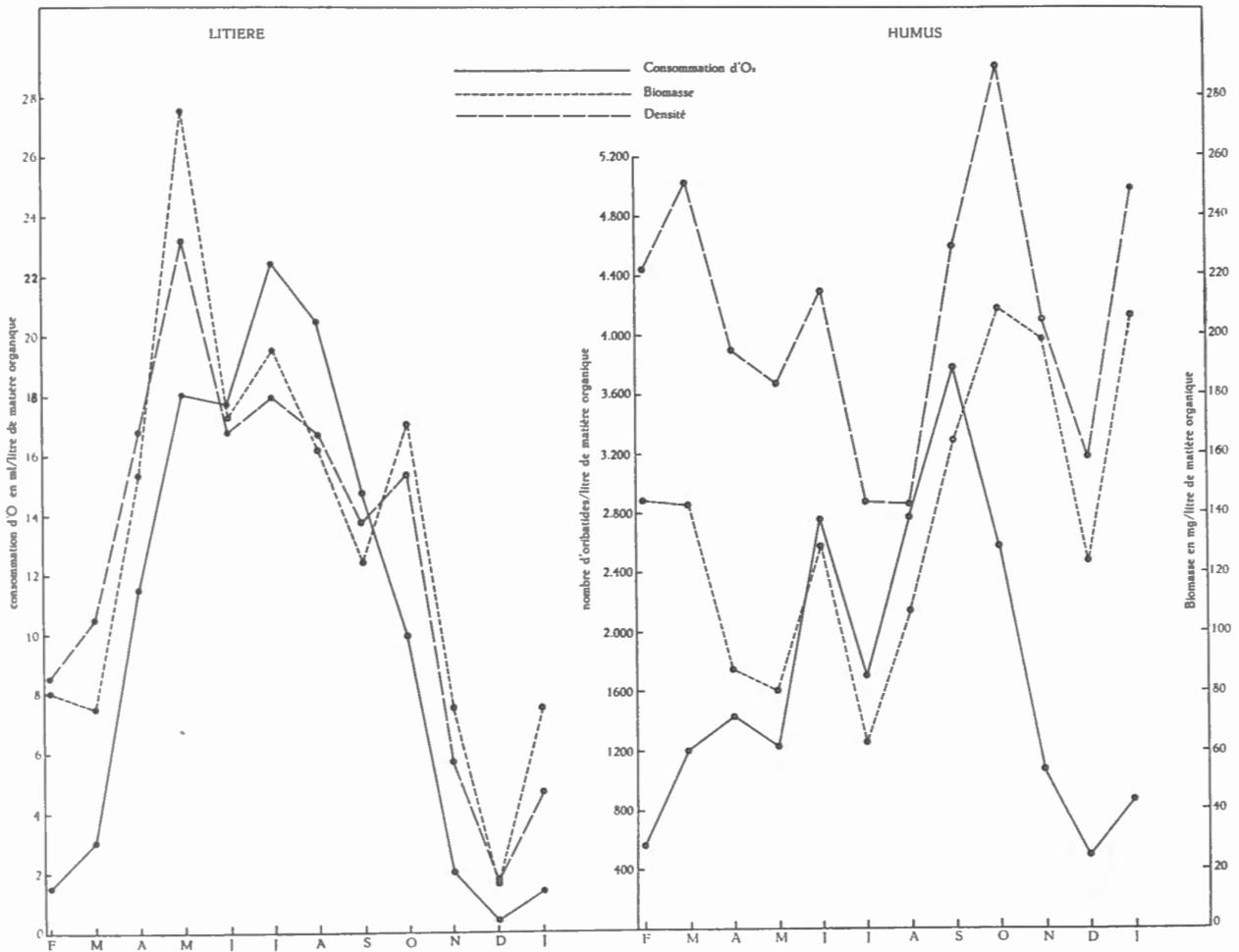


FIG. 36.  
Variations mensuelles de densité, de biomasse et de consommation d'oxygène pour chacune des deux couches.

FIG. 36.  
*Monthly fluctuations of density, biomass and O<sub>2</sub> consumption in the two layers.*

couches. Nous constatons que, entre la densité et la biomasse, il y a généralement un net parallélisme. Par contre, la biomasse n'est qu'une image très grossière de l'activité métabolique des animaux. La comparaison des deux couches montre que la densité moyenne par litre de matières organiques est de l'ordre de 2.500 individus pour la litière et d'un peu plus de 4.000 individus pour l'humus. Par contre, les biomasses de ces deux couches sont quasi équivalentes : 130 mg au litre de litière et 138 mg au litre d'humus. Ce sont donc essentiellement les formes de petite taille qui peuplent la couche profonde. Enfin, la consommation mensuelle moyenne d'oxygène est de 10,22 ml O<sub>2</sub> par litre de matière organique pour la couche superficielle mais n'est que de 8,48 ml O<sub>2</sub> pour la couche inférieure.

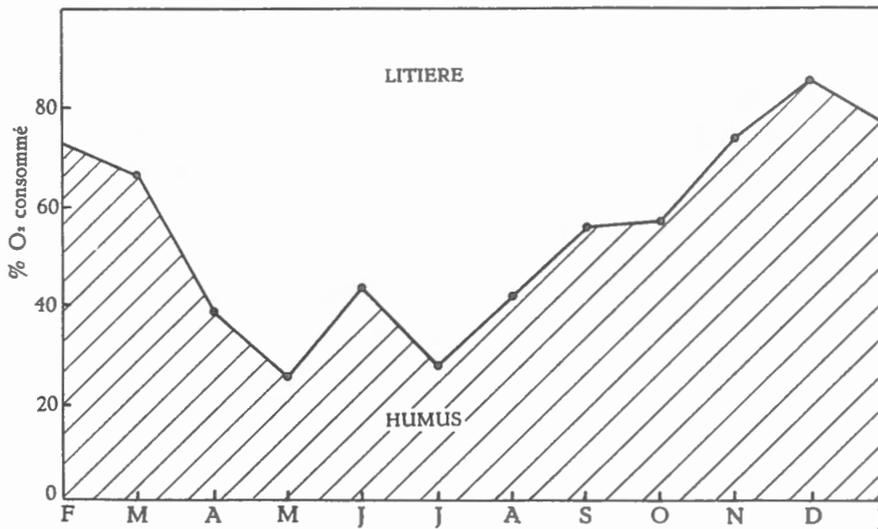
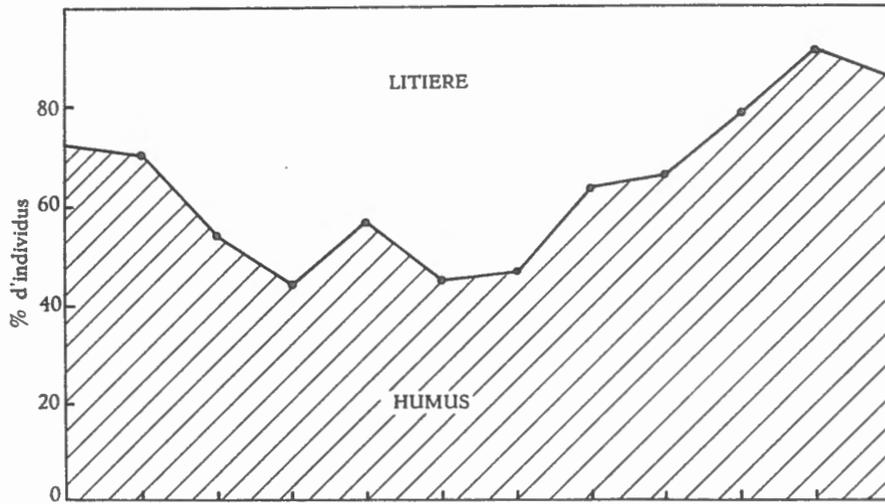


FIG. 37.

Variations relatives mensuelles de densité et de consommation d'oxygène dans les deux couches étudiées.

FIG. 37.

*Relative monthly fluctuations of density and O<sub>2</sub> consumption.*

Le maximum d'activité métabolique a lieu au mois de juillet dans la couche superficielle : uniquement durant ce mois, la faune consomme 18,30 % de sa consommation annuelle. Pour la couche humifiée, les variations de consommation d'oxygène présentent deux maxima : un premier au mois de juin (13,5 % de la consommation totale annuelle), un second au mois de septembre (18,5 %). On constate aussi que l'activité biologique est importante en surface d'avril à septembre, alors que pendant les autres mois, elle s'exerce principalement en profondeur, la différence entre les deux couches étant considérable en été.

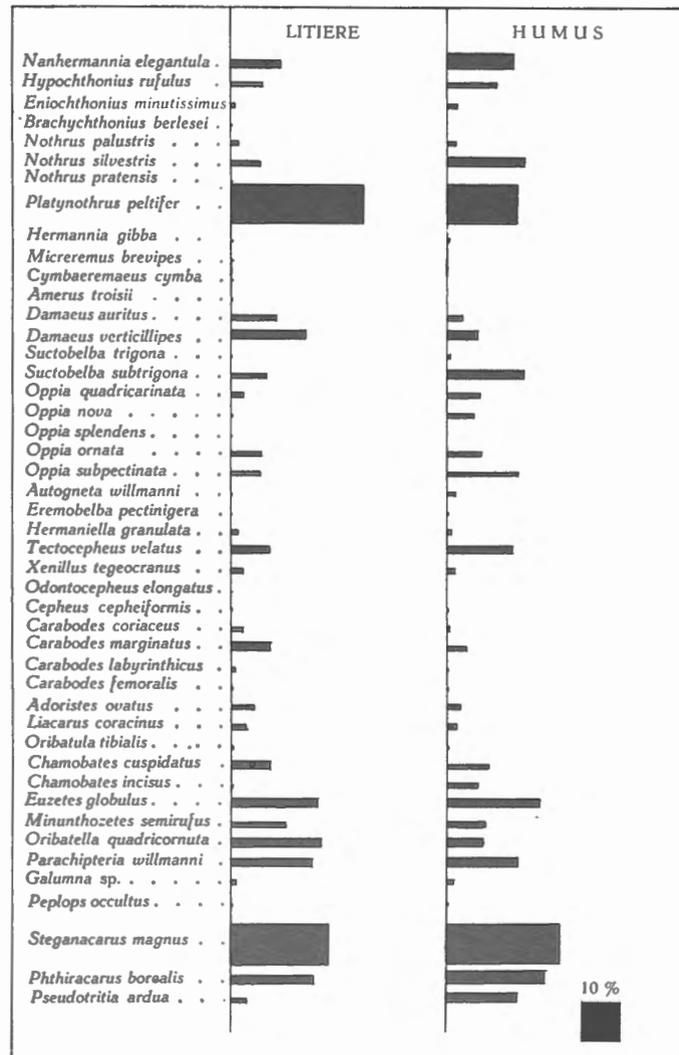


FIG. 38.

Participation relative de chacune des espèces à l'activité métabolique totale dans chaque couche.

FIG. 38.

Relative participation of each of the species in the total metabolic activity of each layer.

Par contre, durant les mois d'hiver, cette activité est extrêmement basse et minimale en décembre : durant ce mois, la faune de la couche superficielle n'exige que 0,3 % de son besoin total annuel et dans la couche humifiée, 2,5 %.

Enfin, la figure 37 illustre les variations relatives de densité et de consommation d'oxygène dans les deux couches. Ici encore apparaît l'écart entre la représentation des variations de densité et l'image de celles du métabolisme.

Cette figure met bien en évidence l'importance énorme des facteurs de densité de population dans l'humus et l'importance considérable de l'activité métabolique dans la litière.

#### 4. — LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE DES PRINCIPALES ESPÈCES.

L'examen du tableau 33 montre nettement que l'importance relative de chaque espèce diffère considérablement. Ceci est illustré par la figure 38 où le pourcentage de participation de chacune des espèces à l'activité métabolique de chaque couche est représenté graphiquement.

Nous constatons que *Platynothrus peltifer* et *Steganacarus magnus*, deux espèces dont les individus sont particulièrement volumineux, participent, à eux seuls, pour plus de 50 %,

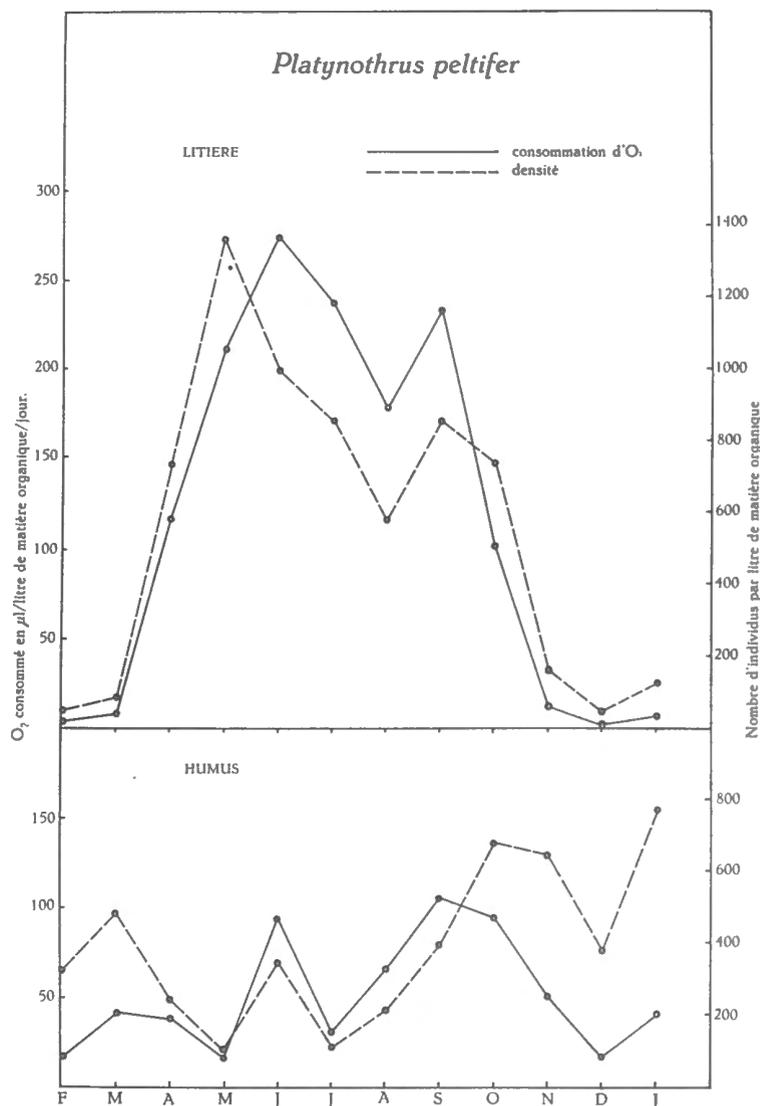


FIG. 39.

Variations mensuelles de densité et d'activité métabolique.

FIG. 39.

*Monthly fluctuations of density and metabolic activity.*

à la consommation totale d'oxygène. Les autres espèces n'ont qu'une activité bien faible et les Érémaeides (*Oppia* et *Suctobelba*), dont la densité est pourtant fort élevée (fig. 34), n'ont qu'une activité minimale.

Dans les paragraphes suivants, le comportement des principales espèces sera examiné à ce point de vue.

#### *Platynothrus peltifer*.

Dans le milieu étudié, cette espèce est très abondamment représentée, formant à elle seule 21,3 % de la faune des Oribatides de la litière et 10 % de celle de l'humus. Espèce volumineuse, elle représente 27 % de la biomasse totale de la litière. Ses besoins en oxygène sont donc considérables : elle utilise au total, 34,4 % de l'oxygène consommé dans l'humus.

L'examen des fluctuations de densité au cours du temps (fig. 39) montre qu'à toute augmentation de densité dans l'humus correspond une diminution dans la litière : durant les périodes climatiques favorables, l'espèce se trouve principalement dans la litière mais migre dans l'humus durant l'hiver. Aussi, le métabolisme étant fortement influencé par la température, l'activité de *Platynothrus peltifer* s'exerce essentiellement dans la litière. Cette espèce atteint dans cette couche son maximum de densité au mois de mai, ce n'est qu'en juin cependant qu'elle y développe pleinement son activité. A ce moment, elle utilise 43 % de l'oxygène consommé par l'ensemble de la faune durant cette période, comme l'illustre la figure 40

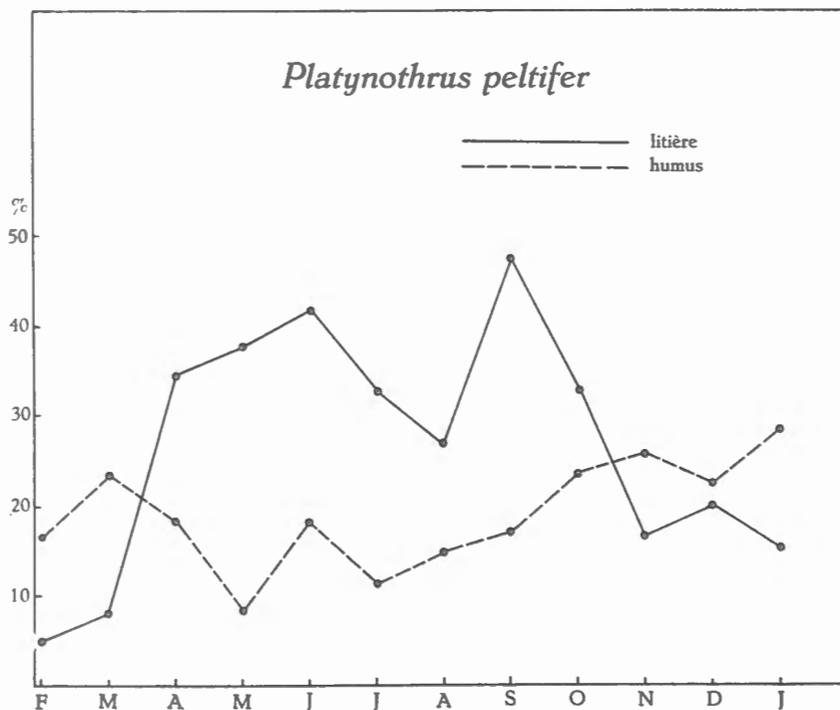


FIG. 40.

Variations mensuelles de la participation au métabolisme des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 40.

Monthly fluctuations of the participation in the metabolism of the Oribatids in each layer.

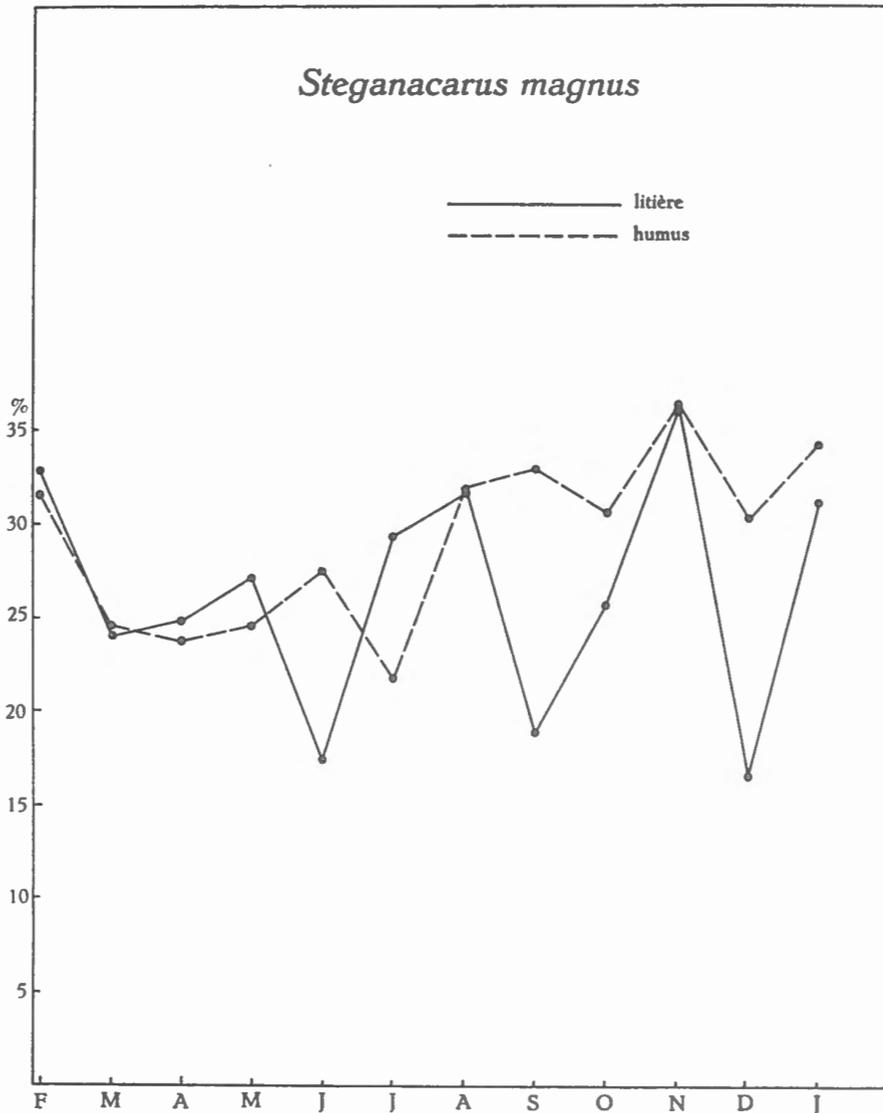


FIG. 41.

Variations mensuelles de la participation au métabolisme des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 41.

Monthly fluctuations of the participation in the metabolism of the Oribatids in each layer.

où est représentée la participation de *P. peltifer* au métabolisme total des Oribatides dans chacune des deux couches aux douze périodes considérées. L'importance énorme de cette espèce y apparaît très nettement : celle-ci peut même, à un certain moment (septembre), consommer la moitié environ (47 %) de l'oxygène utilisé par l'ensemble des Oribatides. Durant le mois de janvier, elle exerce une activité dominante dans l'humus où son métabolisme reste, malgré les conditions rigoureuses, nettement plus élevé que celui des autres espèces.

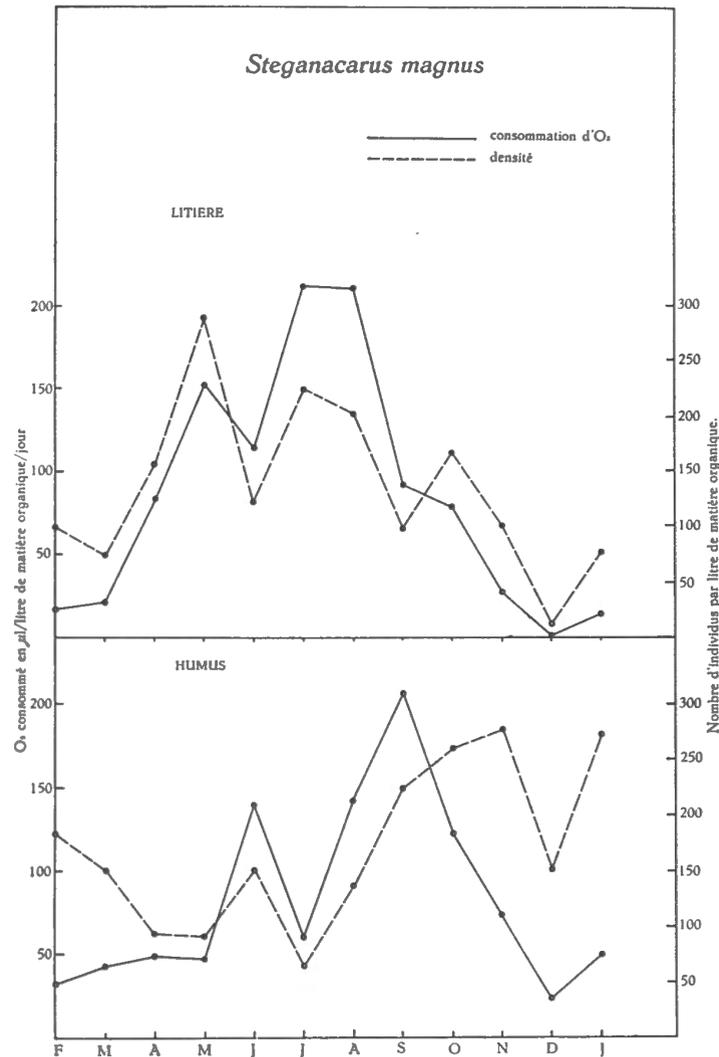


FIG. 42.

Variations mensuelles de densité et d'activité métabolique.

FIG. 42.

Monthly fluctuations of density and metabolic activity.

En conclusion, parmi les Oribatides, *Platynothrus peltifer* — avec *Steganacarus magnus* — joue le plus grand rôle dans le métabolisme des matières organiques. Les autres espèces développent, en regard de celles-ci, une activité dérisoire.

#### *Steganacarus magnus*.

Cette espèce présente une assez faible densité : elle ne représente que 5,3 % des Oribatides de la litière et 4,3 % des Oribatides de l'humus. Cependant, la taille des individus est considérable, de sorte que, en biomasse, ils forment une fraction beaucoup plus importante de

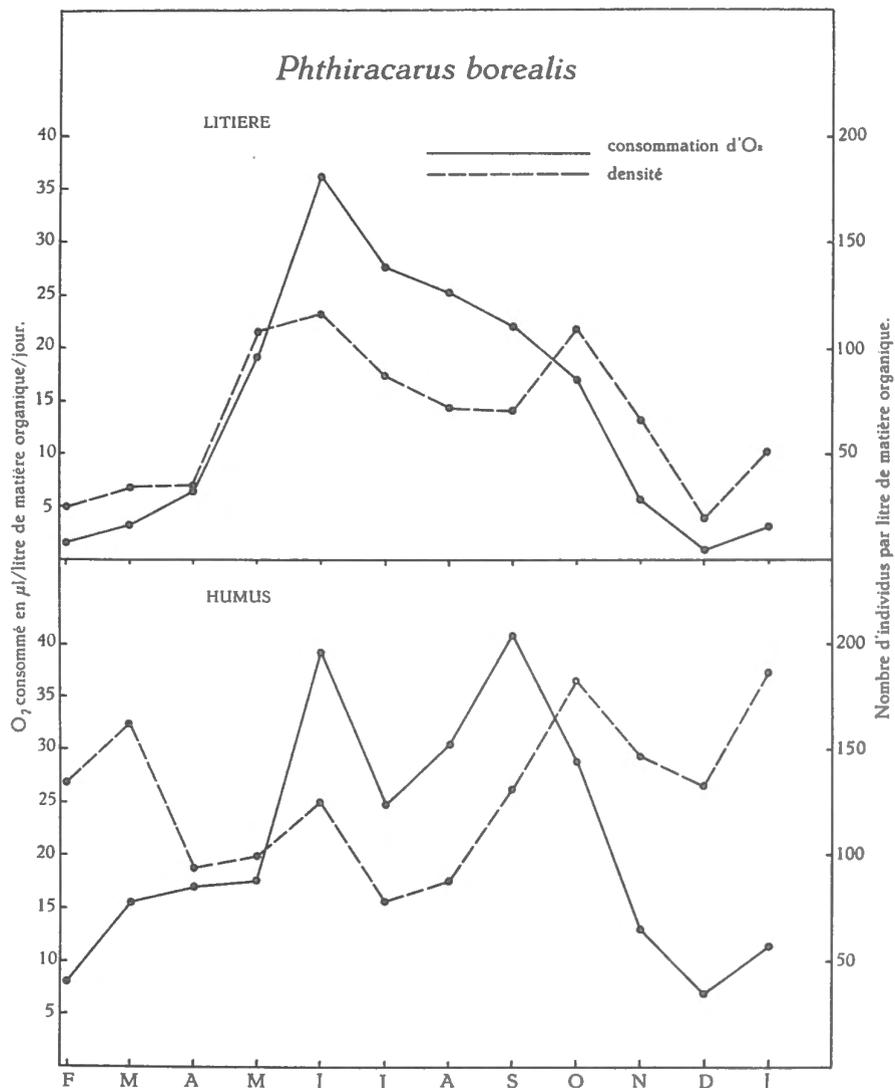


FIG. 43.

Variations mensuelles de densité et d'activité métabolique.

FIG. 43.

*Monthly fluctuations of density and metabolic activity.*

la faune : à elle seule, cette espèce intervient pour 37 % de la biomasse totale de la litière et pour 44 % de celle de l'humus. L'activité métabolique de *Steganacarus magnus* sera donc importante : au total, ces animaux participent au métabolisme des matières organiques à raison de 25,6 % de la consommation d'oxygène de la litière et de 29,4 % de celle de l'humus. La figure 41 montre que cette participation est fort constante au cours du temps, atteignant un maximum en novembre dans les deux couches (36,5 %) et un minimum en décembre dans la litière (16,4 %), en juillet dans l'humus (21,7 %). En effet, la figure 42 met en

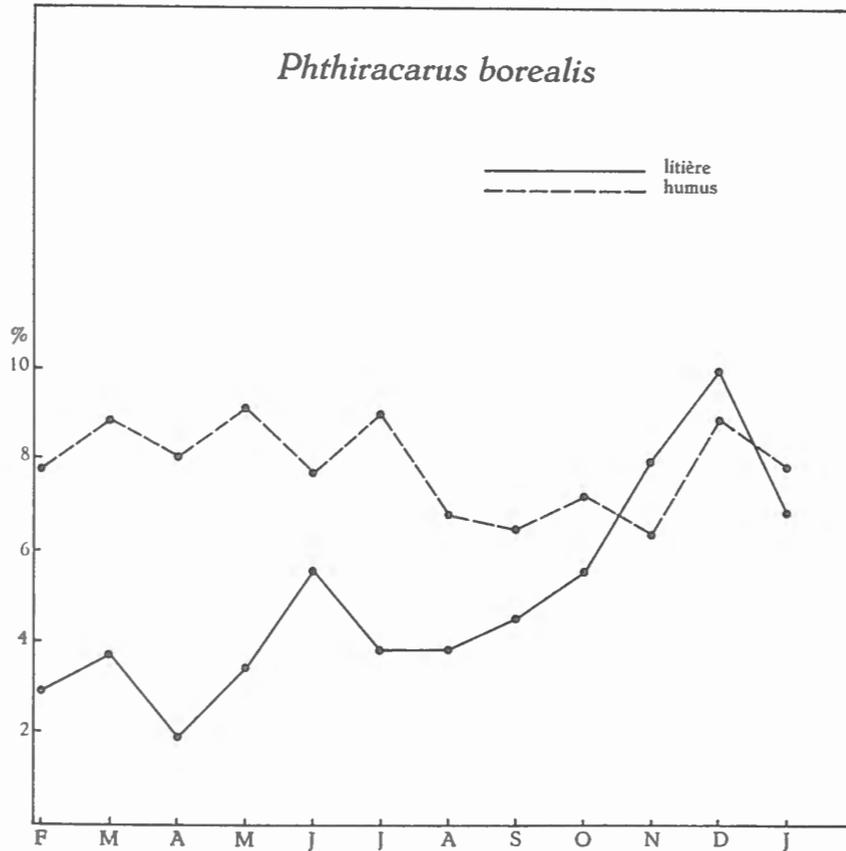


FIG. 44.

Variations mensuelles de la participation au métabolisme des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 44.

Monthly fluctuations of the participation in the metabolism of the Oribatids in each layer.

évidence la préférence de cet animal pour la litière au printemps et en été, pour l'humus durant la mauvaise saison. Nous constatons que, dans cette couche, la densité de cette espèce augmente régulièrement dès le mois de juillet pour atteindre un maximum en novembre. Son activité métabolique croît parallèlement mais atteint son maximum dès le mois de septembre — durant lequel elle utilise plus de 20 % de ses besoins annuels d'oxygène — pour décroître régulièrement par la suite malgré l'augmentation de densité, suite à l'abaissement progressif de la température durant cette période. Ceci illustre nettement à quel point la densité et la biomasse prises isolément ou même ensemble, peuvent donner une idée faussée de l'activité d'une population.

Dans la litière, cette espèce exerce essentiellement son activité durant les mois de juillet et août, période pendant laquelle elle utilise 40 % de ses besoins annuels d'oxygène.

**Phthiracarus borealis.**

Cette espèce aux individus assez volumineux n'est que faiblement représentée dans la chèneaie, comme le montre le tableau 34.

TABLEAU 34. — Importance relative de *Phthiracarus borealis*.

	Litière	Humus
Densité ... ..	2,64 %	3,30 %
Biomasse ... ..	3,83 %	7,12 %
Métabolisme ... ..	4,20 %	7,53 %

Cependant, sa biomasse et son activité métabolique sont relativement importants, particulièrement dans l'humus.

L'examen de la figure 43 montre que dans la litière, cette espèce atteint son maximum de densité au mois d'octobre mais développe son maximum d'activité métabolique au mois de juin. Dans l'humus, l'espèce est particulièrement fréquente en hiver et présente deux sommets d'activité métabolique, l'un en juin, l'autre en septembre.

La participation de *Phthiracarus borealis* au métabolisme de la litière (fig. 44) augmente assez régulièrement au cours du temps et atteint son maximum au mois de décembre. Nous constatons ainsi que, malgré une assez forte sensibilité au froid qui fait migrer ces animaux dans la couche profonde, cette espèce mérite le nom de « *borealis* » puisqu'elle exerce, durant l'hiver, une action importante dans la litière. De plus, indépendamment des facteurs saisonniers, sa participation au métabolisme de l'humus reste très constante dans le temps, variant entre 6,4 et 9,2 %. Dans ce milieu, cette espèce réagit parallèlement à l'ensemble des Oribatides.

**Nanhermannia elegantula.**

Cette espèce, aux individus de petite taille, n'est que faiblement représentée dans la litière (tabl. 35).

Dans l'humus elle forme 6,5 % du total des Oribatides dénombrés et, bien que sa biomasse ne soit que de 3,6 % de la biomasse de l'ensemble de la faune, elle consomme cependant, au total, près de 7 % de l'oxygène utilisé par les animaux dans cette couche.

TABLEAU 35. — Importance relative de *Nanhermannia elegantula*.

	Litière	Humus
Densité ... ..	3,60 %	6,50 %
Biomasse ... ..	1,30 %	3,60 %
Métabolisme ... ..	2,59 %	6,94 %

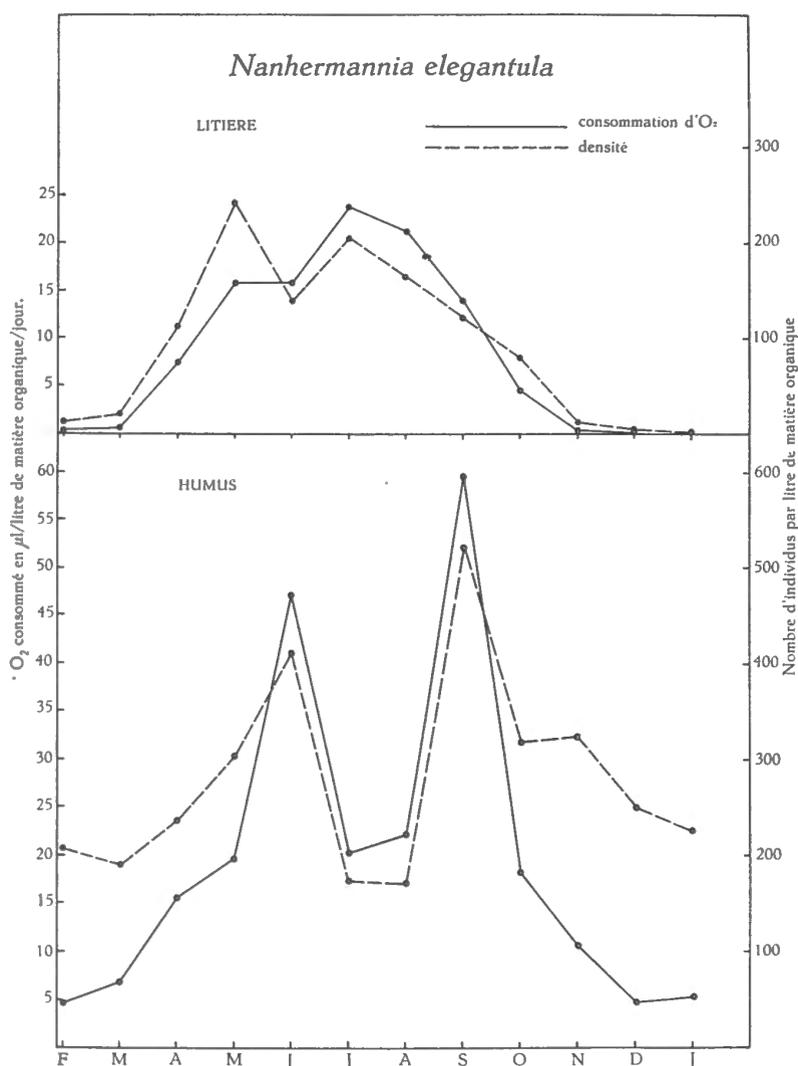


FIG. 45.

Variations mensuelles de densité et d'activité métabolique.

FIG. 45.

Monthly fluctuations of density and metabolic activity.

Septante-six pour cent des individus dénombrés ont été trouvés dans l'humus. Comme le montre la figure 45 cette espèce ne peuple la litière que du mois de mai à la fin août et présente son maximum d'activité métabolique en juillet. Par contre, dans l'humus, aux deux maxima de densité, en juin et septembre, correspondent les deux maxima d'activité. Dans cette couche, les variations de niveau métabolique de cette espèce sont considérables.

De l'examen de la figure 46, il ressort que, dans l'humus, *Nanhermannia elegantula* réagit assez différemment de l'ensemble des autres espèces : sa participation au métabolisme

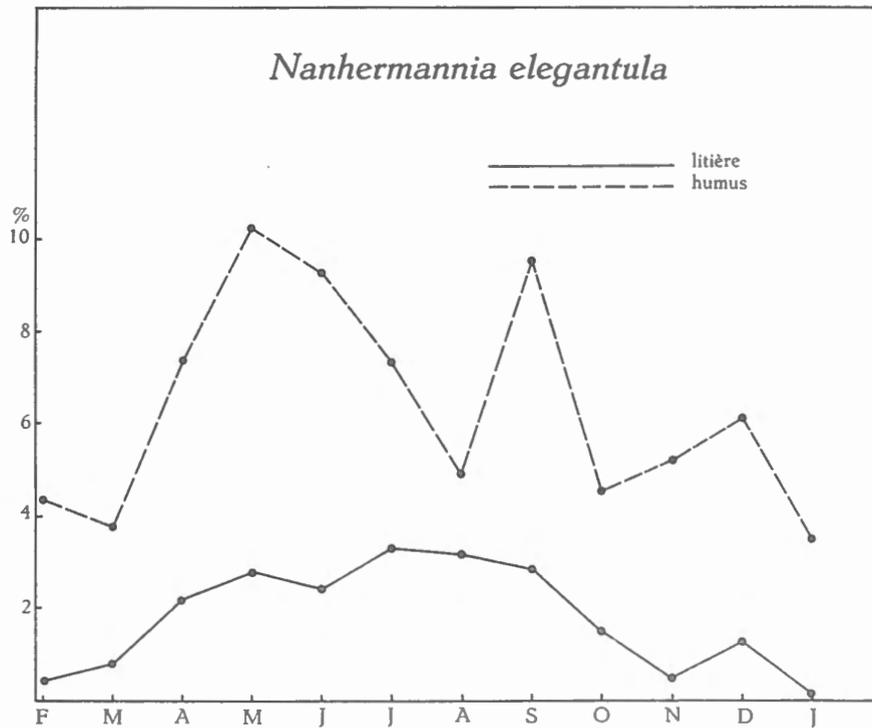


FIG. 46.

Variations mensuelles de la participation au métabolisme des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 46.

Monthly fluctuations of the participation in the metabolism of the Oribatids in each layer.

de la couche atteint environ 10 % au mois de mai et septembre mais tombe à des valeurs faibles aux autres périodes. C'est une des rares espèces à présenter un maximum d'activité relative aussi tôt dans l'année.

#### *Euzetes globulus*.

*Euzetes globulus* n'est que faiblement représenté dans nos milieux (tabl. 36). Cependant, les individus étant très volumineux, la biomasse de cette espèce est loin d'être négligeable. Sa participation au métabolisme annuel est de l'ordre de 4,5 % dans chacune des deux couches.

TABLEAU 36. — Importance relative de *Euzetes globulus*.

	Litière	Humus
Densité ... ..	1,0 %	0,7 %
Biomasse ... ..	6,4 %	7,0 %
Métabolisme ... ..	4,5 %	4,8 %

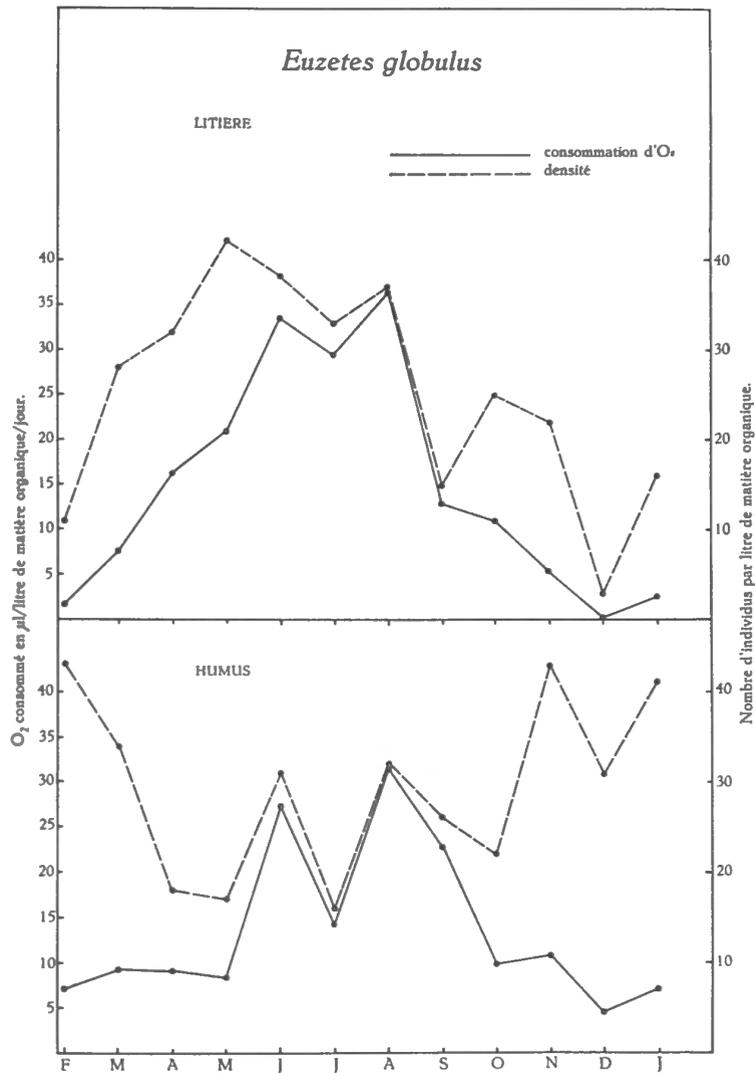


FIG. 47.

Variations mensuelles de densité et d'activité métabolique.

FIG. 47.

Monthly fluctuations of density and metabolic activity.

Pour l'ensemble des deux milieux, la densité de cette espèce reste fort constante au cours de l'année. *Euzetes globulus* est cependant plus fréquent dans la litière au printemps et en été; dans l'humus, elle atteint son maximum de densité en automne et en hiver (fig. 47).

Sous l'action de la température, le maximum d'activité métabolique se présente dans les deux couches en juin et en août. Remarquons enfin que l'importance relative de cette espèce est dérisoire en septembre et octobre (fig. 48). Par contre, sa participation au métabolisme de la litière est élevée au mois de novembre et surtout en mars.

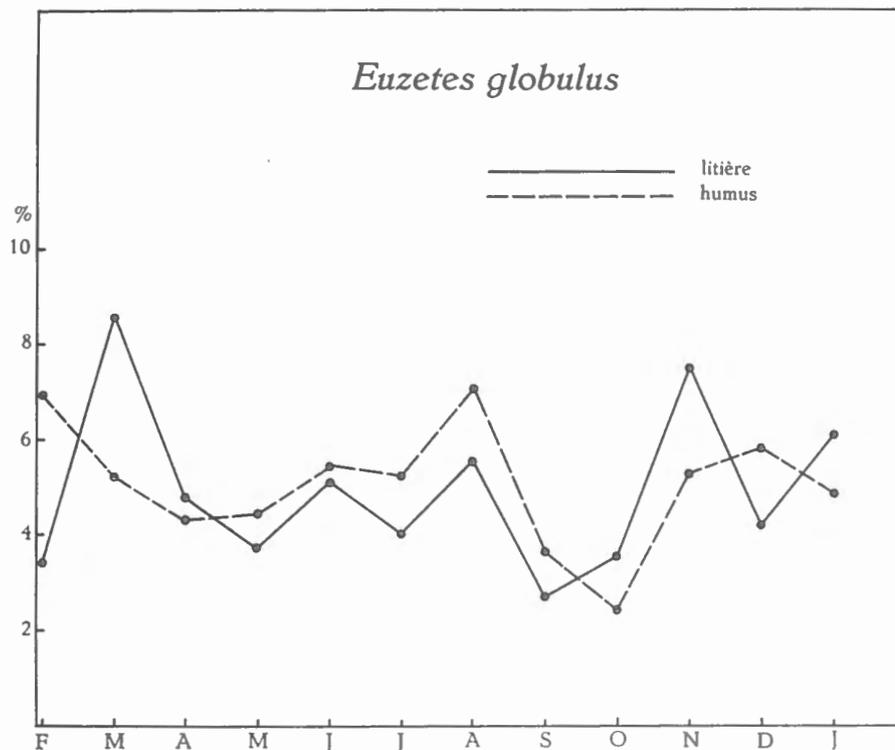


FIG. 48.

Variations mensuelles de la participation au métabolisme des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 48.

Monthly fluctuations of the participation in the metabolism of the Oribatids in each layer.

### **Tectocephus velatus.**

Les individus de cette espèce sont très abondants dans la chênaie étudiée où ils pullulent aussi bien en humus qu'en litière : la biomasse peu élevée et la faible quantité d'oxygène consommé sont dus à leur petite taille (tabl. 37).

TABLEAU 37. — Importance relative de *Tectocephus velatus*.

	Litière	Humus
Densité ... ..	8,9 %	9,5 %
Biomasse ... ..	0,7 %	1,2 %
Métabolisme ... ..	2,0 %	3,4 %

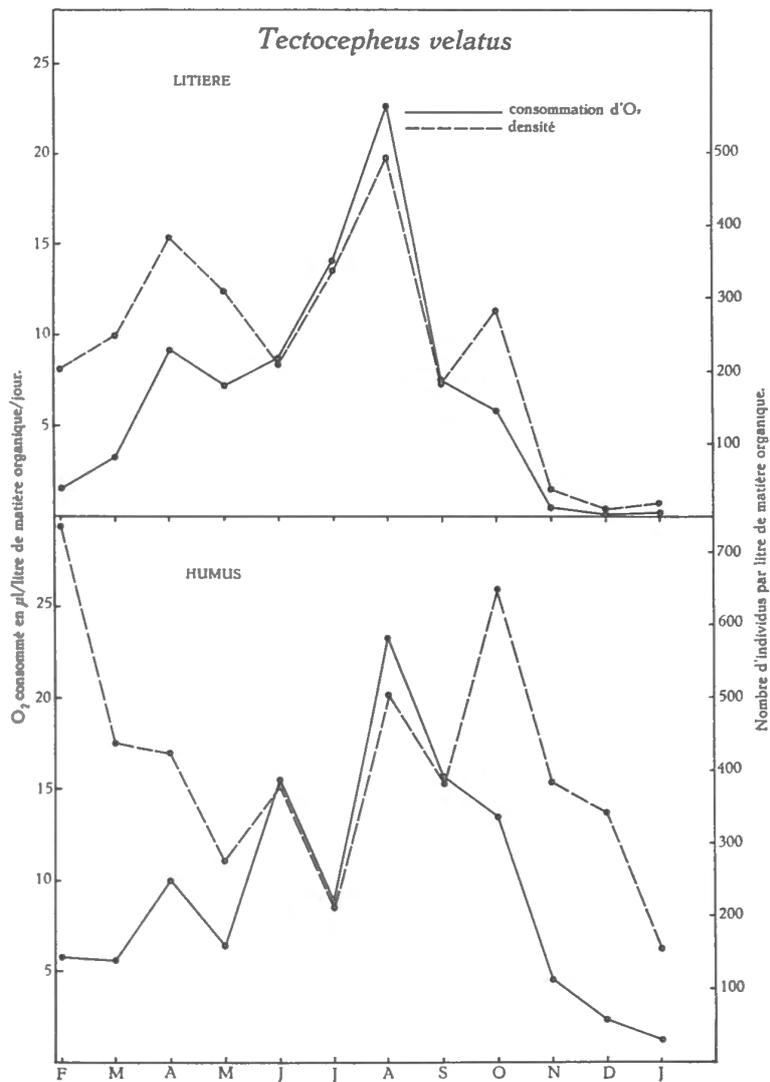


FIG. 49.  
Variations mensuelles de densité et d'activité métabolique.

FIG. 49.  
Monthly fluctuations of density and metabolic activity.

L'examen des figures 49 et 50 montre que cette espèce est extrêmement fréquente en hiver dans l'humus. Dans la litière, le maximum de densité est atteint au mois d'août, période durant laquelle *Tectocephus velatus* exerce, dans les deux couches, son maximum d'activité. A ce moment, cette espèce intervient pour plus de 5 % dans le métabolisme de l'humus; il en est de même au mois de février.

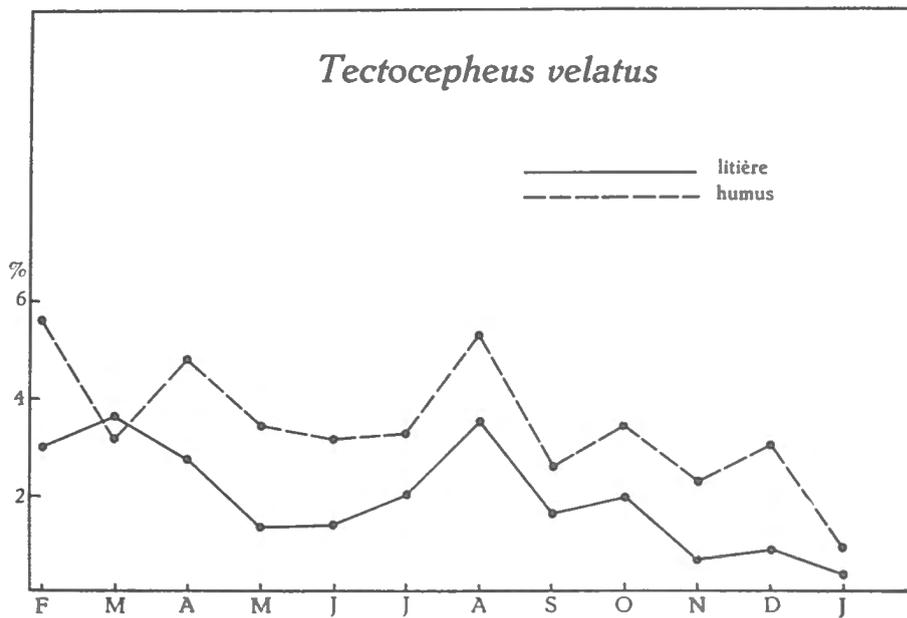


FIG. 50.

Variations mensuelles de la participation au métabolisme des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 50.

Monthly fluctuations of the participation in the metabolism of the Oribatids in each layer.

### *Suctobelba subtrigona*.

Cette espèce aux individus de très petite taille (poids moyen 1,3  $\mu\text{g}$ ) est fort abondante dans notre milieu, spécialement dans l'humus où on la trouve, en moyenne, à raison de 1.100 individus par litre de matière organique. Dans cette couche, elle forme à elle seule 26,5 % du total des individus recensés (tabl. 38). Bien que sa biomasse y soit minime, sa participation au métabolisme des matières organiques y reste appréciable.

TABLEAU 38. — Importance relative de *Suctobelba subtrigona*.

	Litière	Humus
Densité ... ..	9,4 %	26,5 %
Biomasse ... ..	0,2 %	1,0 %
Métabolisme ... ..	0,9 %	4,2 %

Dans la litière (fig. 51 et 52), la croissance de cette population se poursuit régulièrement de février à août pour décroître régulièrement par la suite. La courbe de consommation d'oxygène est encore plus régulière, présentant son maximum en plein été. Cependant, la participation de l'espèce au métabolisme de cette couche ne se modifie pratiquement pas

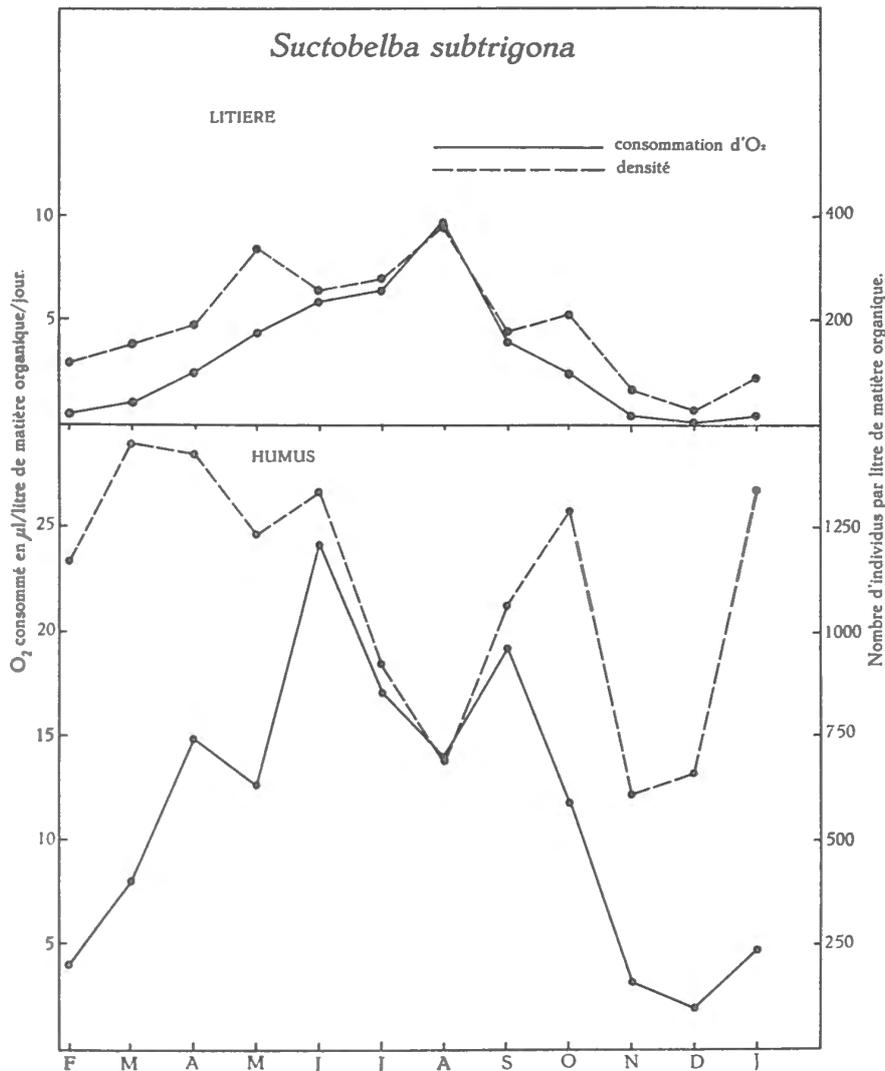


FIG. 51.

Variations mensuelles de densité et d'activité métabolique.

FIG. 51.

Monthly fluctuations of density and metabolic activity.

au cours de l'année et reste à un niveau extrêmement bas (1 %) malgré une densité d'individus relativement élevée. Dans la couche humifiée, les individus sont particulièrement fréquents en hiver. La chute de densité observée au mois d'août doit être mise en rapport avec l'accroissement de population observé à cette période dans la litière. Il est probable qu'à cette époque, cette espèce thermophile migre dans la couche superficielle où la température est légèrement plus élevée que dans l'humus. Le maximum d'activité métabolique se présente au mois de juin mais c'est durant le mois d'avril que *Suctobelba subtrigona* participe le plus énergiquement au métabolisme de l'humus.

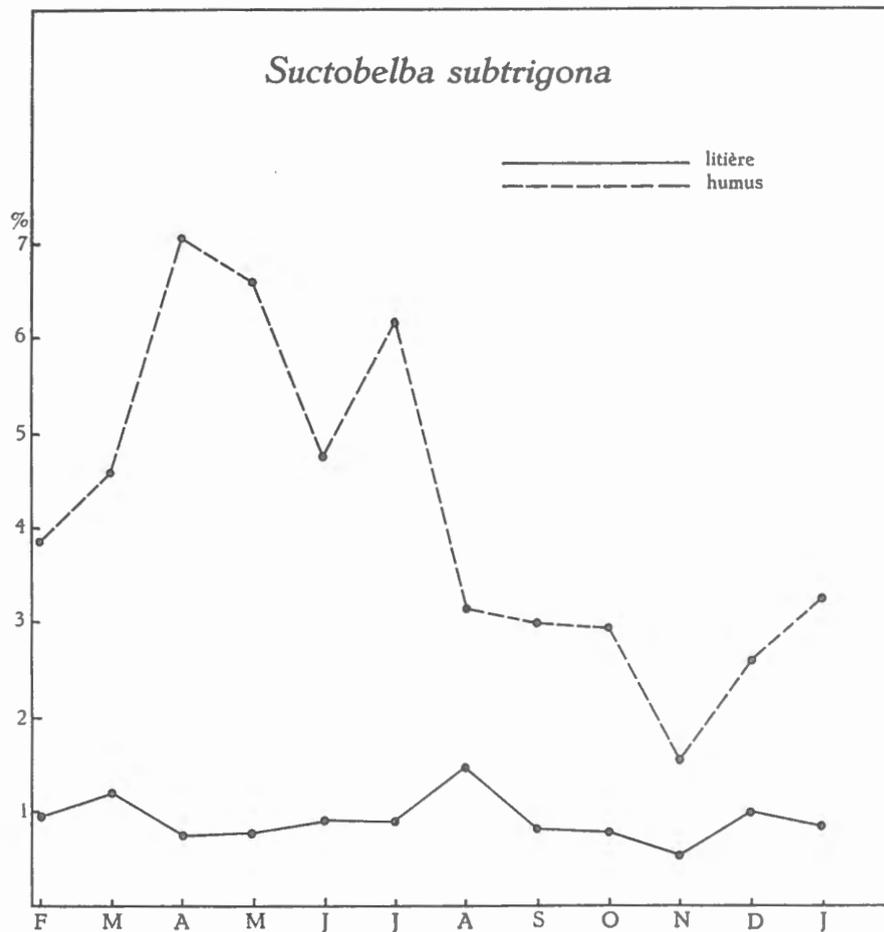


FIG. 52.

Variations mensuelles de la participation au métabolisme des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 52.

Monthly fluctuations of the participation in the metabolism of the Oribatids in each layer.

### *Oribatella quadricornuta.*

Après avoir étudié le comportement d'une espèce essentiellement inféodée à la couche profonde, nous examinerons maintenant une espèce principalement représentée dans la litière.

Comme l'indique le tableau 39, cette espèce représente 5,4 % du total des individus dénombrés dans la litière alors qu'elle ne forme que 0,9 % de celui de l'humus.

L'examen des figures 53 et 54 montre que *Oribatella quadricornuta* a un comportement très particulier. En litière, sa densité est maximale au mois d'avril et décroît au cours de l'année suivant un processus en dents de scie dont les sommets sont espacés de trois en trois mois. Il est probable (LEBRUN, 1964) que chaque sommet corresponde à une nouvelle génération, l'espèce se reproduisant donc trois fois par an. L'abaissement progressif de ces sommets au cours de l'année doit être mis en parallèle avec la disparition progressive

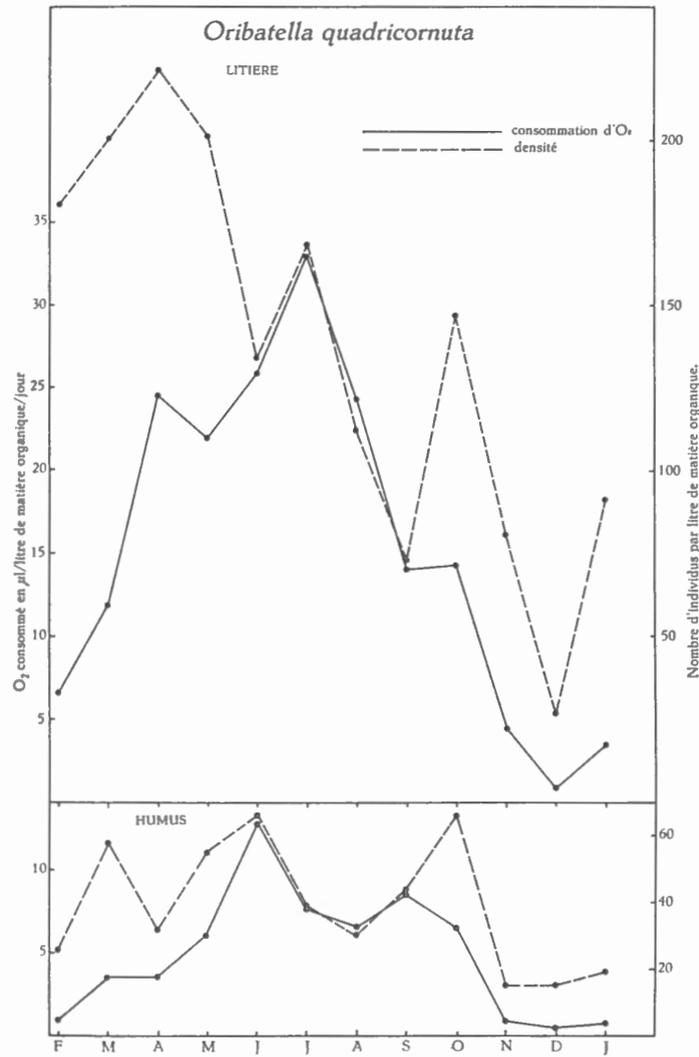


FIG. 53.

Variations mensuelles de densité et d'activité métabolique.

FIG. 53.

Monthly fluctuations of density and metabolic activity.

TABEAU 39. — Importance relative de *Oribatella quadricornuta*.

	Litière	Humus
Densité ... ..	5,4 %	0,9 %
Biomasse ... ..	4,0 %	1,1 %
Métabolisme ... ..	4,6 %	1,7 %

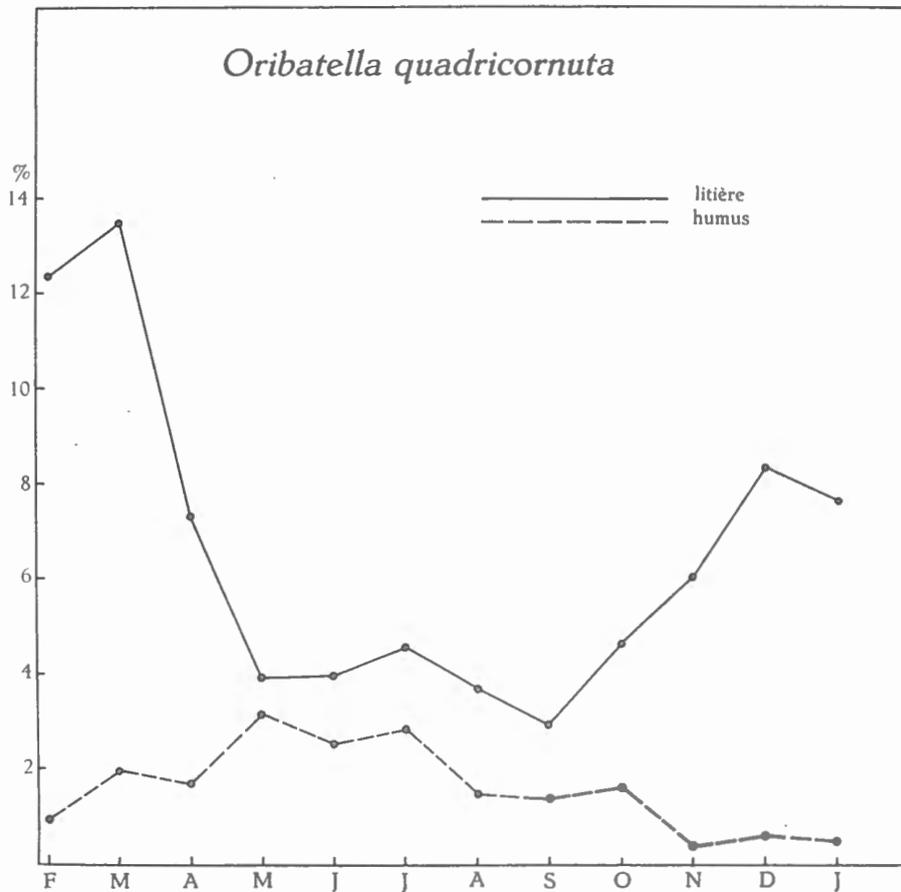


FIG. 54.

Variations mensuelles de la participation au métabolisme des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 54.

Monthly fluctuations of the participation in the metabolism of the Oribatids in each layer.

de la matière organique. L'espèce occuperait ainsi à ces quatre périodes tout l'espace qui lui est disponible. Régie par la température, la courbe de consommation d'oxygène présente son maximum au mois de juillet et se dispose assez symétriquement de part et d'autre de ce point. Cependant, la participation de *O. quadricornuta* au métabolisme de la litière est élevée uniquement durant la saison froide. Donc, à l'inverse de la majorité des Oribatides, cette espèce résiste fort bien à des conditions climatiques défavorables.

#### **Parachipteria willmanni.**

Comme l'indique le tableau 40, cette espèce vit préférentiellement dans la litière. L'examen des fluctuations de densité dans les deux couches (fig. 55) montre qu'elle y est sensiblement plus fréquente en été qu'en hiver. De plus, dès le mois de septembre, l'espèce semble migrer dans l'humus. Enfin, elle présente les maxima de densité dans les deux couches

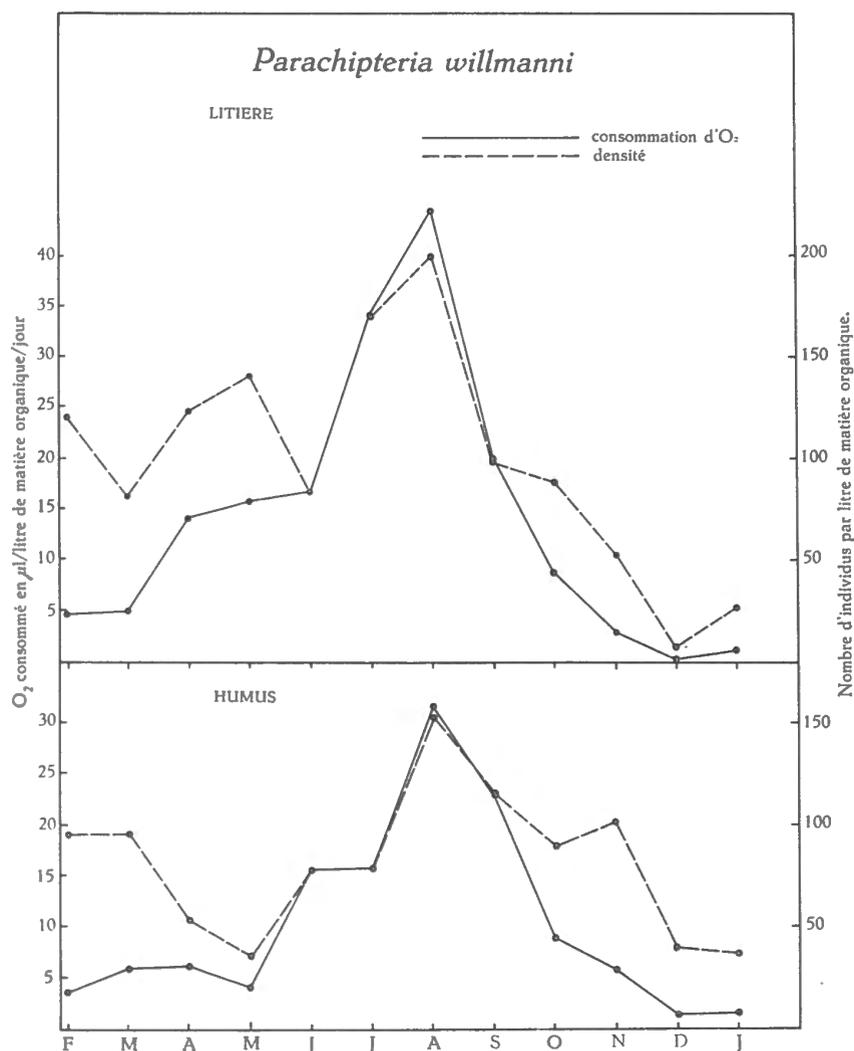


FIG. 55.

Variations mensuelles de densité et d'activité métabolique.

FIG. 55.

Monthly fluctuations of density and metabolic activity.

TABLEAU 40. — Importance relative de *Parachipteria willmanni*.

	Litière	Humus
Densité ... ..	3,9 %	1,9 %
Biomasse ... ..	3,0 %	2,3 %
Métabolisme ... ..	4,2 %	3,6 %



FIG. 56.

Variations mensuelles de la participation au métabolisme des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 56.

Monthly fluctuations of the participation in the metabolism of the Oribatids in each layer.

au mois d'août. A ce moment également, son métabolisme est maximal et sa participation au métabolisme de chaque couche atteint près de 7 % (fig. 56). Remarquons enfin que durant les mois de février et mars, malgré sa faible densité, *Parachipteria willmanni* remplit un rôle non négligeable dans la litière où sa participation métabolique s'élève au-delà de 8 %.

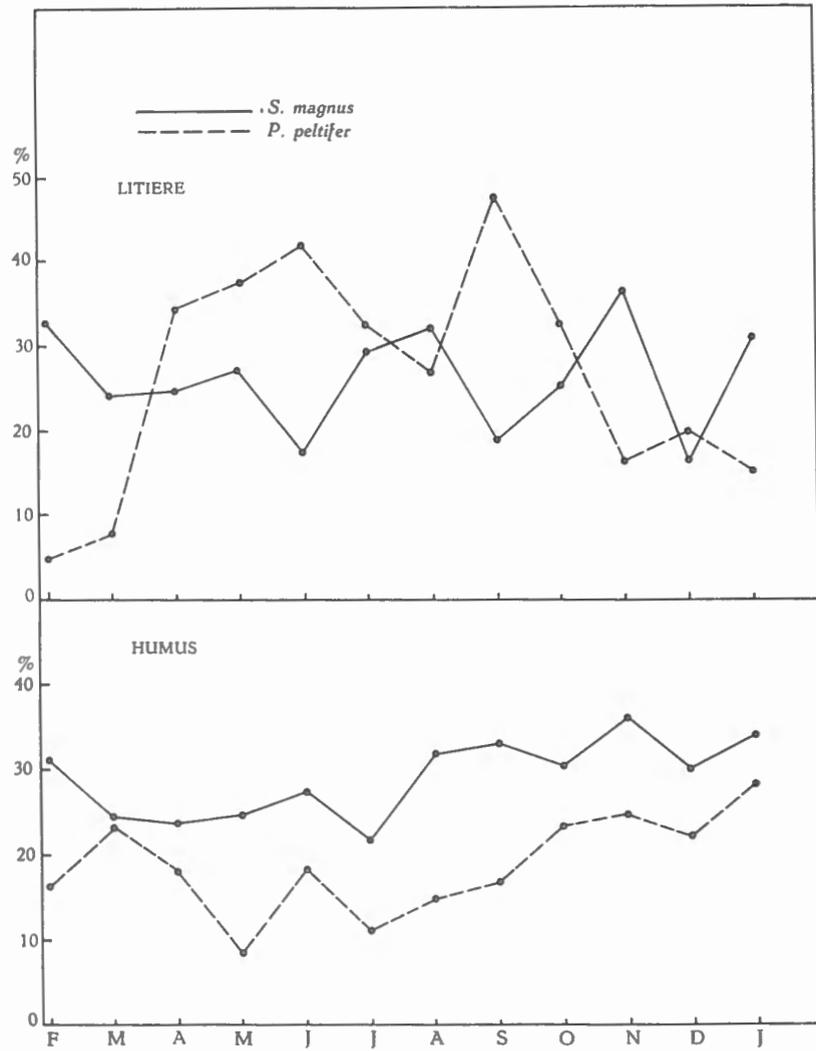


FIG. 57.

Variations mensuelles de participation de *Steganacarus magnus* et *Platynothrus peltifer* au métabolisme des Oribatides dans chacune des deux couches.

FIG. 57.

Monthly fluctuations of participation of *Steganacarus magnus* and *Platynothrus peltifer* in the total metabolism of the Oribatids.

### 5. — VUE SYNTHÉTIQUE DE L'ACTIVITÉ MÉTABOLIQUE DES ESPÈCES.

Après avoir étudié le comportement global de la faune, puis celui des principales espèces, c'est-à-dire de celles dont la participation métabolique annuelle est supérieure à 3 % du métabolisme total d'au moins une des deux couches, nous envisageons ici l'analyse de la répartition entre les espèces du métabolisme total observé dans chaque couche; nous entreprenons donc l'étude de leur activité relative.

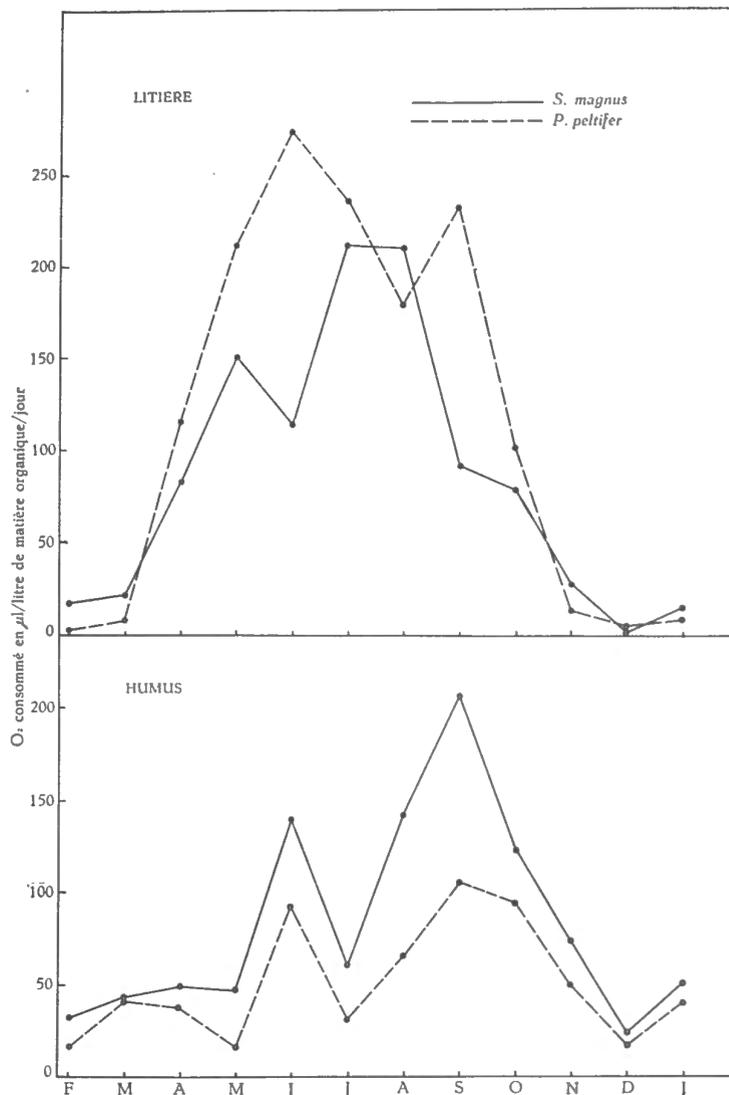


FIG. 58.

Variations de la consommation d'oxygène des populations de *Steganacarus magnus* et *Platynothrus peltifer* dans chacune des deux couches.

FIG. 58.

*Fluctuation of the monthly O<sub>2</sub>-consumption of Steganacarus magnus and Platynothrus peltifer in each of the two layers.*

Nous avons vu que les gros consommateurs d'oxygène, pendant toute l'année, sont incontestablement *Steganacarus magnus* et *Platynothrus peltifer*. Au total, on peut leur attribuer 60 % de la consommation d'oxygène observée dans la litière et 50 % de celle observée dans l'humus. L'examen de la figure 57 montre que dans l'humus, l'activité relative de *S. magnus* est toujours plus élevée que celle de *P. peltifer*. Les variations d'activité relative de ces deux espèces au cours de l'année évoluent indépendamment l'une de l'autre. Par contre, les variations de participation de ces deux espèces au métabolisme de la litière sont franchement

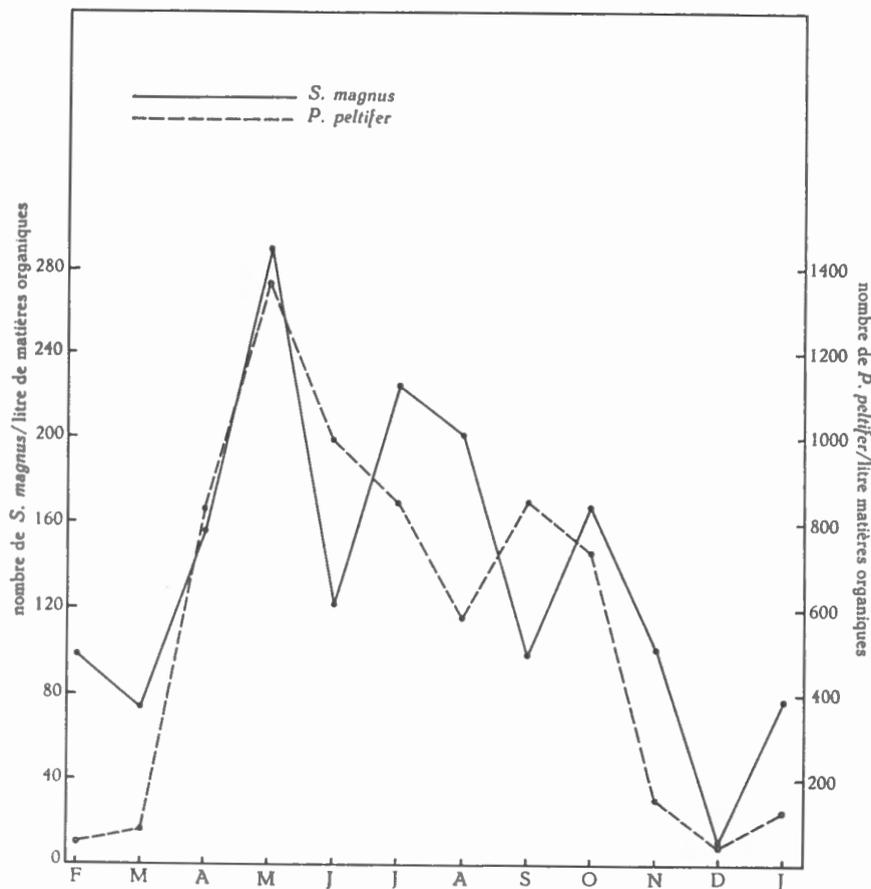


FIG. 59.

Variations mensuelles de densité des populations de *Steganacarus magnus* et *Platynothrus peltifer*.

FIG. 59.

Monthly fluctuations of density of *Steganacarus magnus* and *Platynothrus peltifer*.

opposées : aux maxima observés pour *P. peltifer* en juin et en septembre correspondent des minima pour *S. magnus*. Inversement, aux maxima de *S. magnus* en août, novembre et janvier, correspondent des minima pour *P. peltifer*.

Le fait que la participation des espèces est exprimée sous forme de pourcentage du métabolisme total expliquerait ces variations inverses : si ces deux espèces sont pratiquement seules responsables de l'activité de la litière, à toute augmentation de participation métabolique de l'une doit correspondre une diminution de participation de l'autre. Là n'est cependant pas l'explication totale du phénomène observé. En effet, si nous considérons la figure 58 où sont représentées les variations de consommation d'oxygène dans les deux couches par ces deux espèces, nous constatons que, dans l'humus, les fluctuations de leur activité métabolique sont fort semblables alors que, dans la litière, elles sont, durant la bonne saison (d'avril à octobre), plutôt opposées, ce qui apparaît encore plus nettement à l'examen des variations de densité (fig. 59).

On pourrait expliquer ces variations opposées par un phénomène de concurrence alimentaire. Cependant, les travaux de SCHUSTER (1956) et de WALLWORK (1958) entre autres, montrent que ces deux espèces peuvent être classées parmi les « macrophytophage non selective feeders ». Dans notre milieu, la quantité de matière organique de la litière est certainement toujours amplement suffisante pour satisfaire les besoins de ces animaux. Il semblerait donc que ces deux espèces présentent de légères différences de réaction aux facteurs climatiques. Les variations de ceux-ci seraient suffisamment tamponnées dans l'humus pour ne pas influencer sélectivement une des deux espèces considérées, alors que, dans la litière, elles marqueraient électivement leurs effets. Le travail de LEBRUN (1964) montre (tabl. 41) que *Platynothrus peltifer* et *Steganacarus magnus* présentent le même type de réactions aux variations de température. Par contre, dans la litière, où les variations de teneur en eau sont peu tamponnées, *S. magnus* manifesterait une plus grande réactivité aux facteurs hydriques de son milieu que *P. peltifer*.

TABLEAU 41.

Valeur des coefficients de corrélation de Spearman calculés par LEBRUN (1964).

TABLE 41.

Values of Spearman rank correlation coefficients calculated by LEBRUN (1964).

	<i>S. magnus</i>		<i>P. peltifer</i>	
	Litière	Humus	Litière	Humus
$r_s$ Densité/Température .. ... ..	0,769	-0,566	0,748	-0,566
$r_s$ Densité/Teneur en eau ... ..	0,467	0,248	0,237	0,264

$r_s$  Densité/Température : Corrélation entre la densité moyenne mensuelle et la température moyenne des 30 jours précédant la prise des échantillons.

$r_s$  Densité/Teneur en eau : Corrélation entre la densité moyenne mensuelle et la teneur en eau moyenne des 25 échantillons prélevés chaque mois.

En plus de ces deux espèces dominantes, d'autres espèces participent activement au métabolisme de la pédofaune. Nous avons noté au tableau 42 la participation relative au métabolisme mensuel de toutes les espèces dont l'activité dépasse 1 % de l'activité mensuelle de l'ensemble de la faune de la couche considérée. Il y apparaît que le nombre d'espèces qui interviennent pour plus de 5 % dans le métabolisme mensuel est de l'ordre de 4 ou 5. Ce nombre est plus élevé dans la litière que dans l'humus durant la saison froide (de décembre à mars). Durant le reste de l'année, l'activité de la litière n'est dominée que par 2 à 4 espèces. Ceci apparaît également à la figure 60 où nous avons représenté, pour chacune des périodes, l'importance relative des différentes espèces qui justifient 75 % de l'activité développée par les Oribatides de la couche considérée. De plus, afin de restituer à ces pourcentages leur signification relative pour l'ensemble de l'année, nous avons représenté graphiquement la quantité d'oxygène consommé mensuellement par la faune.

Ici encore, on est frappé par l'importance extraordinaire de *Platynothrus peltifer* et *Steganacarus magnus*.

D'autre part, il apparaît que dans la litière, aux mois de juillet ou septembre, par

exemple, l'essentiel du « travail » est fourni par un petit nombre d'espèces alors que, dans l'humus à la même période, la répartition de la tâche entre les espèces est beaucoup plus large.

Dans l'ensemble, d'ailleurs, un assez grand nombre d'espèces est nécessaire dans l'humus pour justifier les 75 % du total de l'oxygène consommé. En effet, la litière peut être considérée comme un milieu exigeant, sujet à des variations accusées de microclimat, n'acceptant que des espèces résistantes. Par contre, l'humus est un milieu plus réceptif, pouvant abriter des espèces sensibles aux rigueurs climatiques. De plus, ce milieu accueillera les espèces lors de la disparition de la couche de litière, peu avant la chute des feuilles et durant tout l'hiver, jusqu'à ce que la litière forme à nouveau, au printemps, un milieu colonisable par la faune.

TABLEAU 42.

Pourcentage de participation au métabolisme mensuel des espèces dont l'activité est supérieure à 1 % de l'activité mensuelle développée par l'ensemble des Oribatides de la couche considérée.

TABLE 42.

Percentage of participation in the monthly metabolism of the species whose activity is higher than 1 % of the monthly activity exhibited by the total Oribatids of a given layer.

Litière		Humus	
<b>Février.</b>			
<i>S. magnus</i> .. ... .. .	32,8	<i>S. magnus</i> .. ... .. .	31,4
<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	12,4	<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	16,5
<i>D. onustus</i> . ... .. .	10,7	<i>P. borealis</i> .. ... .. .	7,8
<i>P. willmanni</i> ... .. .	8,5	<i>E. globulus</i> . ... .. .	6,9
<i>C. cuspidatus</i> ... .. .	5,6	<i>T. velatus</i> .. ... .. .	5,6
<i>C. marginatus</i> ... .. .	5,6	<i>N. elegantula</i> ... .. .	4,4
<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	5,0	<i>S. subtrigona</i> ... .. .	3,9
<i>E. globulus</i> . ... .. .	3,4	<i>P. willmanni</i> ... .. .	3,5
<i>T. velatus</i> .. ... .. .	3,0	<i>N. silvestris</i> ... .. .	3,3
<i>P. borealis</i> .. ... .. .	2,9	<i>C. cuspidatus</i> ... .. .	2,2
<i>O. ornata</i> ... .. .	2,4	<i>O. subpectinata</i> .. ... .. .	2,0
<i>H. granulata</i> ... .. .	1,1	<i>D. onustus</i> . ... .. .	1,8
		<i>P. ardua</i> ... .. .	1,4
		<i>N. palustris</i> ... .. .	1,4
		<i>O. ornata</i> ... .. .	1,1
<b>Mars.</b>			
<i>S. magnus</i> .. ... .. .	20,0	<i>S. magnus</i> .. ... .. .	24,4
<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	13,5	<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	23,5
<i>E. globulus</i> . ... .. .	8,6	<i>P. borealis</i> .. ... .. .	8,8
<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	7,9	<i>E. globulus</i> . ... .. .	5,2
<i>C. cuspidatus</i> ... .. .	7,0	<i>S. subtrigona</i> ... .. .	4,6
<i>C. marginatus</i> ... .. .	6,0	<i>N. silvestris</i> ... .. .	3,9
<i>P. willmanni</i> ... .. .	5,6	<i>M. semirufus</i> ... .. .	3,8
<i>D. onustus</i> . ... .. .	4,3	<i>P. willmanni</i> ... .. .	3,3
<i>P. borealis</i> .. ... .. .	3,7	<i>T. velatus</i> .. ... .. .	3,2
<i>T. velatus</i> .. ... .. .	3,6	<i>P. ardua</i> ... .. .	2,8
<i>D. auritus</i> .. ... .. .	2,6	<i>H. rufulus</i> .. ... .. .	2,1
<i>M. semirufus</i> ... .. .	2,4	<i>C. marginatus</i> ... .. .	2,1
<i>O. ornata</i> ... .. .	1,8	<i>O. quadricornuta</i> ... .. .	2,0
<i>H. rufulus</i> .. ... .. .	1,2	<i>O. subpectinata</i> .. ... .. .	1,9
<i>S. subtrigona</i> ... .. .	1,2	<i>D. onustus</i> . ... .. .	1,7
		<i>O. quadricarinata</i> ... .. .	1,1
		<i>O. nova</i> ... .. .	1,1

TABLEAU 42 (suite). — TABLE 42 (continued).

Litière		Humus	
<b>Avril.</b>			
<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	34,4	<i>S. magnus</i> .. ... .. .	23,7
<i>S. magnus</i> .. ... .. .	24,8	<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	18,3
<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	7,3	<i>P. borealis</i> .. ... .. .	8,0
<i>E. globulus</i> . ... .. .	4,8	<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	7,4
<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	4,2	<i>S. subtrigona</i> .. ... .. .	7,1
<i>C. cuspidatus</i> .. ... .. .	3,7	<i>D. auritus</i> .. ... .. .	4,8
<i>D. onustus</i> . ... .. .	3,0	<i>E. globulus</i> . ... .. .	4,3
<i>M. semirufus</i> .. ... .. .	2,8	<i>N. silvestris</i> .. ... .. .	3,7
<i>T. velatus</i> .. ... .. .	2,7	<i>P. ardua</i> ... .. .	3,7
<i>C. marginatus</i> .. ... .. .	2,3	<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	2,9
<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	2,2	<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	1,7
<i>P. borealis</i> .. ... .. .	1,9	<i>H. rufulus</i> .. ... .. .	1,7
		<i>O. subpectinata</i> .. ... .. .	1,5
		<i>O. quadricarinata</i> .. ... .. .	1,5
		<i>C. cuspidatus</i> .. ... .. .	1,3
		<i>O. ornata</i> ... .. .	1,2
		<i>D. onustus</i> . ... .. .	1,1
		<i>M. semirufus</i> .. ... .. .	1,0
<b>Mai.</b>			
<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	37,6	<i>S. magnus</i> .. ... .. .	24,5
<i>S. magnus</i> .. ... .. .	27,1	<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	10,2
<i>D. onustus</i> . ... .. .	5,9	<i>P. borealis</i> .. ... .. .	9,2
<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	3,9	<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	8,4
<i>E. globulus</i> . ... .. .	3,7	<i>S. subtrigona</i> .. ... .. .	6,6
<i>P. borealis</i> .. ... .. .	3,4	<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	6,2
<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	2,8	<i>E. globulus</i> . ... .. .	4,4
<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	2,8	<i>P. ardua</i> ... .. .	3,6
<i>C. cuspidatus</i> .. ... .. .	1,7	<i>T. velatus</i> .. ... .. .	3,4
<i>C. marginatus</i> .. ... .. .	1,7	<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	3,1
<i>M. semirufus</i> .. ... .. .	1,4	<i>O. subpectinata</i> .. ... .. .	3,0
<i>T. velatus</i> .. ... .. .	1,3	<i>C. incisus</i> .. ... .. .	2,3
		<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	2,1
		<i>D. onustus</i> . ... .. .	1,6
		<i>C. marginatus</i> .. ... .. .	1,4
		<i>O. ornata</i> ... .. .	1,4
		<i>O. nova</i> ... .. .	1,3
		<i>H. rufulus</i> .. ... .. .	1,2
		<i>O. quadricarinata</i> .. ... .. .	1,2
<b>Juin.</b>			
<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	41,7	<i>S. magnus</i> .. ... .. .	27,4
<i>S. magnus</i> .. ... .. .	17,4	<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	18,4
<i>P. borealis</i> .. ... .. .	5,5	<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	9,3
<i>E. globulus</i> . ... .. .	5,1	<i>P. borealis</i> .. ... .. .	7,7
<i>D. onustus</i> . ... .. .	4,4	<i>E. globulus</i> . ... .. .	5,4
<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	4,0	<i>S. subtrigona</i> .. ... .. .	4,8
<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	2,6	<i>N. silvestris</i> .. ... .. .	3,3
<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	2,4	<i>T. velatus</i> .. ... .. .	3,1
<i>C. marginatus</i> .. ... .. .	2,1	<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	3,1
<i>D. auritus</i> .. ... .. .	2,0	<i>P. ardua</i> ... .. .	2,6
<i>M. semirufus</i> .. ... .. .	1,9	<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	2,5
<i>C. cuspidatus</i> .. ... .. .	1,8	<i>D. onustus</i> . ... .. .	1,9
<i>T. velatus</i> .. ... .. .	1,3	<i>O. subpectinata</i> .. ... .. .	1,7
		<i>M. semirufus</i> .. ... .. .	1,2

TABLEAU 42 (suite). — TABLE 42 (continued).

Litière		Humus	
<b>Juillet.</b>			
<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	32,6	<i>S. magnus</i> .. ... .. .	21,8
<i>S. magnus</i> .. ... .. .	29,3	<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	11,2
<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	4,7	<i>P. borealis</i> .. ... .. .	9,0
<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	4,5	<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	7,3
<i>E. globulus</i> . ... .. .	4,1	<i>S. subtrigona</i> .. ... .. .	6,2
<i>P. borealis</i> .. ... .. .	3,8	<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	5,8
<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	3,3	<i>E. globulus</i> . ... .. .	5,2
<i>D. onustus</i> . ... .. .	2,7	<i>N. silvestris</i> .. ... .. .	4,7
<i>C. cuspidatus</i> .. ... .. .	2,2	<i>T. velatus</i> .. ... .. .	3,2
<i>T. velatus</i> .. ... .. .	2,0	<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	2,8
<i>C. marginatus</i> .. ... .. .	1,6	<i>O. subpectinata</i> .. ... .. .	2,7
<i>D. auritus</i> .. ... .. .	1,2	<i>M. semirufus</i> .. ... .. .	2,3
<i>H. rufulus</i> .. ... .. .	1,2	<i>H. rufulus</i> .. ... .. .	2,0
<i>M. semirufus</i> .. ... .. .	1,0	<i>C. cuspidatus</i> .. ... .. .	1,7
		<i>O. quadricarinata</i> .. ... .. .	1,4
		<i>C. incisus</i> .. ... .. .	1,1
		<i>O. nova</i> .. ... .. .	1,1
		<i>D. onustus</i> . ... .. .	1,0
<b>Août.</b>			
<i>S. magnus</i> .. ... .. .	31,9	<i>S. magnus</i> .. ... .. .	31,8
<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	26,9	<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	14,7
<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	6,7	<i>E. globulus</i> . ... .. .	7,0
<i>E. globulus</i> . ... .. .	5,5	<i>P. borealis</i> .. ... .. .	6,8
<i>P. borealis</i> .. ... .. .	3,9	<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	6,6
<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	3,7	<i>T. velatus</i> .. ... .. .	5,2
<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	3,2	<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	4,9
<i>D. onustus</i> . ... .. .	2,1	<i>N. silvestris</i> .. ... .. .	3,6
<i>C. marginatus</i> .. ... .. .	1,5	<i>S. subtrigona</i> .. ... .. .	3,1
<i>C. cuspidatus</i> .. ... .. .	1,5	<i>P. borealis</i> .. ... .. .	3,0
<i>S. subtrigona</i> .. ... .. .	1,5	<i>D. onustus</i> . ... .. .	2,1
<i>T. velatus</i> .. ... .. .	1,5	<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	1,5
<i>D. auritus</i> .. ... .. .	1,1	<i>C. incisus</i> .. ... .. .	1,2
		<i>H. rufulus</i> .. ... .. .	1,1
		<i>O. subpectinata</i> .. ... .. .	1,0
		<i>C. cuspidatus</i> .. ... .. .	1,0
<b>Septembre.</b>			
<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	47,4	<i>S. magnus</i> .. ... .. .	32,9
<i>S. magnus</i> .. ... .. .	18,8	<i>P. peltifer</i> .. ... .. .	16,8
<i>P. borealis</i> .. ... .. .	4,5	<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	9,5
<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	4,0	<i>P. borealis</i> .. ... .. .	6,5
<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	2,9	<i>N. silvestris</i> .. ... .. .	4,6
<i>N. elegantula</i> .. ... .. .	2,8	<i>P. ardua</i> .. ... .. .	4,2
<i>E. globulus</i> . ... .. .	2,7	<i>P. willmanni</i> .. ... .. .	3,6
<i>D. onustus</i> . ... .. .	2,5	<i>E. globulus</i> . ... .. .	3,6
<i>C. cuspidatus</i> .. ... .. .	1,9	<i>S. subtrigona</i> .. ... .. .	3,1
<i>C. marginatus</i> .. ... .. .	1,5	<i>T. velatus</i> .. ... .. .	2,5
<i>T. velatus</i> .. ... .. .	1,5	<i>O. subpectinata</i> .. ... .. .	2,0
<i>M. semirufus</i> .. ... .. .	1,5	<i>H. rufulus</i> .. ... .. .	1,5
<i>O. ornata</i> .. ... .. .	1,2	<i>O. quadricornuta</i> .. ... .. .	1,4
<i>H. rufulus</i> .. ... .. .	1,0		
<i>N. silvestris</i> .. ... .. .	1,0		

TABLEAU 42 (suite). — TABLE 42 (continued).

Litière		Humus	
<b>Octobre.</b>			
<i>P. peltifer</i> .. .. .	32,7	<i>S. magnus</i> .. .. .	30,5
<i>S. magnus</i> .. .. .	25,5	<i>P. peltifer</i> .. .. .	23,5
<i>D. onustus</i> .. .. .	6,4	<i>P. borealis</i> .. .. .	7,2
<i>P. borealis</i> .. .. .	5,5	<i>N. elegantula</i> .. .. .	4,6
<i>O. quadricornuta</i> .. .. .	4,6	<i>N. silvestris</i> .. .. .	4,0
<i>E. globulus</i> . . . . .	3,6	<i>P. ardua</i> .. .. .	3,9
<i>P. willmanni</i> .. .. .	2,8	<i>T. velatus</i> .. .. .	3,4
<i>C. marginatus</i> .. .. .	2,1	<i>D. onustus</i> . . . . .	3,1
<i>T. velatus</i> .. .. .	1,9	<i>S. subtrigona</i> .. .. .	2,9
<i>C. cuspidatus</i> .. .. .	1,8	<i>E. globulus</i> . . . . .	2,4
<i>D. auritus</i> .. .. .	1,5	<i>P. willmanni</i> .. .. .	2,2
<i>N. elegantula</i> .. .. .	1,5	<i>O. subpectinata</i> .. .. .	1,9
<i>M. semirufus</i> .. .. .	1,4	<i>O. quadricornuta</i> .. .. .	1,6
<i>H. rufulus</i> .. .. .	1,0	<i>H. rufulus</i> .. .. .	1,5
		<i>O. ornata</i> .. .. .	1,2
		<i>M. semirufus</i> .. .. .	1,0
<b>Novembre.</b>			
<i>S. magnus</i> .. .. .	36,5	<i>S. magnus</i> .. .. .	36,0
<i>P. peltifer</i> .. .. .	16,6	<i>P. peltifer</i> .. .. .	24,6
<i>P. borealis</i> .. .. .	8,0	<i>P. borealis</i> .. .. .	6,4
<i>E. globulus</i> . . . . .	7,5	<i>E. globulus</i> . . . . .	5,3
<i>O. quadricornuta</i> .. .. .	6,1	<i>N. elegantula</i> .. .. .	5,2
<i>C. marginatus</i> .. .. .	4,3	<i>N. silvestris</i> .. .. .	4,0
<i>P. willmanni</i> .. .. .	4,0	<i>P. willmanni</i> .. .. .	2,8
<i>D. onustus</i> . . . . .	3,7	<i>P. ardua</i> .. .. .	2,3
<i>C. cuspidatus</i> .. .. .	2,5	<i>T. velatus</i> .. .. .	2,2
<i>O. subpectinata</i> .. .. .	1,3	<i>O. subpectinata</i> .. .. .	1,6
<i>M. semirufus</i> .. .. .	1,1	<i>S. subtrigona</i> .. .. .	1,5
<i>D. auritus</i> .. .. .	1,1	<i>M. semirufus</i> .. .. .	1,1
<i>O. ornata</i> .. .. .	1,1		
<i>X. tegeocranus</i> .. .. .	1,0		
<b>Décembre.</b>			
<i>P. peltifer</i> .. .. .	19,8	<i>S. magnus</i> .. .. .	30,2
<i>S. magnus</i> .. .. .	16,4	<i>P. peltifer</i> .. .. .	22,2
<i>C. marginatus</i> .. .. .	15,0	<i>P. borealis</i> .. .. .	8,9
<i>P. borealis</i> .. .. .	10,0	<i>N. elegantula</i> .. .. .	6,1
<i>O. quadricornuta</i> .. .. .	8,4	<i>E. globulus</i> . . . . .	5,8
<i>D. onustus</i> . . . . .	6,6	<i>P. ardua</i> .. .. .	4,9
<i>E. globulus</i> . . . . .	4,2	<i>N. silvestris</i> .. .. .	3,4
<i>C. cuspidatus</i> .. .. .	4,1	<i>T. velatus</i> .. .. .	3,0
<i>D. auritus</i> .. .. .	3,0	<i>S. subtrigona</i> .. .. .	2,6
<i>P. willmanni</i> .. .. .	2,2	<i>P. willmanni</i> .. .. .	1,7
<i>O. ornata</i> .. .. .	1,7	<i>O. subpectinata</i> .. .. .	1,4
<i>N. elegantula</i> .. .. .	1,3	<i>M. semirufus</i> .. .. .	1,2
<i>M. semirufus</i> .. .. .	1,2	<i>D. onustus</i> . . . . .	1,2
<b>Janvier.</b>			
<i>S. magnus</i> .. .. .	31,1	<i>S. magnus</i> .. .. .	34,1
<i>P. peltifer</i> .. .. .	15,2	<i>P. peltifer</i> .. .. .	28,3
<i>D. onustus</i> . . . . .	11,2	<i>P. borealis</i> .. .. .	7,9
<i>O. quadricornuta</i> .. .. .	7,6	<i>E. globulus</i> . . . . .	4,8

TABLEAU 42 (suite). — TABLE 42 (continued).

Litière		Humus	
<i>C. marginatus</i> ... ..	7,4	<i>N. elegantula</i> ... ..	3,5
<i>P. borealis</i> .. .. .	6,9	<i>S. subtrigona</i> ... ..	3,3
<i>E. globulus</i> . ... .	6,1	<i>D. onustus</i> . ... .	2,8
<i>D. auritus</i> .. ... .	3,2	<i>P. ardua</i> ... .. .	2,6
<i>P. willmanni</i> ... ..	2,2	<i>N. silvestris</i> ... ..	2,1
<i>C. cuspidatus</i> ... ..	2,0	<i>O. subpectinata</i> .. ..	2,0
<i>O. ornata</i> ... .. .	1,3	<i>O. quadricarinata</i> ... ..	1,3

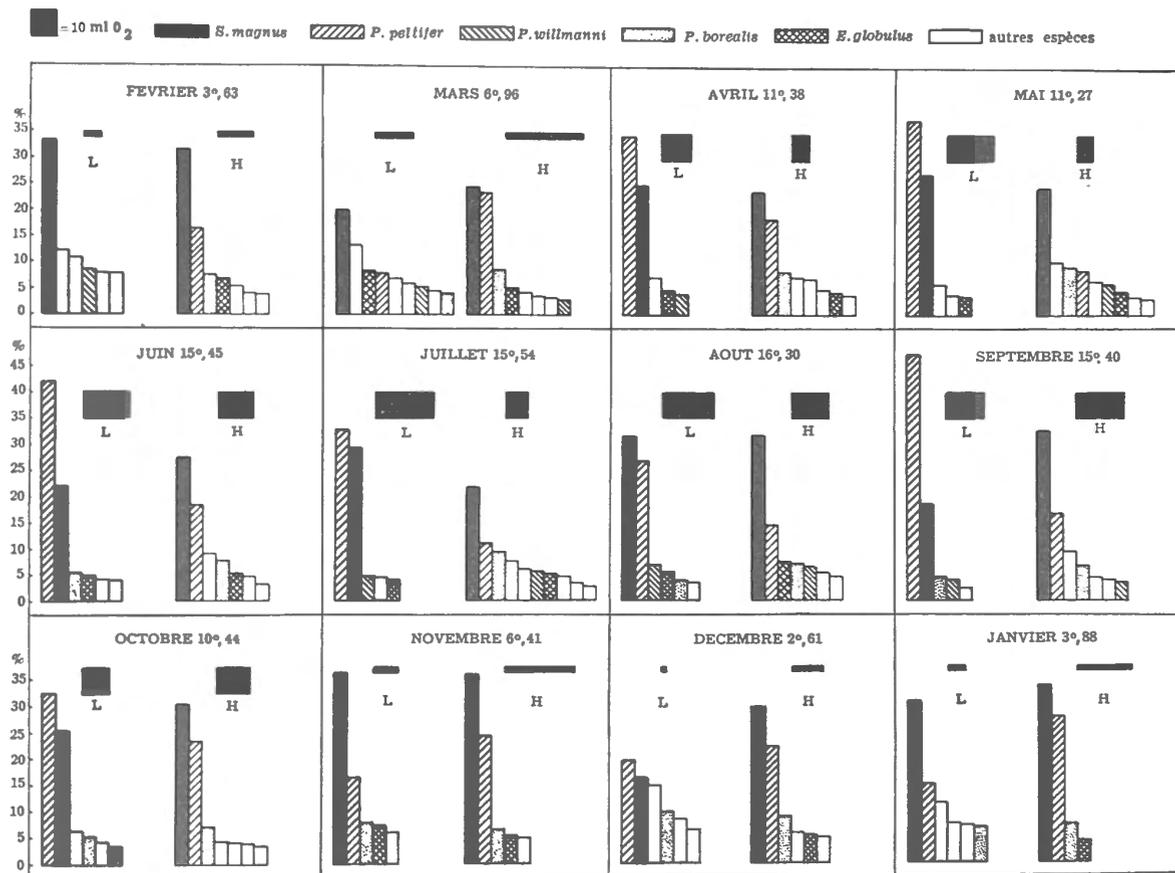


FIG. 60.

Importance relative des différentes espèces qui justifient 75 % de l'activité développée par l'ensemble des Oribatides de la couche considérée. La surface des taches situées au-dessus des lettres L et H est proportionnelle à la quantité d'oxygène consommé au total par la faune durant le mois considéré, respectivement dans la litière et dans l'humus.

FIG. 60.

Relative importance of the different species that account for 75 % of the total activity of the Oribatids of a given layer. The black area situated above the letters L and H is proportional to the total oxygen consumption of the fauna during the relevant month in the litter and in the humus respectively.

## CHAPITRE V.

## CONCLUSIONS : LA FAUNE ET SON MILIEU.

Et la Terre m'a dit : « Va ma petite fière,  
 Pour besogner encore il nous reste du temps.  
 Apporte-moi ton cœur... Je t'attends, je t'attends !  
 Et nous travaillerons ensemble à ma poussière ».

MARIE NOËL  
 (*Les chansons et les heures*).

Du bilan métabolique analysé au chapitre IV, on peut déduire que les Oribatides adultes vivant dans les quatre premiers centimètres d'épaisseur de litière et d'humus d'un bois de feuillus consomment environ 4,5 l d'oxygène par an et par mètre carré.

Au départ de cette donnée, nous pouvons tenter de situer l'importance des Oribatides dans les processus de décomposition de la matière organique de la litière.

Nous discutons d'abord la part qu'il faut attribuer à l'activité des nymphes d'Oribatides, ceci afin d'estimer l'action de l'ensemble du groupe. Nous comparons ensuite notre estimation de la consommation d'oxygène des Oribatides du sous-bois aux évaluations faites par quelques auteurs utilisant des méthodes comparables aux nôtres. Enfin, une analyse de l'activité métabolique et alimentaire des Oribatides va nous permettre de situer la position de ce groupe dans l'évolution de la litière.

## LES NYMPHES D'ORIBATIDES.

Quelle eût été la consommation si nous avions pu tenir compte des nymphes d'Oribatides ? Pour pouvoir répondre, ne fût-ce qu'approximativement, à cette question, nous avons appliqué notre méthode de calcul de bilan métabolique à une population d'Oribatides d'une pinède de Campine, recensée par L. NEF qui, très aimablement, a mis ces données à notre disposition. Dans ce milieu, 25 échantillons ont été prélevés à neuf reprises au cours d'une année, de mai 1955 à avril 1956. Ces échantillons ont un volume de 50 cm<sup>3</sup> environ et ont été prélevés dans la couche superficielle de la litière sur 2 cm de profondeur approximativement. Après extraction à l'appareil de Tullgren, de ces 225 échantillons, on a dénombré 52.953 individus répartis en 27 espèces. Dans ce total sont compris les formes juvéniles pour lesquelles deux classes seulement ont été distinguées : nymphes de *Nothrinae* et autres nymphes d'Oribatides.

Malheureusement, la température n'a pas été systématiquement relevée durant la période d'échantillonnage. Nous avons donc très arbitrairement superposé à ce relevé faunistique, les enregistrements de température que nous avons effectués par la méthode de PALLMAN-BERTHET (1960) dans la forêt de Meerdael (à 70 km de la pinède !) cinq ans plus tard.

Au départ de ces enregistrements, nous avons calculé les températures moyennes correspondant aux 9 périodes d'échantillonnage. Par une méthode analogue à celle exposée précédemment, tenant compte des variations de densité, des fluctuations de température et du poids des individus des différentes espèces dénombrées, nous avons calculé le bilan métabolique de cette faune.

Nous avons attribué aux nymphes de *Nothrinae* un poids moyen de 54  $\mu\text{g}$  et aux autres formes juvéniles d'Oribatides un poids moyen de 50  $\mu\text{g}$ . Nous supposons que la formule générale reliant le métabolisme au poids et à la température est applicable aux formes nymphales. Les calculs nous ont mené à la conclusion que cette population, vivant dans les deux premiers centimètres de litière, consomme annuellement 2,9 l d'oxygène par an et par mètre carré. Les formes juvéniles d'Oribatides y sont les grands consommateurs d'oxygène puisque les nymphes de *Nothrinae* interviennent pour 14 % et les autres formes nymphales d'Oribatides pour 56 % de la consommation annuelle totale. Ensemble, les formes juvéniles sont donc responsables de la consommation de 70 % de l'oxygène utilisé par l'ensemble de la faune des Oribatides.

Incontestablement, le calcul du bilan métabolique de cette population est fort imprécis : les variations de température sont estimées assez arbitrairement; les formes nymphales devraient être réparties en une série de poids et, enfin, il faudrait vérifier la validité de l'application de la loi générale utilisée ici, aux nymphes d'Oribatides. Tant qu'une systématique rigoureuse des formes juvéniles n'aura pas été établie, il restera toujours délicat de les faire intervenir dans tout travail biocénotique. Toujours est-il que, dans la pinède, ces formes représentent 47 % du total des Oribatides recensés. Lors d'un travail antérieur (BERTHET, 1955) nous avons observé la même proportion de formes nymphales dans la litière de notre chênaie.

Nous pouvons donc estimer que, si l'on avait pu tenir compte des populations de nymphes d'Oribatides dans l'établissement du bilan métabolique de la chênaie étudiée dans ce travail, la consommation d'oxygène eût été 2 à 3 fois supérieure à celle que nous avons calculée. Nous avons vu que les Oribatides adultes ont utilisé 4,5 l d'oxygène par mètre carré par an; pour la population totale des Oribatides, la consommation est sans doute comprise entre 10 et 15 l.

#### CONSOMMATION D'OXYGÈNE D'AUTRES POPULATIONS.

Il est intéressant de comparer nos résultats à ceux de BORNEBUSCH (1930). Rappelons que cet auteur a déterminé à l'appareil de Warburg, les besoins en oxygène à 13° de 26 espèces édaphiques depuis de gros lombrics jusqu'à de petits Oribatides. Il constate que le taux métabolique moyen pour l'ensemble de ces espèces est de 0,098 ml  $\text{O}_2/\text{h/g}$  d'animal à 13°. L'auteur calcule alors la biomasse de la faune considérée et en déduit la consommation d'oxygène à une « température moyenne annuelle » en appliquant une correction de température suivant la courbe établie par KROGH pour les poïkilothermes. Remarquons d'emblée que son estimation de 0,098 ml  $\text{O}_2/\text{h/g}$  est légèrement surestimée pour les animaux de grande taille mais est franchement sous-estimée pour les animaux de faible dimension. De plus, l'effet de la température sur le métabolisme des animaux n'est certainement pas le même pour toutes les espèces édaphiques. Enfin, comme le font judicieusement remarquer BIRCH et CLARK (1953), BORNEBUSCH néglige totalement l'effet des variations de température, en utilisant la température moyenne annuelle, et introduit ainsi une source considérable d'erreurs.

En outre, dès 1932, TRÄGÅRDH et FORSSLUND ont observé que, en plaçant dans l'appareil de Tullgren des échantillons beaucoup trop volumineux, BORNEBUSCH a considérablement

sous-estimé les densités de population de milieux étudiés. Dans ces conditions, 10 % seulement de la faune est extrait et seuls les animaux de grande taille quittent l'échantillon : c'est ainsi que BORNEBUSCH a surestimé nettement le poids moyen des Acariens.

Se basant sur les intensités respiratoires données par BORNEBUSCH, mais estimant la biomasse des Acariens à environ 5 g par mètre carré, NEF (1957) calcule que cette faune consomme 92 l O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/an à 13°. D'autre part, pour tenir compte du fait que la température moyenne des sols de nos régions est sensiblement inférieure à 13°, NEF propose de diviser par deux le chiffre de consommation d'oxygène calculé pour 13°. Il arrive ainsi à la conclusion que l'ensemble des Acariens (Parasitiformes, Trombidiformes et Sarcoptiformes) exige environ 46 l O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/an. Cette valeur semble nettement surestimée : dans notre milieu, pour l'ensemble des deux couches, et ne tenant compte que des Oribatides adultes, nous avons une densité moyenne de 133.600 individus par mètre carré, correspondant à une biomasse de 5,4 g/m<sup>2</sup> et exigeant seulement 4,5 l/m<sup>2</sup>/an. Nous constatons que, même en triplant la valeur observée pour tenir compte des nymphes d'Oribatides et multipliant à nouveau cette valeur par deux pour faire intervenir l'activité métabolique des autres Acariens, nous n'arrivons encore qu'à 27 l, estimation sensiblement inférieure à celle de NEF. Si l'on tient compte des nombreuses hypothèses sous-jacentes à ces estimations, on ne peut s'attendre à un accord meilleur.

Dans un travail récent, ENGELMANN (1961) s'est proposé de déterminer la consommation d'oxygène attribuable aux Oribatides d'un champ de graminées en friche. Nous avons déjà critiqué au chapitre III les mesures en laboratoire de cet auteur; concernant l'extrapolation de ces données à une population naturelle, plusieurs remarques sont à faire :

a) Pour son recensement faunistique, l'auteur s'est borné à prélever un total de 22 échantillons au cours de l'année étudiée. Il est bien évident que, dans ces conditions, l'estimation de la densité moyenne pour l'année est très grossière, puisque la distribution agrégative des Oribatides a pour conséquence l'obligation de prélever un grand nombre d'échantillons pour obtenir une estimation quelque peu valable de la moyenne.

b) L'auteur a prélevé des échantillons de 380 cm<sup>3</sup>, volume beaucoup trop élevé pour avoir une extraction satisfaisante à l'appareil de Tullgren (MACFADYEN, 1953; BERTHET, 1954; MURPHY, 1958). Il ne trouve d'ailleurs qu'une densité moyenne de 480 Oribatides au litre de matière prélevée et estime la biomasse de cette population à 54 mg (en poids sec) au mètre carré.

c) Enfin, pour introduire dans les calculs l'adaptation du taux métabolique à la température, l'auteur a utilisé très arbitrairement la courbe de KROGH.

Dans ces conditions, ENGELMANN trouve une consommation d'oxygène d'environ 400 ml O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>/an, ce qui correspond à des besoins métaboliques approximativement dix fois plus faibles que ceux que nous avons observés pour la faune d'une chênaie.

En abordant, en 1930, l'étude du métabolisme des populations édaphiques, BORNEBUSCH a fait assurément travail de précurseur. Cependant, ce n'est qu'en 1949 que l'initiative de BORNEBUSCH portera ses fruits puisqu'en cette année paraît le travail remarquable de NIELSEN sur les populations de Nématodes des prairies. Ce travail sera ultérieurement revu sous l'angle métabolique dans une publication de 1961 portant sur le métabolisme respiratoire de populations d'Enchytraeides et de Nématodes des prairies. Enfin, très récemment, O'CONNOR (1962) a présenté une excellente étude du métabolisme respiratoire d'une population d'Enchytraeides de la litière d'un bois de conifères.

Dans chacune de ces publications, la méthode du ludion de LINDERSTRØM-LANG a été utilisée pour déterminer les besoins respiratoires de quelques individus de différentes espèces et différentes tailles. Ces résultats individuels ont été ensuite extrapolés à une population. Au tableau 43, les observations de ces auteurs sont mises en parallèle avec les nôtres.

TABLEAU 43.

Comparaison de nos estimations à celles dues à NIELSEN (1949-1961) et O'CONNOR (1962).

TABLE 43.

Comparison of the author's estimations with the figures of NIELSEN (1949-1961) and O'CONNOR (1962).

	Densité/m <sup>2</sup>	Biomasse g/m <sup>2</sup>	O <sub>2</sub> consommé l/m <sup>2</sup> /an
NIELSEN :			
Nématodes ... ..	5.000.000-10.000.000	10-14	31-71
Enchytraeides ... ..	30.000-74.000	3,0-10,5	7-32
O'CONNOR :			
Enchytraeides ... ..	134.000	10,8	32
BERTHET :			
Oribatides ad. ... ..	133.600	5,4	4,5

Nous constatons que les densités de Nématodes sont extrêmement élevées dans les sols de prairies. La faible dimension des individus n'engendre cependant qu'une biomasse 2 à 3 fois plus élevée que celle des Oribatides adultes mais leur consommation d'oxygène est considérable, plus de 10 fois supérieure à celle de notre faune.

La comparaison de nos résultats avec ceux de O'CONNOR est particulièrement intéressante. Il y a autant d'Enchytraeides dans une pessière que d'Oribatides adultes dans une chênaie, tandis que la biomasse des premiers est 2 fois plus élevée que celle des seconds. En effet, les Oribatides que nous avons étudiés sont beaucoup plus petits que les trois espèces d'Enchytraeides trouvés par O'CONNOR dans le milieu qu'il a analysé : les poids de ces derniers varient de 20 à 360 µg, tandis que les Érémaeides, si fréquents dans notre milieu, ont un poids inférieur à 4 µg et les individus dépassant 360 µg sont exceptionnels.

D'autre part, la consommation d'oxygène des Enchytraeides est 7 fois supérieure à celle des Oribatides. Cela est attribuable principalement à un taux métabolique sensiblement plus élevé : un Enchytraeide de 57 µg (*Cognettia cognetti*), par exemple, a un taux métabolique de 990 µl O<sub>2</sub>/g/h à 16°, alors qu'à la même température, un Oribatide de même poids (*Pseudotritia ardua*) n'exige que 119 µl O<sub>2</sub>/g/h. Observé en laboratoire, un Enchytraeide manifeste d'ailleurs une activité beaucoup plus élevée que celle développée par un Oribatide.

De la comparaison de ces deux observations, il apparaît encore que dans le milieu étudié par O'CONNOR, les variations de température sont faibles, oscillant entre 14 et 4° C, ce qui ne provoque que de faibles variations de densité (O'CONNOR, 1957, 1958). Dans ces conditions, le niveau de consommation d'oxygène de la population n'oscille au cours de l'année que relativement peu, tandis que pour la population que nous avons étudiée, ces variations sont considérables.

## PARTICIPATION DES ORIBATIDES À LA DÉGRADATION DE LA LITIÈRE.

1. *Activité métabolique.*

Au lieu d'exprimer nos résultats sous forme de consommation d'oxygène, nous pouvons mesurer en calories l'activité métabolique de la faune. On peut admettre, avec O'CONNOR (1962) et MACFADYEN (1963), que les animaux édaphiques ont un quotient respiratoire de l'ordre de 0,82 : à un litre d'oxygène consommé correspond la libération de 4,775 Kcal. La faune des Oribatides adultes utilisant 4,5 l d'oxygène par mètre carré et par an, dissipe donc 21,5 Kcal par mètre carré et par an; son activité métabolique atteint approximativement le dixième de celle (calculée sur la même base) de la population humaine en Belgique (biomasse de 15 g/m<sup>2</sup>).

A titre de comparaison, nous reproduisons au tableau 44 les estimations effectuées par MACFADYEN (1963) de l'activité métabolique déployée dans un sol de prairie. Dans ce milieu, cet auteur attribue aux Oribatides la libération d'une trentaine de Kcal/m<sup>2</sup>/an. Tenant compte du grand nombre d'approximations faites et de la différence des milieux comparés, ce chiffre est assez proche de celui que nous avons obtenu.

De l'examen du tableau 44, ou encore des comparaisons précédemment effectuées avec les Enchytraeides et les Nématodes, on pourrait conclure que les Oribatides n'ont qu'une activité assez faible. Cela est exact si, par « activité » on entend « quantité d'énergie utilisée » et non « action réellement exercée par la faune dans son milieu ». Il est bien évident, par exemple, que quelques Ipides exerceront dans un bois de résineux, une action considérable par ses effets, tout en n'y développant qu'une activité métabolique dérisoire.

D'autre part, on peut établir que le rapport entre l'énergie dissipée par la faune et celle mise à sa disposition : NEF (1957) se base sur les travaux de HARTMANN (1952) pour admettre que dans une forêt de feuillus, il tombe environ 300 g de matières sèches par mètre carré et par an. WITKAMP et VAN DER DRIFT (1961) ont observé dans une chênaie la chute de 329 à 366 g/m<sup>2</sup>/an. Enfin, OVINGTON (1962) — dans une chênaie également — cite le chiffre de 370 g/m<sup>2</sup>/an. On peut donc admettre que le sol de notre sous-bois reçoit un apport annuel de 1.225 Kcal par mètre carré. Les Oribatides adultes en dissiperait environ 1,8 %. Rappelons qu'il faudrait doubler ce chiffre si l'on tenait compte des formes juvéniles d'Oribatides. D'autre part, cette valeur exprime la quantité d'énergie dissipée par la faune et ne représente donc que la quantité de nourriture complètement métabolisée.

2. *Activité alimentaire.*

Est-il possible d'estimer la quantité de nourriture mangée ? Les 21,5 Kcal dissipées par la faune correspondent à la combustion complète de 5,5 g d'hydrate de carbone. Cependant, le rendement d'utilisation de la nourriture est loin d'être égal à 100 % puisque seule une faible partie des aliments ingérés est entièrement métabolisée.

Au cours des expériences d'alimentation, nous avons vu (p. 34) que *Steganacarus magnus* maintenu en laboratoire à 18° mange environ 8,7 µg de feuilles de noisetier (en poids sec) par jour. Si, d'autre part, nous nous basons sur la formule établie pour les *Steganacarus*, liant la consommation d'oxygène à la température, un individu consomme 0,91 µl d'oxygène à 18°, ce qui correspond à la combustion complète de 1,1 µg d'hydrate de carbone. Le quotient alimentaire est donc de l'ordre de 1,1:8,7 = 13 %.

A titre de confirmation, considérons l'expérience décrite à la page 35 au cours de laquelle nous avons constaté que des *Steganacarus magnus* dont le poids moyen est 360 µg, élevés

TABLEAU 44. — (MACFADYEN, 1963).

Figures from a hypothetical grassland community showing order of magnitude of numbers, biomass and metabolism for the main invertebrate groups. Numbers and biomass are typical for areas in which the respective groups are abundant, i.e. most groups would be uncommon in some grasslands and none of them would be as common as this in one place together. Also the balance of groups would be quite different in, say, moorland or woodland. Figures in the same horizontal row do not necessarily correspond where independent estimates are available.

Group of organisms	Results of metabolism experiments				Approximate estimates grassland, per sq m		
	Weight of organism lg	O <sub>2</sub> uptake Cu mm per hour per individual	Temperature °C	Calories per day per g at 16 °C (1)	Numbers	Mass g	Calories per year (2)
Bacteria (3) ... ..	10 <sup>-9</sup>	7 × 10 <sup>-9</sup>	20	575	10 <sup>15</sup>	1.000	—
Fungi (3) . ... ..	—	—	20	161	—	400	—
Protozoa (3) ... ..	0,05	10 <sup>-2</sup>	22,5	14	5 × 10 <sup>8</sup>	38	113
Nematoda ... ..	0,001	1,2 × 10 <sup>-3</sup>	16	144	10 <sup>7</sup>	12	355
Lumbricidae .. ...	5.000	300	16	7	10 <sup>3</sup>	120	180
Enchytraeidae ... ..	0,14	0,117	16	100	10 <sup>5</sup>	12	160
Mollusca (4) ... ..	1.500	1.000	28	29	50	10	62
Myriapoda ... ..	25	10	19	36	500	12,5	96
Isopoda .. ...	22,7	9	19	36	500	5	38
Opiliones . ... ..	18	10,5	19	53	40	0,4	5
Acari :							
Parasitids .. ...	0,2	0,5	16	280	5 × 10 <sup>3</sup>	1,0	64
Oribatei ... ..	0,25	0,12	14	72	2 × 10 <sup>5</sup>	2,0	30
Araneae .. ...	10	3,0	19	27	600	6,0	34
Coleoptera ... ..	250	60	13	39	100	1,0	8
Diptera ... ..	610	105	13	29	200	1,0	6
Collembola ... ..	0,46	0,55	16	144	5 × 10 <sup>4</sup>	5,0	153

(1) Metabolism figures are corrected to 16 °C by means of KROGH's graph. Values are in small (g) calories.

(2) Daily metabolism figures for 16 °C are multiplied by 212 to correct for annual temperature cycle in N. Europe (based on NIELSEN). Values in large calories. Owing to effects of microbial antagonism (see p. 270) rates for natural conditions are far lower than in the laboratory, but no valid estimates are possible. Note that the total from field experiments on undisturbed soil is around 5.000 Cal/year.

(3) Figures for micro-organisms are only available per g of soil; these have been multiplied by 10<sup>4</sup> to give an *extremely approximate* estimate on a square metre basis.

(4) Molluscan figures based on snails, weight of soft parts only.

à 22°, éliminent environ 0,04 mm<sup>3</sup> par jour, soit à peu près 11 µg de matières sèches. D'autre part, nous pouvons calculer qu'un *S. magnus* de 360 µg consomme 1,5 µl d'oxygène par jour à 22°, ce qui correspond à la combustion complète de 1,86 µg d'hydrate de carbone. L'animal a donc dû manger 11 µg + 1,8 µg, soit 12,8 µg, et son rendement alimentaire est de l'ordre de 1,8 : 12,8 = 14 %.

Il semblerait donc que le rendement alimentaire de cette espèce soit de l'ordre de 10 à 15 %. Cette valeur peut sembler très faible; cependant VAN DER DRIFT (1950), étudiant le rendement alimentaire d'un grand myriapode (*Glomeris marginata*), ne trouve qu'un taux d'assimilation de 6 à 7 %. De même, les travaux de GERE (1956) et de DUNGER (1958a, 1958b, 1960, 1962) sur les Diplodes et les Isopodes montrent que 80 à 95 % de la nourriture mangée est déléguée. Dans un travail récent, БОЦОК (1962) a montré que le quotient d'assimilation de *Glomeris marginata* oscille entre 6 et 10,5 %.

En fait, le rendement alimentaire des espèces purement mycophages est peut-être meilleur. Nous basant sur l'analyse qualitative de l'alimentation effectuée au chapitre II, nous avons groupé, suivant leur alimentation, les espèces de notre milieu en 3 classes; l'importance relative de chacune est donnée au tableau 45.

TABLEAU 45.  
Participation relative au métabolisme annuel des Oribatides  
à régime alimentaire non spécialisé (n.s.), des espèces macrophytophages (M)  
et des espèces microphytophages (m).

TABLE 45.  
Relative participation in the animal metabolism of the Oribatids according their feeding habits  
(non specialized, macrophytophagous and microphytophagous).

	n.s.	M	m
Litière ... ..	57,2 %	30,4 %	12,4 %
Humus ... ..	43,2 %	40,5 %	16,3 %
Ensemble des deux couches ... ..	50,9 %	35,0 %	14,1 %

Rappelons que sous le nom de « non spécialisés », on classe les animaux qui montrent dans leur tube digestif, outre la présence de débris de parenchyme foliaire, des filaments mycéliens. Les travaux de HARTENSTEIN (1962), par exemple, montrent que les hyphes de champignons sont indispensables pour que les débris de feuilles mortes soient acceptés, mais ils ne représentent en volume qu'une faible partie (15 %) de la nourriture ingérée.

Nous constatons donc que les espèces mycophages n'interviennent que peu dans le bilan énergétique total de la population que nous avons étudiée.

Si l'on accepte une valeur générale de rendement alimentaire de 10 %, étant donné que 5,5 g de matériaux sont entièrement métabolisés par mètre carré et par an, la quantité de litière et d'humus qui traverse le tube digestif des Oribatides sera donc de l'ordre de 55 g par mètre carré par an. Si, de plus, nous tenons compte de la présence de nymphes d'Oribatides et admettons que leur régime alimentaire est semblable à celui des adultes, nous pouvons estimer que les Oribatides ingèrent environ 150 g de matière sèche par mètre carré et par an,

soit près de 50 % des feuilles tombées sur un mètre carré chaque année. Pour en arriver à ce chiffre, nous avons dû faire appel à de nombreuses hypothèses, aussi ignorons-nous la marge d'erreur de cette estimation. Nous avons cependant là un ordre de grandeur qui nous permet de nous rendre compte de l'importance de cette petite faune dans la fragmentation de la litière.

On peut estimer (NEF, 1957) qu'une aiguille de pin sylvestre d'une surface de 180 mm<sup>2</sup> présentera, après avoir subi l'action des Oribatides, une surface de 1,8 m<sup>2</sup>. En augmentant aussi considérablement la surface des matériaux, les Oribatides en favorisent l'attaque par les micro-organismes. Mais, en les fragmentant, les animaux brassent également les matériaux contribuant ainsi à une distribution des spores aux endroits propices à la germination. Enfin, les espèces mycophages supprimeront la mycostase et la bactériostase, favorisant donc les phénomènes de rajeunissement de la population. On peut donc reprendre l'expression de MACFADYEN (1962) et affirmer que les Oribatides agissent à proprement parler comme « catalyseurs de l'activité microbienne ». VAN DER DRIFT et WITKAMP (1959), cités par MACFADYEN (1962), ont d'ailleurs montré que l'activité des micro-organismes est considérablement augmentée par addition aux cultures de petits arthropodes. Des recherches (citées par MACFADYEN, 1963) effectuées sur des larves de Trichoptères, *Enoicyla pusilla*, ont montré que les comptages mycéliens et microbiens observés au départ des déjections sont respectivement 50 et 10.000 fois plus élevés que ceux effectués au départ des débris organiques formant l'alimentation de ces animaux.

C'est assurément par cette action catalytique de l'activité microbienne que les Oribatides exercent l'essentiel de leur action. Un travail récent de NIELSEN (1962) portant sur les carbohydrases des invertébrés édaphiques montre que ces animaux possèdent généralement un large spectre d'enzymes hydrolysant les di- et trisaccharides; par contre, les enzymes exerçant leur action sur les polysaccharides sont beaucoup moins fréquents chez les animaux du sol. Aussi conclut-il : « In view of the fact that cellulase, xylanase, ligninase and other activities, reasonably attributed to enzymes of microbial origin, are widely distributed in the soil and at the same time of rare occurrence in soil invertebrates except, perhaps, protozoa, it is becoming increasingly likely that primary decomposition is largely attributable to the microflora while the share of animals in this process is very limited (snails, some Dipteran larvae and, possibly, protozoa). It is true that mites, collembola and a few other groups have not been analysed but until the opposite has been proved, it is best assumed that they are similar to the bulk of the soil fauna as regards carbohydrases ».

Il semblerait donc que les Oribatides trouveraient dans les produits résultant de l'action des micro-organismes ou dans les micro-organismes eux-mêmes, l'essentiel de leurs ressources énergétiques.

#### CONCLUSIONS.

Si, avec DEBAICHE (1958a) nous distinguons les producteurs (végétaux autotrophes) des consommateurs (phytophages, prédateurs, saprophages, parasites), on peut imaginer un cycle de la matière où seuls interviennent les producteurs et les saprophages. Mais, comme le fait remarquer cet auteur, un tel cycle serait fort lent. En fragmentant les matériaux, les Oribatides provoquent une accélération considérable du cycle, bien que leur activité typiquement saprophagique soit très minime : l'activité de cette faune devra donc être estimée en termes de dominance, c'est-à-dire, en termes de quantité de matière organique transférée, par l'activité de la faune, d'un niveau trophique déterminé à un ou plusieurs

niveaux trophiques supérieurs (DEBAUCHE, 1958a). Nous ne pouvons mieux faire que de reprendre les termes utilisés par DEBAUCHE dans sa conférence introductive au Symposium de Rothamsted (1958) : « Ecological importance or dominance is not only dependent on quantity of matter or energy used at its own trophic level by a species, but the total quantity transferred to any level as a result of its activity, and further it is dependent on the ecological importance (activity) of the matter thus transferred. Thus, it seems that the dominance of a species should be estimated not at its own trophic level but rather at the one immediately below by the evaluation of that part of the biomass of this level, transferred by the activity of this species to other levels and also taking into account the ecological importance of this part of the biomass ».

L'analyse du transfert de l'énergie d'un niveau trophique vers un autre a été poursuivie par plusieurs auteurs sur des populations élevées en laboratoire (RICHMAN, 1958 et SLOBODKIN, 1959, 1962, par exemple) et sur quelques biocénoses naturelles simples (ODUM et ODUM, 1955; ODUM, 1957; TEAL, 1957). Les données expérimentales concernant la litière des forêts sont encore trop incomplètes pour permettre une analyse quantitative du flux d'énergie dans ce milieu. Les résultats présentés dans ce mémoire contribuent, espérons-nous, à combler cette lacune. Sans permettre encore une expression quantitative de la « dominance » des Oribatides, ils montrent que ce groupe constitue un maillon important dans la séquence du processus de dégradation de la matière organique de la litière.

LABORATOIRE DE ZOOLOGIE SYSTÉMATIQUE  
(dir. Prof<sup>r</sup> H. DEBAUCHE).  
UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

---

## RÉSUMÉ

Différents aspects de l'activité des Oribatides de la litière sont envisagés successivement. L'étude de la mobilité des animaux, abordée par l'emploi de traceurs radioactifs (Iridium-192, Scandium-46, Cérium-144-Praséodyme) montre que les Oribatides sont susceptibles de se déplacer de plusieurs dizaines de centimètres par jour. Les déplacements moyens journaliers ne sont cependant que de quelques centimètres et varient avec les saisons, d'une part, avec la teneur en eau de la litière, d'autre part.

Le chapitre suivant expose les données de la littérature concernant l'alimentation des Oribatides et les études poursuivies en laboratoire et en nature pour mettre en évidence les préférences alimentaires de ces animaux et estimer grossièrement la quantité de nourriture qu'ils absorbent.

Le métabolisme des Oribatides est alors étudié. Par la technique du ludion de LINDERSTRØM-LANG et HOLTER, la consommation d'oxygène a été déterminée pour 16 espèces à 15, 10, 5 et parfois 0°. La relation unissant la consommation d'oxygène au poids des animaux et à la température a été déduite de ces observations. Cette relation, appliquée à une population d'une chênaie, a permis d'établir la contribution des différentes espèces au métabolisme de la population, aux différentes périodes de l'année. De plus, par comparaison avec des travaux semblables effectués sur d'autres groupes d'animaux édaphiques, l'importance des Oribatides a pu être estimée. Enfin, le rôle de cette faune dans les processus de décomposition de la matière organique aura été dégagé et discuté.

---

## SUMMARY

Different aspects of Oribatid activity are successively considered.

1. In a first chapter, the mobility of some species of Oribatids is studied in field conditions by using the technique of radioactive tagging. Two methods were used to label the mites: the first consisted of immersing the individuals in a fairly strong radioactive solution of  $\text{Na}_2\text{Ir}^{192}\text{Cl}_6$  (2 mC/ml) or of  $\text{Sc}^{46}\text{Cl}$  (8 mC/ml); the second, of putting a minute drop of a radioactive paint (colour oil mixed with  $\text{Ce}^{144}\text{Cl}$ ) on the hysterosoma of the mites. After labelling, the animals were replaced in the field and the positions of the mites were recorded daily for several weeks. Some examples of observed movement are given figure 3. From experiments made at different times of the year, it appears that:

a) at least the large Oribatids studied are able to move quite a considerable distance: the maximum individual movements observed in 24 hours are: for *Steganacarus magnus* 20.5 cm, for *Xenillus tegeocranus* 42 cm, for *Euzetes globulus* 7.5 cm, for *Dameus onustus* 8.5 cm;

b) during winter, the animals move extremely slowly;

c) at least for *Steganacarus magnus*, when the average daily movement is greater than 1 cm, the speed of movement is positively correlated with the water content of the litter (fig. 5, 6, 8).

The meaning of these observations is discussed.

2. The second chapter is concerned with the feeding habits of the Oribatids. After a review of the literature (table 2), the feeding behaviour of these mites is considered from a qualitative point of view.

Feeding preference experiments were made both by culture experiments in laboratory (fig. 10) and also by field experiments with radioactive labelled food (table 3). Unfortunately the results of these attempts are not significant. Some experiments were conducted from a quantitative point of view, giving quite crude estimations of the requirements of *Steganacarus magnus*.

3. The second part of the paper is concerned with the metabolism of the Oribatids. The oxygen consumption measurements were performed by using the cartesian diver technique arranged in a such way that it was possible to obtain observations at different temperatures, generally 15, 10, 5° C and sometimes 25 and 0° C (fig. 13). Thus, for 16 species, the relation between oxygen consumption and temperature (fig. 15, 17, 20, 22, etc.) was determined (table 26) and an extremely strong effect of the increment of temperature on the respiratory activity was observed: the average value of the  $Q_{10}$  measured between 0 and 15° C on the 16 species studied, was approximately 4.

In addition, the individual weight of some mites was determined (table 5) and the general relation between this factor and the metabolic activity was investigated in the light of the classical exponential law : the exponent of the weight was found to be equal to 0.70 (fig. 29).

Finally, taking into account all the data, a general relation was found :

$$Y = 18.059 + 0.70 W - 0.487 Z.$$

where

$Y = \log_{10}$   $O_2$  consumed,  $\mu l \times 10^{-3}$  per ind. per day;

$W = \log_{10}$  of the weight, in  $\mu g$ ;

$Z = \frac{1}{T_{abs}} 10^4$ .

Some factors that are liable to modify metabolic activity are discussed and the experimental data on the oxygen consumption of the Oribatids are compared with figures from the literature which apply to these mites and to other edaphic animals (table 29, fig. 31a).

4. In a fourth chapter, an attempt was made to apply the general formula previously established to a natural population. For this purpose, I used the data of LEBRUN (1964) based on a total of 600 samples taken every month, throughout one year, in the litter and the humus of an oakwood. Taking into account the fluctuations in temperature during this period (fig. 32), the variations in density of each species (table 32) and the weight of the individuals of those species (table 33), it was possible to calculate the total annual oxygen consumption of the adult Oribatids (table 33a). Moreover when the variations of oxygen consumption of the total population are considered, the maximal metabolic activity is seen to occur during July in litter and during September in humus (fig. 35); these maxima do not correspond to the density maxima (fig. 36). It appears, too, that the variations in biomass do not coincide with the variations of metabolic activity.

Finally, the relative importance of each species is highly variable from one month to another (fig. 39 and following). However the activity of the fauna in this habitat is dominated, throughout the year, by two species viz : *Steganacarus magnus* and *Platynothrus peltifer* which, together, are responsible of 60 % of the oxygen consumption of the adult Oribatids observed in litter and 50 % of that observed in humus (fig. 60).

5. The total annual oxygen consumption of the adult Oribatids is, in this oakwood, 4.5 l per year per square meter. It seems that if the nymphs were taken into account, this figure would be multiplied by a factor of two or three.

When the oxygen consumption of the Oribatid population is compared with the figures obtained by different authors working on other edaphic populations, it appears that the oxygen uptake of the mites is considerably smaller than that observed in Enchytraeids and Nematodes.

When the 21.5 Kcal dissipated by the adult mites per square meter per year are compared with the energy content of the annual leaf-fall, it seems that the Oribatid activity is quite negligible. However, the quantity of material that goes through the digestive tract of the total Oribatid population, throughout one year, is approximatively equal in weight to 50 % of that of annual leaf-fall; so, by breaking up and mixing the litter, these animals are able to act as catalyst of microbial metabolism and thus to play quite an important rôle in the community.

## BIBLIOGRAPHIE

---

- AGRELL, I., 1947, *Some experiments concerning thermal adjustment and metabolism in insects.* (Arkiv. Zoo., 39 : 1-48.)
- ARNASON, A. P., FULLER, R. A. et SPINKS, J. W. P., 1950, *An electronic method of tracing the movements of soil-inhabiting insects.* (Science, 111 : 5-6.)
- BAIR, T. D., 1955, *The oxygen consumption of Rhabditis strongyloides and other Nematodes related to oxygen tension.* (J. Parasitol., 41 : 613-623.)
- BALOGH, J., 1962, *Summary and conclusions on synecological aspects.* (Soil organisms. Proc. coll. of Oosterbeek, Netherlands, Ed. van der Drift et Doeksen, Amsterdam, North-Holland Publ. Cy., 1963, pp. 446-453.)
- BALDWIN, W. F., JAMES, H. G. et WELCH, H. E., 1955, *A study of predators of mosquito larvae and pupae with a radioactive tracer.* (Canad. Ent., 87 : 350-356.)
- BANKS, C. J., 1955, *The use of radioactive tentulum in studies of the behavior of small crawling insects on plants.* (Brit. J. Anim. Behav., 3 : 158-160.)
- BARBERS, F. H., ROAN, C. C. et WALKER, R. L., 1954, *Tagging boll weevils with radioactive cobalt.* (J. Econ. Ent., 47 : 928-929.)
- BERG, 1951, *On the respiration of some mollusc from running and stagnant water.* (Ann. biol. Paris, 27 : 561.)
- BERLESE, A., 1905, *Apparecchio per raccogliere presto ed in gran numero piccoli artropodi.* (Redia, 2 : 85.)
- BERTHET, P., 1954, *L'échantillonnage de la litière des forêts pour l'étude quantitative des populations d'Acariens et de Collemboles.* (Ann. Soc. roy. Zool. Belg., 85 : 5-22.)
- 1955, *Étude biocénotique de la litière des sous-bois.* Louvain, Mémoire de Licence, non publié, 110 p.
- 1960, *La mesure écologique de la température par détermination de la vitesse d'inversion du saccharose.* (Vegetatio, 9 : 197-207.)
- BIRCH, L. C. et CLARK, D. P., 1953, *Forest soil as an ecological community with special reference to the fauna.* (Quart. Rev. Biol., 28 : 13-36.)
- BOCOCK, K. L., 1962, *The digestion and assimilation of food by Glomeris.* (Soil organisms. Proc. coll. of Oosterbeek, Netherlands, Ed. van der Drift et Doeksen, Amsterdam, North-Holland Publ. Cy., 1963, pp. 85-91.)
- BORNEBUSCH, C. H., 1930, *The fauna of the forest soil.* (Forstl. Forsogsv. Dan., 11 : 1-224.)
- BRIAN, M. V., 1947, *On the ecology of beetles of the genus Agriotes with special reference to A. obscurus.* (J. Anim. Ecol., 16 : 210-223.)
- BRODY, S., 1945, *Bioenergetics and growth, with special reference to the efficiency complex in domestic animals.* N. Y., Reinhold Pub. Corp., 1023 p.

- BULLOCK, T. H., 1955, *Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms.* (Biol. Rev., 30 : 311-342.)
- BURGHER, J. C. et TAYLOR, M., 1949, *Radiophosphorus and radiostrontium in mosquitoes.* (Science, 110 : 146-147.)
- BURLA, H., BRITO DA CUNHA, A., CAVALCANTI, A. G. L., DOBZHANSKY, TH. et PAVAN, G., 1950, *Population density and dispersal rates in Brazilian Drosophila willistoni.* (Ecol., 31 : 393-404.)
- DARWIN, CH., 1883, *The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits.* London, Murray, 328 p.
- DAVIDSON, J., 1944, *On the relation between temperature and rate of development of insects at constant temperature.* (J. Anim. Ecol., 13 : 26-38.)
- DAVIS, J. M. et NAGEL, R. H., 1956, *A technique for tagging large numbers of live adult insects with radioisotopes.* (J. Econ. Ent., 49 : 210-211.)
- DEBAUCHE, H. R., 1958a, *Problèmes de biocénotique.* (Rev. Quest. sci., 129 : 58-89.)
- 1958b, *The structural analysis of animal communities of the soil.* (Progress in Soil Zoology, Coll. Res. Meth. [...], Rothamsted, 1958. Ed. P. W. Murphy, London, Butterworths, 1962, pp. 10-25.)
- DELVILLE, F., 1957, *Distribution spatiale des Acariens et des Collemboles.* Louvain, Mémoire de Licence, non publié, 92 p.
- DRIFT, J. VAN DER, 1950, *Analysis of the animal community in a beech forest floor.* (Tijdsch. Ent., 94, 168 p. ou Medel. Inst. Toegep. biol. Onderz. Nat., 9 : 1-168.)
- DRIFT, J. VAN DER et WITKAMP, M., 1959, *The significance of the breakdown of oak litter by Enoicyla pusilla BURM.* (Arch. néerl. de Zool., 13 : 486-492 [cité par MACFADYEN, 1962].)
- DUDICH, E., BALOGH, J. et LOKSA, I., 1952, *Produktionsbiologische Untersuchungen über die Arthropoden der Waldböden.* (Act. biol. Acad. Sci. Hungar., 3 : 295-317.)
- DUFÉY, F., 1957, *Recherche de synécologie sur trois milieux phytosociologiquement définis.* Louvain, Mémoire de Licence, non publié, 135 p.
- DUNGER, W., 1958a, *Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Mikrofauna im Auenwald.* (Zool. Jahrb. [Systematik], 86, 1-2 : 129-180.)
- 1958b, *Über die Veränderung des Falllaubes im Daum von Bodentieren.* (Zeitschr. f. Pflanzenernäh- rung, Düngung, Bodenkunde, 82 [127], 2-3 : 174-193.)
- 1960, *Zu einigen Fragen der Leistung der Bodentiere bei der Umsetzung organischer Substanz.* (Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten u Hygiene, II. Abt., 113 : 345-355.)
- 1962a, *Methoden zur vergleichenden Auswertung von Fütterungsversuchen in der Bodenbiologie.* (Abh. u. Ber. Naturkundemus, Görlitz, 37, 2 : 143-162.)
- 1962b, *Nahrungswahl bei Bodenarthropoden in Produktionsbiologischer Sicht.* (XI. Internationaler Kongress für Entomologie, Wien, 1960, 3 : 169-173.)
- EDWARDS, G. A., 1946, *The influence of temperature upon the oxygen consumption of several arthropods.* (J. Cell. and Comp. Physiol., 27 : 53-64.)
- 1953, *Respiratory metabolism,* pp. 96-146. (Insect physiology. Ed. K. D. Roeder. N. Y., John Wiley, 1100 p.)
- EDWARDS, G. A. et IRVING, L., 1943, *The influence of temperature and season upon oxygen consumption of the sand crab Emerita talpoida SAY.* (J. Cell. and Comp. Physiol., 21 : 169-182.)
- EDWARDS, G. A. et NUTTING, W. L., 1950, *The influence of temperature upon the respiration and heart activity of Thermobia and Grylloblatta.* (Psyche, 57 : 33-44.)
- EDWARDS, R. W. et LEARNER, M. A., 1960, *Some factors affecting the oxygen consumption of Asellus.* (J. Exp. Biol., 37 : 706-718.)

- ELIASSEN, E., 1953, *Energy metabolism of Artemia salina in relation to body size, seasonal rhythms and different salinities*. (Univ. Bergen Arbok, Naturvitenskap. Rekke, 11 : 1-17 [cité par FLORKIN, 1960].)
- ELLENBY, C., 1951, *Body size in relation to oxygen consumption and pleopod beat in Ligia oceanica L.* (J. Exp. Biol., 28 : 492-507.)
- 1953, *Oxygen consumption and cell size. A comparison of the rate of oxygen consumption of diploid and triploid prepupae of Drosophila melanogaster.* (J. Exp. Biol., 30 : 475-491.)
- ELLENBY, C. and EVANS, D. A., 1956, *On the relative importance of body weight and surface area measurements for the prediction of the level of oxygen consumption of Ligia oceanica L. and prepupae of Drosophila melanogaster MEIG.* (J. Exp. Biol., 33 : 134-141.)
- ENGELMANN, M. D., 1961, *The role of soil Arthropods in the energetics of an old field community.* (Ecol. monogr., 31 : 221-238.)
- FLORKIN, M., 1960, *Ecology and metabolism.* (The physiology of Crustacea. Ed. T. H. Waterman, N. Y., London, Academic Press, 1 : 395-410.)
- FORD, J., 1937, *Fluctuations in natural populations of Collembola and Acarina, Part I.* (J. Anim. Ecol., 6 : 98-111.)
- 1938, *Fluctuations in natural populations of Collembola and Acarina, Part II.* (J. Anim. Ecol., 7 : 350-369.)
- FORSRLUND, K. H., 1939, *Beitrage zur Kenntnis der Einwirkung der Bodenbewohnenden Tiere auf die Zersetzung des Bodens. Uber die Nahrung einiger Hornmilben.* (Medd. Statens Skogsforsöksanst., 31 : 99-107.)
- 1948, *Uber die Einsammlungsmethodik bei Untersuchungen der Bodenfauna.* (Medd. Statens Skogsforsöksanst., Inst., 37 : 1-19 [en suédois] [Résumé allemand, pp. 20-22].)
- FOUCART, G., 1951, *Préliminaires à l'étude quantitative des populations de la litière de forêt.* Louvain, Mémoire de Licence, non publié.
- FRANZ, H., 1950, *Bodenzoologie als Grundlage der Bodenpflege.* Berlin, Akademie-Verlag, 316 p.
- FREDERICKSEN, C. F. et LILLY, J. H., 1955, *Measuring wireworm reactions to soil insecticides by tagging with radioactive cobalt.* (J. Econ. Ent., 48 : 438-442.)
- FULLER, R. A., REIGERT, P. W. et SPINKS, J. W. T., 1954, *Persistence of radioactivity in grasshoppers tagged with P-32.* (Canad. Ent., 86 : 201-203.)
- FULLER, R. A., SPINKS, J. W. T., ARNASON, A. P. et MACDONALD, H., 1950, *Use of radioactive tracers in investigation on soil inhabiting insects.* (Annual Rept. Ent. Soc. Ont., 81 : 7-16.)
- GERE, G., 1956, *The examination of the feeding biology and the humificative function of Diplopoda and Isopoda.* (Acta biol. Acad. Sci. Hungar., 6 : 257-271.)
- GHILAROV, M. S., 1956, *Significance of the soil fauna studies for the soil diagnostics.* (C. R. VI<sup>e</sup> Congrès Int. Sci. Sol. Paris, 3 : 139-144.)
- GISIN, H., 1956, *L'évolution du peuplement des Collemboles dans deux tas de feuilles composées dans des conditions différentes.* (C. R. VI<sup>e</sup> Congrès Int. Sci. Sol. Paris, 3 : 11-14.)
- GODWIN, P. A., JAYNES, H. A. et DAVIS, J. M., 1957, *The dispersion of radioactively tagged white-pine weevils in small plantations.* (J. Econ. Ent., 50 : 266.)
- GRANDJEAN, F., 1953, *Essai de classification des Oribates (Acarieus).* (Bull. Soc. Zool. France, 78 : 421-446.)
- GREEN, G. W., BALDWIN, W. F. et SULLIVAN, C. R., 1957, *The use of radioactive cobalt in studies of dispersal of adult females of the european pine shot moth (Rhyacionia buoliana).* (Canad. Ent., 89 : 379-383.)
- HAIRSTON, N. G., 1959, *Species abundance and community organization.* (Ecology, 40 : 404-416.)

- HAMMER, M., 1944, *Studies on the Oribatids and Collemboles of Greenland*. (Meddel. Grønland, 144 : 1-210.)
- HARTENSTEIN, R., 1962a, *Soil Oribatei*. I : *Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina)*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 [2] : 202-206.)
- 1962b, *Soil Oribatei*. II : *Belba kingi, new species (Acarina : Belbidae) and a study of its life history*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 [4] : 357-361.)
- 1962c, *Soil Oribatei*. III : *Studies on the development biology and ecology of Metabelba montana (KULCZ) (Acarina : Belbidae) and Eremobelba nervosa n. sp. (Acarina : Eremaeidae)*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 [4] : 361-367.)
- 1962d, *Soil Oribatei*. IV : *Observations on Ceratozetes gracilis (Acarina : Ceratozetidae)*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 [5] : 283-286.)
- 1962e, *Soil Oribatei*. VI : *Protoribates lophotrichus (Acarina : Haplozetidae) and its associations with microorganisms*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 [5] : 587-591.)
- 1962f, *Soil Oribatei*. V : *Investigations on Platynothrus peltifer (Acarina : Camisiidae)*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 [6] : 709-713.)
- 1962g, *Soil Oribatei*. VII : *Decomposition of Conifer needles and deciduous leaf petioles by Steganacarus diaphanum (Acarina : Phthiracaridae)*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 [6] : 713-716.)
- HARTMANN, F., 1952, *Forstökologie*. Wien, G. Fromme. 461 p. [cité par NEF, 1957].
- HASSET, C. C. et JENKINS, D. W., 1952, *Use of fission products for insect control*. (Nucleonics, 10 : 42-46.)
- HEBRANT, F., 1962, *Recherche sur la mesure de l'agrégation*. Louvain, Mémoire de Licence, non publié, 142 p.
- HEILBRUNN, L. V., 1947, *An outline of general physiology*, 2nd ed. London, Saunders [cité par O'CONNOR, 1961].
- HINTON, H. E., 1954, *Radioactive tracers in entomological research*. (Sci. Prog., 166 : 292-305.)
- HOLTER, H., 1943, *Technique of the cartesian diver*. (Compte rendu Lab. Carlsberg, Sér. Chim., 24, 17-18 : 399-478.)
- HUGHES, R. D., 1958, *The study of aggregated populations*. (Progress in Soil Zoology. Coll. Res. Meth. [...], Rothamsted, 1958. Ed. P. W. Murphy, London, Butterworths, 1962, pp. 51-55.)
- HUGHES, T. E., 1959, *Mites or the Acari*. London, The Athlone Press. 225 p.
- ILINSKAIA, N. B. et TROSHIN, A. S., 1954, *The marking of flies and insects by means of radioactive phosphorus*. (Zoologicheskii Zhurnal., 33 : 841-847 [en russe].)
- JACOT, A. P., 1933, *Phthiracarid mites of Florida*. (J. Elisha Mitchel. Sci. Soc., 48 : 232-267 [cité par JACOT, 1940].)
- 1936, *Spruce litter reduction*. (Canad. Ent., 68 : 31.)
- 1940, *The fauna of the soil*. (Quart. Rev. Biol., 15 : 28-58.)
- JENKINS, D. W. et HASSET, C. C., 1950, *Radioisotopes in entomology*. (Nucleonics, 6 : 5-14.)
- JONES, S. C. et WALLACE, L., 1955, *Cherry fruit fly dispersion studies*. (J. Econ. Ent., 48 : 616-617.)
- KETTLEWELL, H. B. D., 1952, *Use of radioactive tracer in the study of insect populations (Lepidoptera)*. (Nature, 170 : 584-585.)
- 1955, *Labelling locusts with radioactive isotopes*. (Nature, 175 : 821-822.)
- KNAPP, S. E., FARINACCI, C. J., HERBERT, C. M. et SAENGER, E. L., 1956, *A method for labelling the lone-star tick with radioactive indicator*. (J. Econ. Ent., 49 : 393-395.)
- KROG, J., 1954, *The influence of seasonal environmental changes upon the metabolism, lethal temperature and rate of heart beat of Gammarus limnaeus (SMITH) taken from an Alaskan lake*. (Biol. Bull., 107 : 397-410.)

- KÜHNELT, W., 1961, *Soil biology with special reference to the animal kingdom*. London, Faber and Faber, 397 p.
- LADELL, W. R. S., 1936, *A new apparatus for separating insects and other arthropods from the soil*. (Ann. Appl. Biol., 23 : 862-879.)
- LEBRUN, PH., 1964, *Contribution à l'étude écologique des Oribates de la litière d'une forêt de Moyenne Belgique*. (Mém. de l'Inst. roy. Sc. nat. Belg., sous presse.)
- LINDERSTRØM-LANG, K., 1943, *On the theory of the Cartesian diver micro respirometer*. (Compte rendu Lab. Carlsberg, Sér. Chim., 24, 17-18 : 333-398.)
- LINDQUIST, A. W., 1952, *Radioactive materials in entomological research*. (J. Econ. Ent., 45 : 264-270.)
- LONG, D. B., 1958, *Field observation on adults of the wheat bulb fly* (*Leptohylemyia coarcata*). (Bull. Ent. Res., 49 : 77-94.)
- MACFADYEN, A., 1948, *The meaning of productivity in biological systems*. (J. Anim. Ecol., 17 : 75-80.)
- 1952, *The small Arthropods of a Molinia fen at Cothill*. (J. Anim. Ecol., 21 : 87-117.)
- 1953, *Notes on methods for the extraction of small soil arthropods*. (J. Anim. Ecol., 22 : 65-77.)
- 1955, *A comparison of methods for extracting soil Arthropods*. (In Soil Zoology. Ed. D. K. McKevan, London, Butterworths, pp. 315-332.)
- 1958, *Control of humidity in three funnel-type extractors for soil arthropods*. (Progress in Soil Zoology. Coll. Res. Meth. [...], Rothamsted, 1958. Ed. P. W. Murphy, London, Butterworths, 1962, pp. 158-168.)
- 1961, *Improved funnel-type extractors for soil Arthropods*. (J. Anim. Ecol., 30 : 171-184.)
- 1962, *The contribution of the microfauna to total soil metabolism*. (Soil organisms. Proc. coll. of Oosterbeek, Netherlands. Ed. van der Drift et Doeksen, Amsterdam, North-Holland Publ. Cy., 1963, pp. 3-17.)
- 1963, *Animal Ecology. Aims and methods*, 2nd ed. London, Pitman, 344 p.
- MACLEOD, J. et DONNELLY, J., 1957, *Individual and group marking methods for fly populations studies*. (Bull. Ent. Res., 48 : 585-592.)
- MICHAEL, A. D., 1883, *British Oribatidae, Part I*. (Roy. Soc. London [cité par HUGHES, 1959].)
- 1887, *British Oribatidae, Part II*. (Roy. Soc. London [cité par HUGHES, 1959].)
- MÜLLER, I., 1943, *Z. vergl. Physiol.*, 30 : 139 [cité par WILL, 1952].
- MÜLLER, P. E., 1887, *Studien über die natürlichen Humusformen und ihre Einwirkung auf Vegetation und Boden*. Berlin, Springer.
- MURPHY, P. W., 1953, *The biology of forest soils with special reference to the mesofauna of meiofauna*. (J. Soil Sci., 4 : 155-193.)
- 1955, *Ecology of the fauna of forest soil*. (Soil Zoology. Proc. Univ. Nottingham, London, Butterworth, 1 : 99-124.)
- 1956, *Soil fauna investigations*. (Report on forest research, 114, 67 : 3 p.)
- 1958, *Effect of sample treatment on extraction efficiency with the split-funnel extractor*. (Progress in Soil Zoology. Coll. Res. Meth. [...], Rothamsted, 1958. Ed. P. W. Murphy, London, Butterworths, 1962, pp. 182-188.)
- MURPHY, P. W. et DONCASTER, C. C., 1957, *A culture method for soil meiofauna and its application to the study of Nematode predators*. (Nematologica, 2 : 202-214.)
- NEF, L., 1957, *État actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts*. (Agricultura, 5 : 245-316.)
- 1960, *Comparaison de l'efficacité de différentes variantes de l'appareil de Berlese-Tullgren*. (Z. ang. Ent., 46 : 178-199.)

- NIELSEN, C. O., 1949, *Studies on the soil microfauna. II: The soil inhabiting Nematodes.* (Natura Jutlandica, 131 p.)
- 1961, *Respiratory metabolism of some populations of Enchytraeid worms and freelifving Nematodes.* (Oikos, 12, 1 : 17-35.)
- NOORDAM, D. Jr. et VAN DER VAART-DE VLEGER, S. H., 1943, *Een onderzoek naar samenstelling en beteekenis van de fauna van eikenstrooisel.* (Meded. Inst. Toegep. Biol. Onderz. Nat., 2 : 2-24 et Ned. Boschb., 16 : 470-492.)
- OBRESHKOVA, V. et ABRAMOWITZ, A., 1933, *Temperature characteristics for the oxygen consumption of a Cladoceran.* (J. Cell. and Comp. Physiol., 2 : 133-139.)
- O'CONNOR, F. B., 1957, *An ecological study of the Enchytraeid worm population of a coniferous forest soil.* (Oikos, 8 : 161-169.)
- 1958, *Age class composition and sexual maturity in the Enchytraeid worm population of a coniferous forest soil.* (Oikos, 9 : 272-281.)
- 1962, *Oxygen consumption and population metabolism of some populations of Enchytraeidae from North Wales.* (Soil organisms. Proc. Coll. of Oosterbeek, Netherlands. Ed. van der Drift et Doeksen, Amsterdam, North-Holland Publ. Cy., 1963, pp. 32-48.)
- ODUM, E. P. et ODUM, H. T., 1955, *Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok atoll.* (Ecol. Monogr., 25 : 291-320.)
- ODUM, H. T., 1957, *Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida.* (Ecol. Monogr., 27 : 55-112.)
- OVINGTON, J. D., 1962, *Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept.* (Advances in ecological Research, Ed. J. B. Cragg, London et N. Y., Academic Press, vol. 1 : 103-192.)
- PAULY, F., 1952, *Die Copula der Oribatiden.* (Naturwiss., 39 : 572-573.)
- PENDLETON, R. C., 1956, *Uses of marking animals in ecological studies: labeling animals with radio-isotopes.* (Ecology, 37 : 686-689.)
- PENDLETON, R. C. et GRUNDMANN, E. W., 1954, *Use of P-32 in tracing some insect-plant relationships of the thistle Cirsium undulatum.* (Ecology, 35 : 187-191.)
- PRECHT, H., CHRISTOPHERSEN, J. et HENSEL, H., 1955, *Temperatur und Leben.* Berlin, Springer-Verlag, 514 p.
- QUAN, S. F., HARTWELL, W. V., SCOTT, K. G. et PENG, C. T., 1957, *Cerium-144 as a tag for arthropods of medical importance.* (Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 51 : 87-88.)
- QUATERMAN, K. D., JENSEN, J. A., MATHIS, W. W., 1955, *Flight dispersal of Rice field Mosquitoes in Arkansas.* (J. Econ. Ent., 48 : 30-32.)
- RAO, K. P. et BULLOCK, H., 1954, *Q<sub>10</sub> as a function of size and habitat temperature in poikilotherms.* (Amer. Naturalist, 88 : 33-44.)
- RICHMAN, S., 1958, *The transformation of energy by Daphnia pulex.* (Ecol. Monogr., 28 : 173-291.)
- RIHA, G., 1951, *Zur Oekologie des Oribatiden in Kalksteinböden.* (Zool. Jahrb., 80, 3-4 : 408-450.)
- ROEDER, K. D., 1953, *Insect physiology.* N. Y., John Wiley, 1100 p.
- ROTH, A. R. et HOFFMAN, R. A., 1953, *A new method for tagging insects with P-32.* (J. Econ. Ent., 45 : 1091.)
- RURAMUSURA, H., 1961, *Recherches sur la précision en biocénotique.* Louvain, Mémoire de Licence, non publié, 75 p.
- SARRUS et RAMEAUX, 1839 [cité par BRODY, 1945].
- SCHIMITSCHEK, E., 1938, *Einfluss der Umwelt auf die Wohndichte der Milben und Collembolen im Boden.* (Zeitschr. angew. Ent., 24 : 216-247.)

- SCHUSTER, R., 1956, *Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungsvorgängen im Boden.* (Z. Morph. u. Oekol. Tiere., 45 : 1-33.)
- SHEMANGHUK, J. A., FREDEEN, J. H. and KRISTIANSO, A. M., 1955, *Studies on flight range and dispersal habits of Aedes flavescens target with radiophosphorus.* (Canad. Ent., 87 : 376-379.)
- SHEMANGHUK, J. A., SPINKS, J. W. T. and FREDEEN, J. H., 1953, *A method of tagging prairie mosquitoes with radioactive phosphorus.* (Canad. Ent., 85 : 269-272.)
- SLOBODKIN, L. B., 1959, *Energetics in Daphnia pulex population.* (Ecology, 40 : 232-243.)
- 1962, *Energy in animal ecology.* (Advances in ecological research. Ed. J. B. Cragg, N. Y. et London, Academic Press, 1 : 69-101.)
- SPECTOR, W. S., 1956, *Handbook of Biological data 1956.* Ed. W. S. Spector, Philadelphia et London, W. B. Saunders Cy., 584 p.
- STÖCKLI, A., 1950, *Die Ernährung der Pflanze in ihrer Abhängigkeit von der Kleinlebewet des Bodens.* (Z. Pflanzenernähr. Dung. Bodenk., 48 : 264-279.)
- STRENZKE, K., 1951, *Die Biozönotik der Oribatiden norddeutscher Böden.* (Naturwissenschaften, 38 : 284-285.)
- SULLIVAN, C. R., 1953, *Use of radioactive cobalt in tracing the movements of the White-Pine Weevil.* (Canad. Ent., 85 : 273-276.)
- TEAL, J. M., 1957, *Community metabolism in a temperate cold spring.* (Ecol. Monogr., 23 : 41-78.)
- THAMDRUP, H. M., 1939, *Studier over Jydske Heders Okologi.* (Acta Jutlandica, suppl. 11 : 82 p.)
- THOR, S., 1930, *Beitrage zur Kenntnis der invertebraten Fauna von Svalbard.* (Oslo, Norg. Svalbard og. Ishaus. Undersök, 27 : 156 p. [cité par SCHUSTER, 1956].)
- 1931, *Einführung in das Studium der Acarina.* (Die Tierwelt Deutschlands, 22 : 1-78.)
- TOMES, G. A. R. et BRIAN, M. V., 1946, *An electronic method of tracing the movement of beetles in the field.* (Nature, 158 : 551.)
- TRÄGÅRDH, I., 1933, *Methods of automatic collecting for studying the fauna of the soil.* (Bull. Entom. Res., 24 : 203-241.)
- TRÄGÅRDH, I. et FORSSLUND, H., 1932, *Untersuchungen über die Auslesemethoden beim Studium der Bodenfauna.* (Medd. Statens Skögsforsöksanst, 27 : 21-45 [en suédois] [résumé allemand, pp. 45-68].)
- TULLGREN, A., 1918, *Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierformen.* (Z. angew. Ent., 4 : 149.)
- VERNBERG, F. J., 1952, *The oxygen consumption of two species of salamanders at different seasons of the year.* (Physiol. Zool., 25 : 243-249.)
- 1956, *Study of the oxygen consumption of excised tissues of certain marine decapod Crustacea in relation to the habitat.* (Physiol. Zool., 29 : 227-234.)
- WAKSMAN, S. A., 1932, *Principes of Soil Microbiology.* Baltimore, U.S.A., Williams and Wilkins Cy.
- 1938, *Humus.* 2nd ed., Baltimore, U.S.A., Williams and Wilkins Cy.
- WALLWORK, J. A., 1958, *Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina.* (Oikos, 9, 11 : 260-271.)
- WATERMAN, T. H., 1960, *The physiology of Crustacea.* N. Y. et London, Academic Press, 670+681 p.
- WATTIAUX, J. M., 1960, *La distribution agrégative des Oribatides (Acarieus) dans une litière de hêtre.* Louvain, Mémoire de Licence, non publié, 102 p.
- WEYMOUTH, F. W., CRISMON, J. M., HALL, V. E., BELDING, H. S. et FIELD, J., 1944, *Total and tissue respiration in relation to body weight. A comparison of the Kelp crab with other crustaceans and with mammals.* (Physiol. Zool., 17 : 50-71.)

- WIESER, W. et KANWISHER, J., 1960, *Growth and metabolism in a marine Nematode, Enopius communis* (BASTIAN). (Z. für vergleich. Physiol., 43 : 29-36.)
- WILL, A., 1952, *Körpergrösse, Körperzeiten und Energiebilanz. IV. Körpergrösse und O<sub>2</sub>-Konsum bei Schaben und Asseln (Isopoden)*. (Z. vergleich. Physiol., 34 : 20-25.)
- WILLMANN, C., 1931, *Moosmiben oder Oribatiden (Crypostigmata)*. (In F. DAHL, Die Tierwelt Deutschlands, 22 : 79-200.)
- WITKAMP, M. et DRIFT, J. VAN DER, 1961, *Breakdown of forest litter in relation to environmental factors*. (Plant and Soil, 15 : 295-311.)
- WOLVEKAMP, H. P. et WATERMAN, T. H., 1960, *Respiration of Crustacea*. (The Physiology of Crustacea. Ed. T. H. Waterman, N. Y., Academic Press, 1 : 35-100.)
- WOODRING, J. P., 1963, *The nutrition and biology of saprophytic Sarcoptiformes*. Advances in Acarology. Ed. J. A. Naegele, Ithaca (New York), Comstock publishing associates, Vol. 1 : 89-111 p.
- ZEUTHEN, E., 1947, *Body size and metabolic rate in animal kingdom*. (C. R. Lab. Carlsberg, Ser. Chim., 26 : 17-161.)
- 1953, *Oxygen uptake as related to body size in organisms*. (Quart. Rev. Biol., 28 : 1-12.)
- 1955, *Comparative physiology (Respiration)*. (Ann. Rev. Physiol., 17 : 459-482.)
-

## TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION ... ..	3
PREMIÈRE PARTIE.	
CHAPITRE I. — Étude de la mobilité des Oribatides ... ..	7
1. Introduction ... ..	7
2. Méthodes utilisées ... ..	9
3. Résultats expérimentaux ... ..	13
4. Conclusions ... ..	20
CHAPITRE II. — Étude de l'alimentation des Oribatides ... ..	23
1. Données bibliographiques ... ..	23
2. Travaux personnels ... ..	29
A. — Étude qualitative ... ..	30
B. — Étude quantitative ... ..	32
SECONDE PARTIE.	
CHAPITRE III. — La consommation d'oxygène des Oribatides ... ..	38
1. Techniques . ... ..	38
A. — Détermination du poids des Oribatides ... ..	38
B. — Mesures de consommation d'oxygène ... ..	41
2. Résultats :	
A. — Analyse spécifique ... ..	44
B. — Analyse générale . ... ..	73
3. Discussion . ... ..	76
CHAPITRE IV. — Estimation du métabolisme d'une population en nature . ... ..	88
1. Introduction ... ..	88
2. La population étudiée et son milieu . ... ..	89
3. La consommation d'oxygène de l'ensemble de la population ... ..	99
4. La consommation d'oxygène des principales espèces ... ..	104
5. Vue synthétique de l'activité métabolique des espèces ... ..	123
CHAPITRE V. — Conclusions : La faune et son milieu ... ..	132
RÉSUMÉ . ... ..	141
SUMMARY ... ..	142
BIBLIOGRAPHIE ... ..	144

