

INTRODUCTION

Une feuille qui tombe a divisé l'année
De son événement léger.

PAUL VALÉRY
(*Équinoxe*).

Il y a une vingtaine d'années, la faune édaphique — étudiée jusqu'alors sous l'angle systématique — commença à intéresser les zoologistes sur un autre plan : celui de son rôle dans la décomposition des matières organiques.

Dès 1883, DARWIN dans son travail « The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits » et MÜLLER, en 1887, avaient déjà attiré l'attention des zoologistes sur le rôle que peuvent remplir les lombrics dans le brassage de la litière des forêts. Cependant, les pédologues continuèrent longtemps encore à envisager les processus d'humification comme des phénomènes purement physico-chimiques. Il fallut l'influence de microbiologistes et surtout celle de S. A. WAKSMAN pour que l'action des bactéries humificatrices fût prise en considération.

Pendant ce temps, les travaux des systématiciens développent considérablement les connaissances sur la faune des sols : ils y sont aidés par la mise au point de méthodes d'extraction de la faune de son substrat : l'appareil de BERLESE (1905), simplifié ultérieurement par TULLGREN (1918), permet de se faire une idée qualitative de la grande variété de petits arthropodes qui peuplent les sols et les litières forestières.

Pour être utilisables à des études quantitatives, ces appareils subirent diverses modifications et firent l'objet de nombreuses études du rendement d'extraction (TRÄGÅRDH, 1933; VAN DER DRIFT, 1950; MURPHY, 1958; MACFADYEN, 1953, 1955, 1958, 1961; BERTHET, 1954; NEF, 1960).

Les recherches qualitatives mettent en évidence les relations entre la faune et son milieu et, à la suite des travaux de FRANZ (1950), GISIN (1956), GHILAROV (1956), les études visant à caractériser les sols par leur composition faunistique se sont multipliées. D'autre part, de très nombreux recensements quantitatifs montrent que les petits arthropodes des sols forment des populations extrêmement denses : les acariens, à eux seuls, sont représentés dans l'humus forestier à raison de 50.000 à 350.000 individus par m² (BORNEBUSCH, 1930; VAN DER DRIFT, 1950; SCHIMITSCHEK, 1938; STÖCKLI, 1950; MURPHY, 1953-1955; DUDICH et al., 1952, etc.). FORSSLUND (1948) en a dénombré 1,4 million par m².

Ce sont les Oribatides qui constituent la grosse majorité des acariens édaphiques. Il était normal que les zoologistes ayant observé des densités d'acariens aussi élevées, tentassent de déterminer l'importance et le rôle de cette faune dans les processus de décomposition de la matière organique.

La position écologique des Oribatides dans la biocénose formée par la litière d'un sous-bois est schématiquement représentée par la figure 1, modifiée d'après BIRCH et CLARK (1953) et complétée d'après les observations biologiques reprises par KUHNELT (1961). La litière, au centre de la figure, subit l'attaque directe de trois types d'organismes : les animaux saprophages, les moisissures et les bactéries. Ces deux derniers groupes forment la base

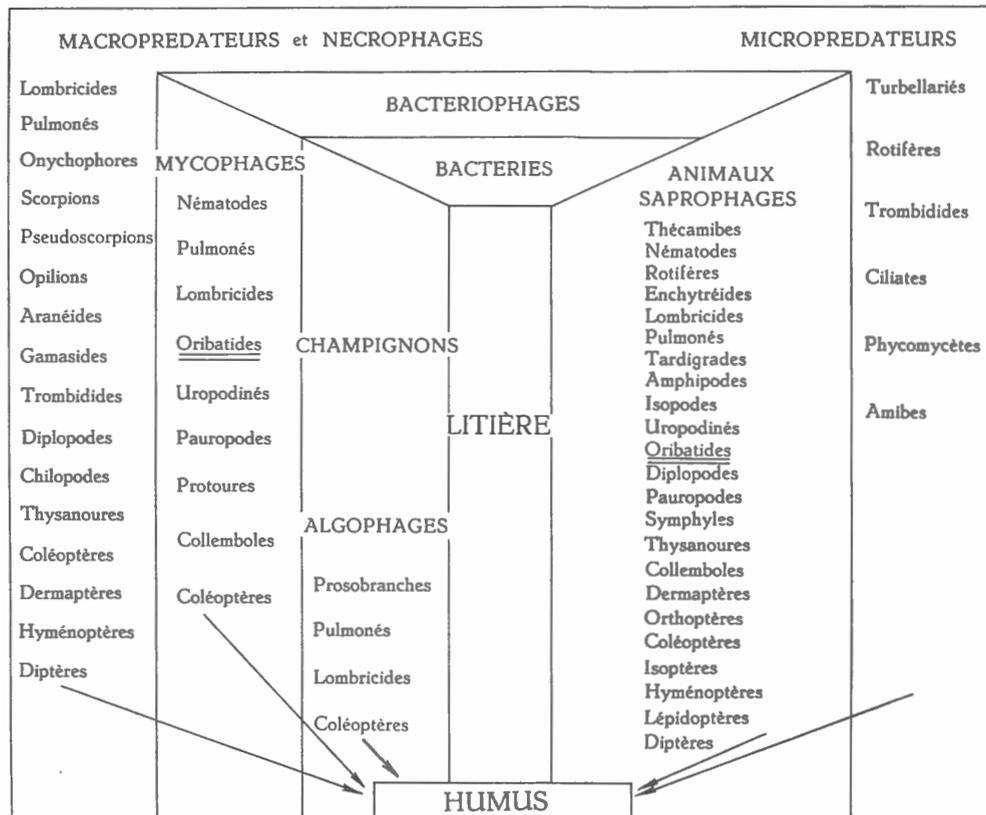


FIG. 1. — Schéma inspiré de BIRCH et CLARK (1953) illustrant la position des Oribatides aux différents niveaux trophiques de la biocénose formée par la litière forestière.

FIG. 1. — Diagram showing the Oribatid position in the different trophic levels of the forest soil community. Redrawn from BIRCH and CLARK (1953).

alimentaire des mycophages et des bactériophages. Enfin, l'ensemble de la faune est la proie des prédateurs et des nécrophages. On a situé ainsi, d'après leur niveau trophique, les animaux habitant typiquement la litière, ne fût-ce qu'à un stade de leur développement. Les Oribatides s'y rencontrent à deux niveaux : soit en tant que saprophages, soit en tant que mycophages.

Dans le présent travail, nous avons tenté de déterminer l'importance écologique de ce groupe en essayant de mettre en application les principes énoncés par DEBAUCHE (1958a) : « Il est important, pour la compréhension d'une biocénose, de pouvoir évaluer la part d'influence qu'y exerce chaque espèce, c'est-à-dire, sa dominance. Ce problème fondamental

de la biocénétique est à la fois d'ordre qualitatif et quantitatif. En effet, la dominance dépend de la nature de l'activité de l'espèce, mais aussi du nombre d'individus exerçant cette activité, de leur dimension, de la façon dont ils sont répartis dans le milieu et du temps pendant lequel ils sont actifs au cours du cycle annuel. Ainsi comprise, la dominance constitue une sorte de synthèse du dynamisme écologique de l'espèce, elle devient, de ce fait, le principal critère de la biocénétique ».

La mise en pratique de ce concept de dominance implique donc la connaissance : (i) de la densité des espèces et de sa fluctuation dans le temps; (ii) de la distribution spatiale des animaux; (iii) de l'alimentation de la faune aux points de vue qualitatif et quantitatif.

A l'heure actuelle, nombre de travaux ont été faits sur la densité des Oribatides dans différents milieux et les variations de celle-ci en fonction des saisons. L'étude de la distribution spatiale de ces animaux dans quelques milieux a sensiblement progressé ces dernières années, à la suite des travaux de MACFADYEN (1952) et de HUGHES (1958) en Angleterre, de HAIRSTON (1959) aux États-Unis et, dans notre département, des recherches effectuées par FOUCART (1951), DELVILLE (1957), DUFÉY (1957), WATTIAUX (1960), RURAMUSURA (1961), HÉBRANT (1962) et LEBRUN (1964).

Dans le présent travail, nous avons tenté d'apporter une contribution à la connaissance des phénomènes agrégatifs par l'étude en nature de la mobilité des quelques Oribatides. Puis, dans le chapitre suivant, nous avons abordé l'étude qualitative de l'alimentation de la faune : après une revue de la littérature synthétisant nos connaissances actuelles sur le sujet, nous avons exposé les résultats de quelques expériences menées en nature et en laboratoire dans le but de déterminer les préférences alimentaires des Oribatides. Pour l'examen quantitatif de l'alimentation, quelques espèces seulement se sont prêtées à des expériences; aussi, avons-nous préféré effectuer des mesures de la quantité d'oxygène consommé. Cependant, l'étude du métabolisme d'animaux d'aussi petite taille a soulevé des difficultés techniques assez importantes et nous a obligé à adopter la méthode du ludion de LINDERSTRÖM-LANG et à l'adapter à notre problème. L'examen de la consommation d'oxygène d'un assez grand nombre d'individus de différentes espèces nous a permis d'établir la relation unissant les besoins métaboliques au poids des animaux et à la température du milieu.

Dans un dernier chapitre, nous avons tenté d'appliquer cette loi à une population naturelle et avons établi le bilan annuel de consommation d'oxygène des Oribatides dans la litière d'une chênaie.

Il nous est ainsi possible d'estimer l'importance relative des Oribatides dans leur milieu par comparaison à des études semblables faites sur d'autres groupes animaux et de préciser quelque peu, l'action exercée par cette faune dans les processus de décomposition de la matière organique.

*
**

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à M. le Prof^r H. DEBAUCHE qui, durant toute l'élaboration de ce travail, m'apporta ses encouragements, ses suggestions et ses remarques.

Je remercie M. le Prof^r H. KOCH qui mit très aimablement son appareillage à ma disposition et me prodigua, à plusieurs reprises, conseils et critiques.

Que M^{me} A. DEPRIT-BARTOLOMÉ (Bureau de Calcul de l'Université, dir. M. le Prof^r J. MEINGUET) trouve également ici l'expression de mes remerciements. Sa haute compétence me fut des plus précieuse.

MM. L. NEF et PH. LEBRUN m'ont autorisé à présenter ici une partie des résultats de leurs travaux. Je les en remercie vivement.

Ma reconnaissance va enfin à MM. E. JAL et M. LOHSTE dont j'ai apprécié l'incessant dévouement et la compétence technique.

Pendant plusieurs années, j'ai bénéficié en tant que Boursier de l'aide de l'Institut Interuniversitaire des Sciences Nucléaires. Que cet organisme trouve ici l'expression de ma gratitude.

ABRÉVIATIONS PROPRES À CE TRAVAIL.

- Y logarithme de l'oxygène consommé en $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, par individu et par jour.
 \bar{Y} moyenne de la consommation d'oxygène calculée sur les log des mesures exprimées en $\mu\text{l} \times 10^{-3}$ par individu, par jour.
 X température en °C.
 Z $\frac{1}{T} 10^4$.
 T température absolue.
 W log du poids exprimé en μg .
 s^2 variance des mesures.
 r coefficient de corrélation de Pearson.
 r_s coefficient de corrélation de Spearman (« rank correlation »).
 b coefficient angulaire d'une droite de régression.
 s_b erreur au coefficient b .
 $t_{0.05}$... valeur de la table des « t » de « Student » au seuil 5 %.
 SS effet significatif au seuil 1 %.
 S effet significatif au seuil 5 %.
 NS effet non significatif au seuil 5 %.
 d.lib.. degrés de liberté.
-

L'ACTIVITÉ DES ORIBATIDES

(ACARI : Oribatei)

D'UNE CHÊNAIE

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE I.

ÉTUDE DE LA MOBILITÉ DES ORIBATIDES.

et l'ombre, et la neige, et le vent
Les poussent pêle-mêle, en arrière, en avant,
À droite, à gauche, avec leurs chemins que retardent
Des bourrasques parfois aux carrefours obscurs...
Mon petit compagnon, tous ceux qui sont en route,
Sais-tu ce qui les fait courir si vite ?.. Écoute...

MARIE NOËL

(*Les chansons et les heures*).

1. — INTRODUCTION.

L'étude en nature de la mobilité des Oribatides de la litière des forêts présente, dans le cadre des travaux du laboratoire du Prof H. DEBAUCHE, un grand intérêt. En plus des renseignements que l'on pourra en tirer sur l'éthologie de cette faune et sur ses réactions motrices vis-à-vis des modifications des facteurs climatiques, ce type d'étude peut apporter une lumière nouvelle sur les variations de modalité des distributions faunistiques.

Par les travaux de MACFADYEN (1952), de HUGHES (1958), de HAIRSTON (1959) et par ceux de DEBAUCHE (1958a, 1958b) et de son école, on sait en effet que la faune de la litière n'est pas répartie d'une manière uniforme dans son milieu, mais se présente groupée en îlots. Le degré d'agrégation varie selon l'espèce, le milieu ou la période de l'année mais est cependant presque toujours très marqué.

L'origine de cette tendance agrégative n'a pu être nettement déterminée : pour l'éclairer, plusieurs hypothèses ont été formulées :

a) Les œufs étant généralement pondus en paquets, les individus auraient tendance à se développer et à vivre aux environs immédiats du lieu d'éclosion. Cette hypothèse a été récemment reprise par HARTENSTEIN (1962g).

b) Les agrégats auraient une origine microclimatique, les animaux ayant tendance à se grouper aux endroits climatiquement les plus favorables. Si la température est très uniforme dans une couche donnée d'un sous-bois, par contre, la teneur en eau y est extrêmement variable d'un endroit à l'autre : elle présente comme la faune, une distribution agrégative. Or, les Oribatides sont sensibles aux facteurs hydriques (FORD, 1937-1938; SCHIMITSCHEK, 1938; HAMMER, 1944; VAN DER DRIFT, 1950; RIHA, 1951; STRENZKE, 1951; MACFADYEN, 1952; MURPHY, 1953; KUHNELT, 1961). Les variations locales de ces facteurs seraient donc susceptibles d'engendrer une distribution agrégative de la faune.

c) Les animaux seraient soumis à un instinct grégaire. Pour autant qu'on puisse en juger, cette tendance ne semble pas fort prononcée chez les Oribatides.

d) Les animaux présenteraient des exigences alimentaires fort strictes et se grouperaient là où il est possible de les satisfaire.

L'étude en nature de la mobilité des Oribatides va nous permettre, dans une certaine mesure, d'éprouver la validité des deux premières hypothèses; la vraisemblance de la dernière sera abordée au chapitre suivant, qui concerne l'étude de l'alimentation des animaux.

*
**

Étant donné les faibles dimensions des individus, l'observation des animaux ne peut se faire qu'en laboratoire; les méthodes de marquage classiques par colorants sont donc peu indiquées. Par contre, en marquant les animaux avec un élément radioactif, il est possible de détecter les individus et de les localiser en nature, sans devoir les retirer de leur milieu.

La méthode des radiotraceurs est devenue d'un emploi courant en écologie entomologique. Il suffit, en effet, d'ajouter quelques traces de P^{32} dans une solution de saccharose pour marquer très aisément des mouches nourries de ce milieu et suivre ainsi leur dispersion (ILINSKAIA et TROSHIN, 1954; JONES et WALLACE, 1955; MACLEOD et DONNELLY, 1957; LONG, 1958). Le même isotope a été largement utilisé pour marquer des moustiques (BURCHER et TAYLOR, 1949; HASSET et JENKINS, 1952; SHEMANCHUK et al., 1953; SHEMANCHUK et al., 1955; BALDWIN et al., 1955; QUATERMAN et al., 1955). De même, l'étude de la mobilité des sauterelles a été réalisée en ajoutant du phosphore radioactif à leur alimentation (FULLER et al., 1954; KETTLEWELL, 1955) et celle de Lépidoptères, en nourrissant ceux-ci d'aliments marqués au soufre-35 (KETTLEWELL, 1952).

A côté de ces méthodes de marquages par l'alimentation, il en existe d'autres, par marquage externe. Une des plus simples consiste à immerger, pendant quelques secondes, les animaux dans une solution radioactive. C'est ainsi que des Diptères (ROTH et HOFFMAN, 1953) ou des Ixodides (KNAP et al., 1956) ont été marqués au phosphore-32, des Coléoptères, au cobalt-60 (BARBERS et al., 1954) ou au scandium-46 (GODWIN et al., 1957). Les Coléoptères ont aussi été marqués en leur appliquant une petite tache de colle dans laquelle du cobalt-60 est incorporé (SULLIVAN, 1953; GREEN et al., 1957) ou en fixant sur l'insecte un petit fil de radium ou de cobalt-60 (TOMES et BRIAN, 1946; BRIAN, 1947). Ce dernier mode de marquage a été largement utilisé pour suivre les mouvements des larves d'Élatérides (ARNASON et al., 1950; FREDERICKSEN et LILLY, 1955) ou des larves de Coccinelles (BANKS, 1955).

Un aperçu complet de ces techniques de marquage est repris dans les travaux de FULLER et al. (1950), JENKINS et HASSET (1950), LINDQUIST (1952), PENDLETON et GRUNDMANN (1954), HINTON (1954) et PENDLETON (1956).

2. — MÉTHODES UTILISÉES.

a) LE MARQUAGE.

Pour notre projet, l'isotope choisi devait satisfaire aux exigences suivantes :

- a) Une demi-vie suffisamment longue pour que les expériences puissent être poursuivies pendant un mois.
- b) Une activité spécifique élevée afin que de très faibles quantités de substances soient décelables.
- c) Être un émetteur gamma ou bêta fortement énergétique pour que son rayonnement pénétrant permette de retrouver un individu situé sous une certaine épaisseur de feuilles mortes ou d'humus.
- d) Enfin, être chimiquement inoffensif pour la faune et se présenter sous une forme qui convienne au mode de marquage utilisé.

Plusieurs techniques de marquage ont été essayées. Comme pour beaucoup d'espèces d'Oribatides, il est fort délicat d'élever les animaux en laboratoire et qu'il est encore plus difficile de les alimenter au moyen de nourriture marquée (cfr chapitre II), une technique de marquage interne était à rejeter pour aborder notre problème.

D'excellents résultats furent obtenus en utilisant une méthode inspirée de celle proposée par DAVIS et NAGEL (1956). Elle consiste à fixer sur la cuticule des animaux une trace d'un sel radioactif en immergeant les individus pendant quelques instants dans une solution radioactive. Pour cela, les animaux sont placés dans un petit tube d'Alin à plaque de verre fritté de porosité n° 3. A la pipette de Pasteur, on y introduit environ 1 ml de solution radioactive et on laisse les individus immergés durant une minute. Puis on fait le vide sous le tube d'Alin par le conduit latéral de l'appareil représenté à la figure 2; la solution radioactive est récupérée dans un tube à essai et peut être réutilisée plusieurs fois. L'aspiration est maintenue pendant 3 à 5 minutes pendant que de l'air déshydraté au silicagel est soufflé sur les animaux afin de les sécher rapidement. Les animaux sont soumis à 3 à 6 immersions consécutives à 2 heures d'intervalle afin d'augmenter la quantité de sel fixé. Vingt-quatre heures après la dernière immersion, il est souhaitable de laver les individus à l'eau distillée afin d'éliminer les sels radioactifs qui ne sont pas convenablement fixés sur la cuticule et qui risqueraient ainsi de venir troubler les mesures lorsqu'il s'agira de repérer les individus en nature. Par cette méthode, il est aisé de marquer une cinquantaine d'animaux à la fois.

Une solution de 2 mC/ml de $\text{Na}_2\text{Ir}^{192}\text{Cl}_6$ a été utilisée pour marquer des *Steganacarus magnus* et des *Xenillus tegeocranus*. Après 3 à 6 immersions d'un lot de 25 animaux, on peut en sélectionner une bonne quinzaine qui donnent individuellement plus de 6.000 c.p.m. mesurés au compteur (Tracerlab, type : s.c-18A + Automatic Sample changer s.c-6C) équipé d'un tube Geiger à fenêtre mince (type TGC 2). L'adjonction de 20 % d'alcool éthylique ou d'un agent mouillant (Tween 80 ou Taurocholate de sodium) n'a pas amélioré la quantité d'isotope fixée sur l'animal. Au-delà de 6 immersions consécutives, l'accroissement de sels radioactifs absorbés devient minime. L'iridium satisfait aux exigences posées plus haut puisqu'il a une demi-vie de 74,4 jours; il peut être livré avec une activité spécifique très élevée, est un assez puissant émetteur bêta et gamma et peut être obtenu sous forme d'un sel bien soluble dans l'eau (1).

(1) Nous remercions vivement Miss G. E. SKEATS de A.E.R.E., Harwell, qui a bien voulu se charger de nous procurer cet isotope sous cette forme chimique.

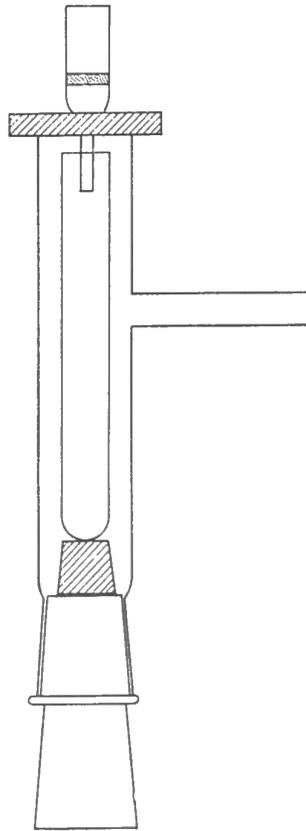


FIG. 2. — Appareil utilisé pour le marquage par immersion.

FIG. 2. — Apparatus used in connection with the immersion tagging technique.

Malheureusement, cette méthode extrêmement aisée ne convient que pour quelques rares espèces d'Oribatides. En effet, pour la majorité de ceux-ci, une cuticule cireuse, par sa faible mouillabilité, s'oppose aux échanges de sels avec la solution dans laquelle les animaux sont immergés. L'adjonction à la solution radioactive, d'alcool éthylique, de mouillants ou d'adhésifs tels ceux utilisés pour favoriser la rétention de pesticides sur les feuilles, lors de leur épandage, furent pratiquement sans effet. De même, des tentatives de marquage par l'iode de *Euzetes globulus*, furent infructueuses, soit que l'on immergeât les animaux dans une solution de NaI^{131} dans du thiosulfate à 1,70 mC/ml, soit que l'on immergeât les animaux dans une solution où l'on forme de l'iode libre susceptible de venir se fixer sur les groupe phénols ou sur les acides gras non saturés du cérotégument de la cuticule des animaux.

En utilisant une solution de Sc^{46}Cl (demi-vie de 84 jours) il était possible d'en augmenter l'activité spécifique et de la porter à 8 mC/ml. Pour les animaux à cuticule lisse, l'immersion dans une telle solution fut pratiquement sans effet, mais donna d'excellents résultats pour les animaux à cuticule rugueuse. Elle fut utilisée pour marquer les *Steganacarus magnus* et les *Xenillus tegeocranus* des expériences de février et mars 1961.

Toujours afin de marquer des animaux à cuticule cireuse, nous nous sommes procuré du nitrate de cobalt-60 qui, en solution dans l'acétone, fut incorporé dans une colle plastique

du commerce. Au moyen d'un pinceau à une ou deux soies, une gouttelette de colle était déposée sur l'hysterosoma des Oribatides maintenus sur une lame porte-objet dans une goutte d'une solution saturée de sucre. En quelques instants, la colle était suffisamment sèche pour pouvoir laver les animaux à grande eau afin d'éliminer le sucre. Malheureusement, la méthode fut infructueuse car, après 8 à 10 jours, la petite tache radioactive se détachait. Les mêmes ennuis se reproduisirent lorsqu'on plaça sur le dos des animaux une tache de peinture pour carrosserie automobile (Duco) choisie pour sa grande vitesse de dessiccation. Le nitrate de cobalt devait être complexé sous forme de thiosulfonate pour être soluble dans les acétates d'éthyl et de butyl, principaux solvants de ces laques.

Finalement, la mise en suspension du cérium-144-praséodyme dans de la peinture à l'huile pour artistes a permis de marquer tant les animaux à cuticule lisse que ceux à cuticule rugueuse. Le cérium-144 est fourni par le Radio-chemical Centre de Hamersham sous forme de chlorure dans HClN avec une activité spécifique de 10 mC/ml. L'acide chlorhydrique est éliminé en maintenant la solution durant 24 heures sous vide dans un exsiccateur en présence de pastilles de KOH. Le dépôt est remis en solution dans l'eau pour obtenir une activité spécifique de 1 mC/ml. On prélève 0,25 ml de solution dans une petite cupule en porcelaine. Après évaporation totale, le précipité est mis en suspension dans un peu de peinture à l'huile (Students oil colour, Winsor et Newton, Londres) légèrement fluidifiée par du vernis au copal à l'huile de lin qui favorise une dessiccation rapide. Sous le binoculaire, à l'aide d'un pinceau à une ou deux soies, on dépose sur le dos des animaux une très petite gouttelette qui vient former un disque d'environ 0,1 mm de diamètre. Les animaux sont ensuite passés au compteur pour sélectionner ceux dont la radioactivité est suffisante (entre 10.000 et 20.000 c.p.m. au compteur Tracerlab Tube Geiger, type TGC 2).

Le cérium-144, dont l'emploi est préconisé par QUAN et al. (1957), est un isotope à demi-vie relativement longue (285 jours), émetteur bêta et gamma faiblement énergétique qui donne naissance par désintégration au praséodyme-144, isotope à courte-vie (17,5 minutes) et à émission bêta fortement énergétique (3,12 MeV), ce qui rend sa détection extrêmement aisée au compteur Geiger.

La présence de substances radioactives sur les animaux ne semble pas modifier leur comportement : des individus développant jusqu'à 50.000 c.p.m. ont pu être observés pendant plus de quinze jours au laboratoire : ils absorbaient une quantité normale de nourriture et aucune mortalité anormale n'a été notée (un décès sur 20 individus en 18 jours).

b) DÉTECTION DES ANIMAUX MARQUÉS.

Tous les animaux utilisés provenaient d'une futaie de chênes de la forêt de Meerdael située à 11 km au Sud de Louvain et, après marquage, étaient replacés dans leur milieu d'origine; chaque individu était distant d'environ un mètre du suivant. Durant l'expérience, ils sont quotidiennement repérés et localisés au moyen d'un moniteur de laboratoire portable (M.B.L.E., type PN 282/A) équipé d'un tube Geiger (Asdam 18505). Lorsque le traceur était un émetteur gamma, il aurait pu être avantageux d'utiliser un compteur à scintillation portable pour augmenter la sensibilité lors de la détection. Cependant, les essais faits dans ce sens, ont montré que, même lorsque le scintillateur est équipé de volumineux colimateurs en plomb, le background de radioactivité est à ce point élevé qu'il empêche toute mesure précise. Le rendement optimal fut obtenu en détectant au moyen d'un compteur Geiger le rayonnement bêta très énergétique du praséodyme.

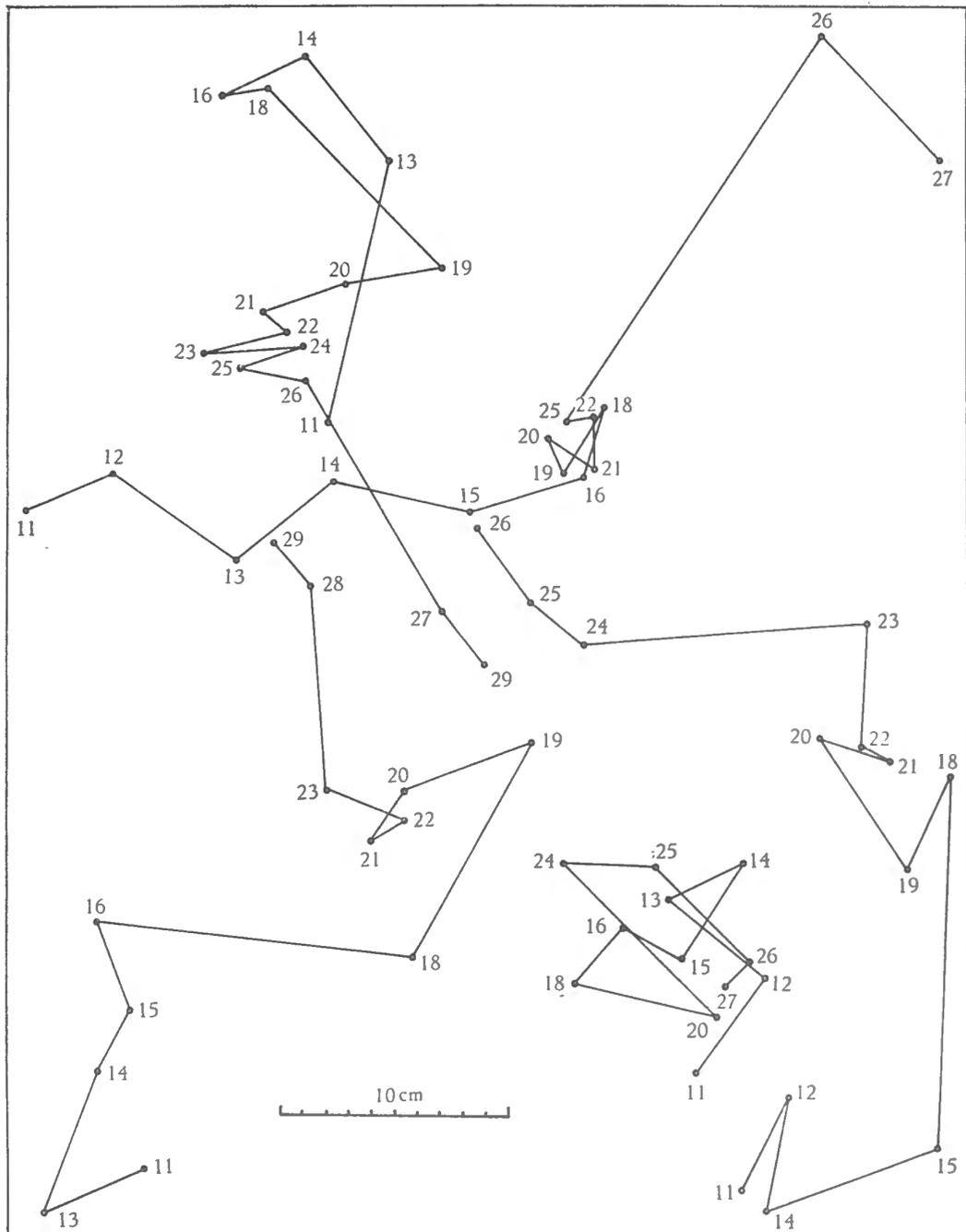


FIG. 3. — Quelques exemples d'itinéraires parcourus par 5 *Steganacarus magnus*. Dans la chênaie, les animaux ont été placés à beaucoup plus grande distance les uns des autres, toutes superpositions d'itinéraires étant de ce fait évitées. Les chiffres correspondent à la date du relevé. Lorsque les animaux sont restés sur place plusieurs jours consécutivement, seule la date du premier jour est reportée sur le graphique.

FIG. 3. — Some examples of tracks followed by 5 *Steganacarus magnus*. In reality, the animals are placed further from each other to prevent any superposition of the paths. The figures correspond to the dates of the observations. When the animals remain for some days in the same place, only the date of the first day is marked on the diagram.

Dans la plupart des cas, il est possible en une dizaine de minutes de situer un individu à un demi-centimètre près. Certains individus cependant sont restés introuvables, peut-être parce qu'ils avaient parcouru une trop grande distance, peut-être parce qu'ils avaient été emportés par un prédateur, peut-être parce qu'ils avaient migré à trop grande profondeur.

Le dernier jour de l'expérience, la litière de l'endroit où les individus ont été localisés en dernier lieu est ramenée au laboratoire. On peut vérifier si les animaux sont toujours vivants et si le lieu de localisation correspond à la position réelle de l'individu. D'une manière générale, aucune erreur de localisation n'a été constatée; cependant, lors de l'emploi de la technique de marquage par immersion, il est arrivé occasionnellement que des animaux laissent dans les feuilles mortes des traces de sels radioactifs, faussant ainsi la localisation de l'animal.

3. — RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX.

EXPÉRIENCE N° 1.

Le 11 août 1958, 13 *Steganacarus magnus* et 6 *Nothrus palustris* marqués par immersion au Na_2IrCl_6 ont été replacés dans la litière. Durant 18 jours, à la même heure, la position de chaque individu est repérée : les mesures suivantes ont été relevées :

a) la distance en ligne droite entre le point de départ, le premier jour et le point d'arrivée;

b) la distance en ligne droite entre les points de localisation obtenus lors de deux relevés consécutifs;

c) l'angle formé au point de départ entre le point d'arrivée et la direction du Nord.

De ces données, on a pu reproduire graphiquement le chemin parcouru par chaque individu. La figure 3 donne pour quelques *Steganacarus magnus* les itinéraires observés. En cours d'expérience, 7 *S. magnus* furent perdus, les 6 autres furent récupérés vivants au laboratoire. Sur les 6 *Nothrus palustris*, un fut perdu; on a retrouvé deux carapaces radioactives complètement vidées de leur contenu et 3 animaux vivants.

Analyse des résultats.

1. L'examen des itinéraires parcourus montre que dans une litière assez homogène, exempte de plantes vivaces, les animaux semblent se diriger au hasard. Les parcours observés rappellent nettement les images obtenues lors de l'étude des trajectoires de particules animées de mouvement brownien (fig. 4).

2. Pour l'ensemble de l'expérimentation, le déplacement moyen journalier observé est de 4,11 cm pour *Steganacarus magnus* et de 1,70 cm pour *Nothrus palustris*. Il s'agit certainement ici du déplacement minimum puisque : (i) les mesures portant uniquement sur la distance parcourue entre deux relevés consécutifs, le trajet réellement suivi ne peut être que plus long; (ii) les chances de perdre un individu augmentent avec la distance parcourue. Ainsi, parmi les *S. magnus*, un des premiers individus perdus s'était déplacé de 46,4 cm en 4 jours. Le déplacement maximum observé pour un individu en 24 heures a été de 20,5 cm pour les *S. magnus* et de 11 cm pour les *N. palustris*.

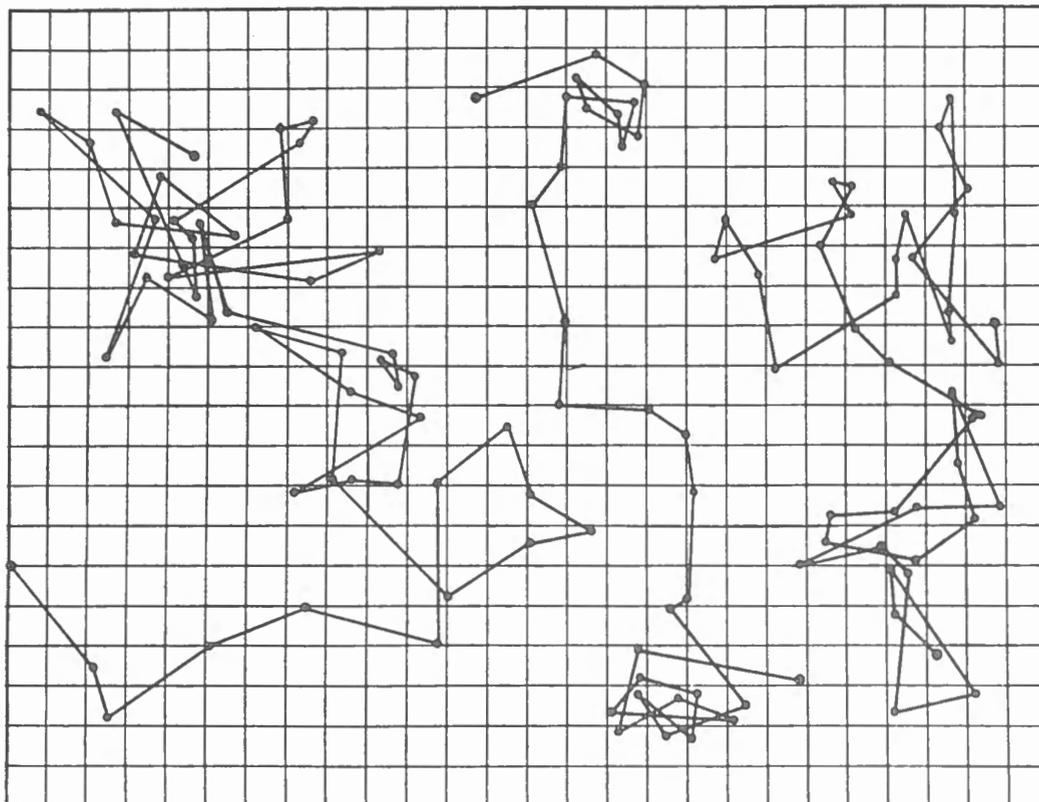


FIG. 4. — Mouvement brownien.

Trajet de trois particules, obtenu en reliant les positions consécutives observées à trente secondes d'intervalle. Cette image ne donne qu'une faible idée de la complexité des trajectoires réelles : si les positions avaient été représentées de seconde en seconde, chaque segment rectiligne eût été remplacé par un contour polygonal à 30 côtés, compliquant considérablement la figure. (PERRIN, 1909.)

FIG. 4. — Brownian movement.

Paths obtained by joining the consecutive positions of three particles of mastic at intervals of thirty seconds. They only give a feeble idea of the complexity of the real trajectories. If the positions were indicated from second to second, each of the rectilinear segments of the figure would be replaced by a polygonal contour of thirty sides, as complicated as the drawing given here. (PERRIN, 1909.)

3. La figure 5 donne les fluctuations des déplacements journaliers moyens des *Steganacarus magnus* et des *Nothrus palustris*. La précision d'estimation de ces moyennes diminue au cours de l'expérience, étant donné les pertes progressives d'animaux. On constate que le trajet journalier moyen n'est pas constant mais varie dans de fortes proportions. De plus, il apparaît un certain parallélisme entre les déplacements du *S. magnus* et du *N. palustris*. Sur la même figure, on a noté les variations de pluviosité observées à l'Institut Royal Météorologique d'Uccle (à environ 25 km du lieu d'expérience) durant la même période. Pour *S. magnus*, un certain accord apparaît entre l'amplitude des déplacements et la pluviosité : la corrélation entre le trajet parcouru à une date donnée et la pluviosité relevée à la date

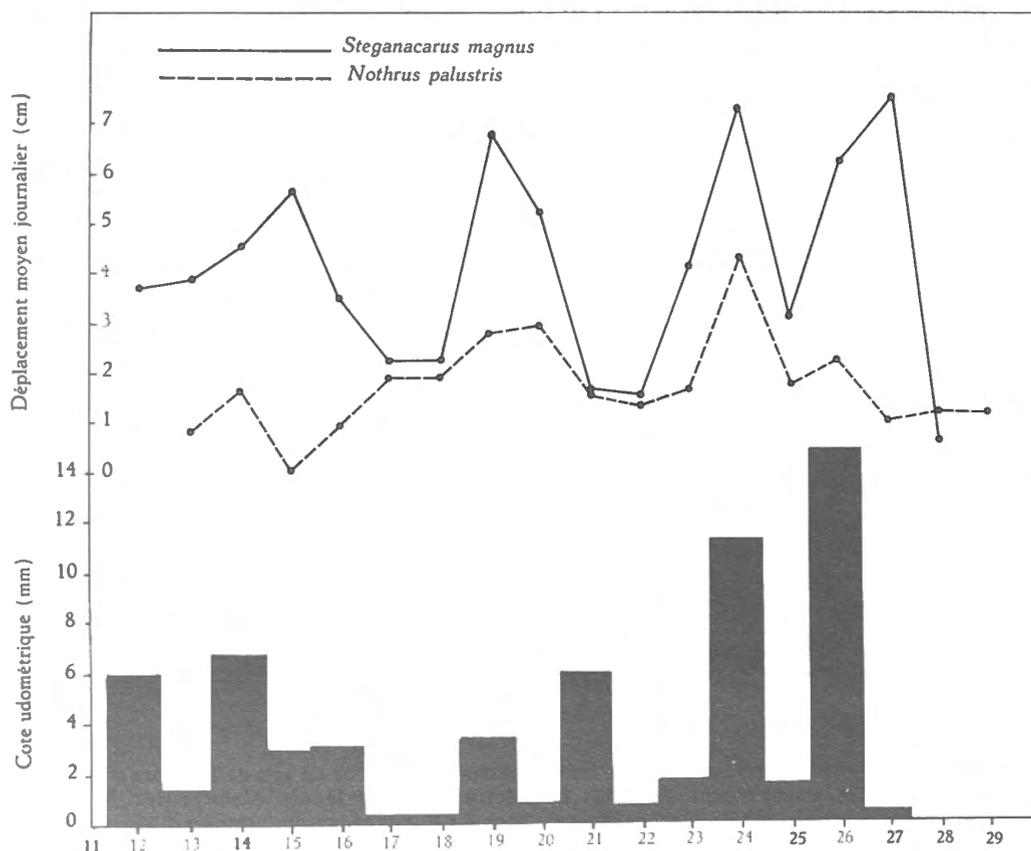


FIG. 5. — Fluctuations des déplacements journaliers moyens de *Steganacarus magnus* et *Nothrus palustris* et variations de la cote udométrique durant la période du 11 au 29 août 1958.

FIG. 5. — Variations in the daily average movement of *Steganacarus magnus* and *Nothrus palustris* and variations in the rainfall during the period between 11th and 29 August 1958.

de la veille est $r = 0,443$, valeur significative à 5 %. Cependant, si la corrélation est calculée entre le trajet moyen parcouru et la moyenne des relevés de précipitations des deux jours précédents, on trouve $r = 0,666$, valeur significative à 1 %. Le calcul effectué dans les mêmes conditions pour *N. palustris* donne $r = 0,172$. L'ensemble de ces données suggère que l'amplitude des déplacements de *S. magnus* n'est pas fonction de la pluviosité comme telle, mais bien de l'humidité de la litière.

4. Les variations de température n'ont eu aucun effet décelable sur la vitesse de déplacement des animaux, bien que les températures moyennes quotidiennes au niveau du sol à Uccle aient oscillé entre 14,5 et 21,8° C.

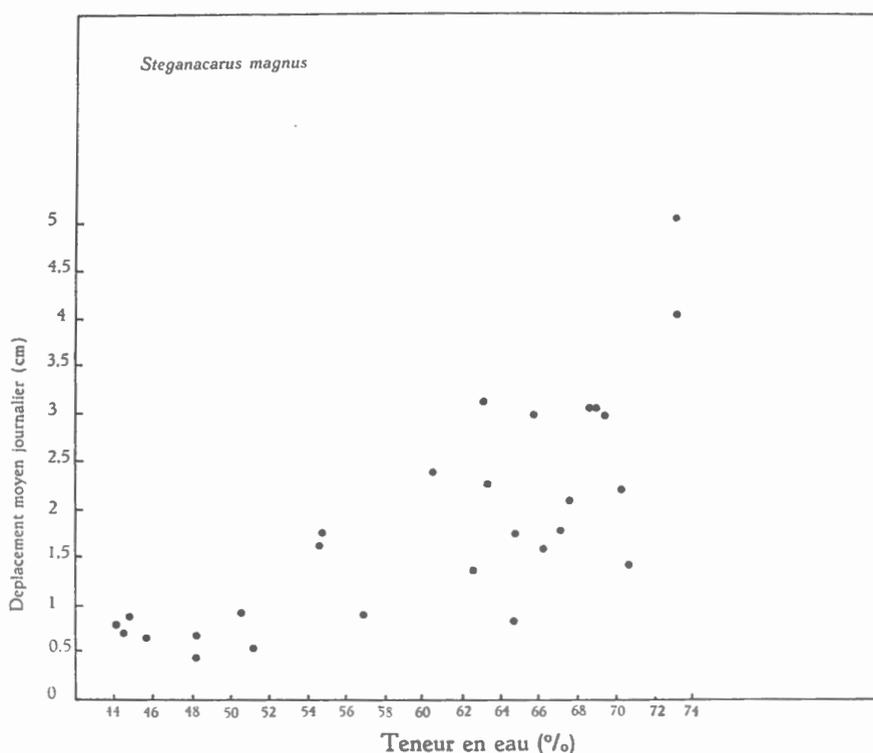


FIG. 6. — Relation observée entre les variations de la teneur en eau de la litière (exprimée en pour-cent du poids humide) et l'amplitude des déplacements moyens journaliers de *Steganacarus magnus* du 10 septembre au 7 octobre 1958.

FIG. 6. — Relation between the water content of the litter (expressed in percent of the wet weight) and the mobility of *Steganacarus magnus* from Sept., 10th to Oct., 7th, 1958.

EXPÉRIENCE N° 2.

Afin de vérifier l'effet de l'humidité sur l'amplitude de déplacement du *Steganacarus magnus*, une seconde expérience a été menée dans le même milieu. Une cinquantaine d'individus ont été immergés à plusieurs reprises dans une solution à 2 mC/ml de $\text{Na}_2\text{Ir}^{194}\text{Cl}_6$. Vingt-sept individus furent choisis, développant tous plus de 6.000 c.p.m. avec une moyenne de 9.300 c.p.m. L'expérience fut poursuivie du 10 septembre au 7 octobre 1958, soit durant 28 jours. En cours d'expérience, onze individus furent perdus et un seul des seize individus retrouvés le dernier jour était mort.

Quotidiennement, l'emplacement des individus fut relevé, et simultanément, 10 échantillons de litière (d'environ 40 à 50 gr en poids humide) furent prélevés au hasard à proximité des animaux étudiés et leur teneur en eau déterminée individuellement par différence de poids après dessiccation à l'étuve à 60° durant 6 jours. Les teneurs en eau des échantillons sont exprimées en pourcentage du poids humide.

Analyse des résultats.

1. Le trajet moyen parcouru durant cette expérience n'a été que de 1,82 cm et le déplacement maximum individuel a été de 17,5 cm en un jour.

2. La figure 6 montre la relation entre l'amplitude moyenne des déplacements journaliers et la teneur moyenne en eau des échantillons prélevés la veille. La variabilité de cette dernière mesure à une date donnée a été trouvée relativement faible, puisque les dix valeurs de teneur en eau des échantillons d'un même prélèvement donnent en moyenne, une erreur à la moyenne de 1,5 %. Par contre, au cours de l'expérience, les variations de teneur en eau furent importantes, passant de 44 à 73 %. La figure 6 montre clairement qu'à ces variations de teneur en eau correspondent des variations d'amplitude des trajets parcourus. La corrélation entre ces deux variables est de 0,771, valeur hautement significative.

D'autre part, en se basant sur les variations de température au niveau du sol à Heverlee (à une dizaine de km du champ d'expériences), il n'a pas été possible de mettre en évidence l'action de ce facteur, même en éliminant l'influence de l'humidité. Durant cette expérience, la température moyenne journalière a oscillé entre 10,2 et 19,8°.

EXPÉRIENCE N° 3.

Afin d'étudier le comportement des individus en hiver, des *Steganacarus magnus* ont été marqués par immersion dans une solution à 5 mC/ml de Sc^{46}Cl . Une vingtaine d'individus ont été placés au bois le 2 février 1959, par une température de -4°C . Le gel au sol s'est maintenu jusqu'aux environs du 20 février. Durant tout ce temps, aucun déplacement n'a été constaté. Enfin, le 23, deux individus ayant été perdus, les 18 échantillons de litière où la radioactivité était détectée furent ramenés au laboratoire. Un seul individu fut retrouvé vivant, 12 autres étaient morts dont un avait la carapace entièrement vidée. En 5 échantillons, on n'a retrouvé que quelques morceaux de feuilles devenus radioactifs : les animaux étant restés longtemps sur place et n'ayant probablement pas été suffisamment lavés en laboratoire après immersion dans le chlorure de scandium, des traces de ce sel ont contaminé la litière.

La haute mortalité observée est probablement due à ce que les animaux n'étaient pas suffisamment enfoncés dans l'humus, bien qu'ils aient été placés, au départ, sous la couche F_0 . De plus, venant du laboratoire, ils ont eu à subir une forte variation thermique.

EXPÉRIENCE N° 4.

Du 26 février au 19 mars 1959, 20 *Steganacarus magnus* et 20 *Xenillus tegeocranus*, après un marquage au chlorure de scandium, ont été replacés au bois, alors que la température du sol était de $+7^\circ\text{C}$. Chaque jour, les déplacements des animaux et la teneur moyenne en eau de la litière ont été déterminés comme précédemment. En fin d'expérience, 3 *S. magnus* ont été retrouvés morts et les 17 autres vivants dans la couche profonde, fortement humifiée. Deux *X. tegeocranus* furent perdus et 3 étaient morts. Les animaux vivants furent retrouvés dans l'humus ou même dans la terre où ils étaient parfois fortement enchâssés.

Analyse des résultats.

1. Pour *Steganacarus magnus*, le déplacement moyen journalier fut de 0,36 cm et le déplacement maximum individuel observé fut de 8 cm. Pour *Xenillus tegeocranus*, ces valeurs furent respectivement de 0,60 cm et de 8,5 cm.

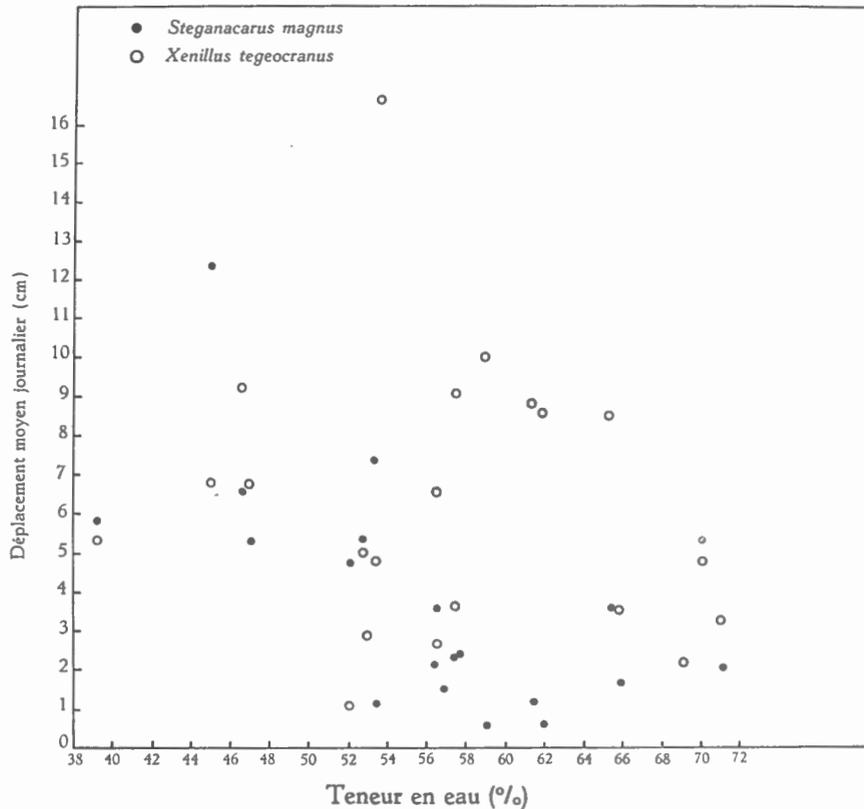


FIG. 7. — Relation observée entre les variations de teneur en eau de la litière et l'amplitude des déplacements moyens journaliers de *Steganacarus magnus* et *Xenillus tegeocranus* du 26 février au 19 mars 1959.

FIG. 7. — Relation between the water content of the litter and the average daily movement of *Steganacarus magnus* and *Xenillus tegeocranus* from February 26th to March 19th, 1959.

2. La figure 7 illustre la relation entre les déplacements moyens journaliers et la teneur en eau moyenne de la litière. Pour *Steganacarus magnus*, la corrélation entre ces deux variables est négative et égale à $-0,610$, valeur significative à 1 %. On pourrait croire que cette corrélation négative est principalement due à une seule valeur aberrante, par exemple celle où à une humidité moyenne de 45 % a correspondu un déplacement moyen de 1,24 cm. Remarquons cependant que cette dernière valeur provient de l'observation de 19 individus dont 12 sont restés à l'emplacement de la veille et dont les autres ont parcouru 8 cm, 6,5 cm, 3,5 cm, 2 cm, 1 cm et 1 cm. Cette valeur de déplacement moyen ne correspond donc pas à une erreur de mesure. D'autre part, il faut remarquer que si les calculs sont effectués en « rank correlation » de Spearman, on retrouve une valeur négative de $-0,646$. Pour *Xenillus tegeocranus*, la corrélation n'est pas significative; elle est égale à $-0,151$.

3. Pour cette expérience également, les corrélations entre le déplacement et les variations de température n'ont donné aucune valeur significative, la température au niveau du sol ayant oscillé entre 2,3 et 11° C.

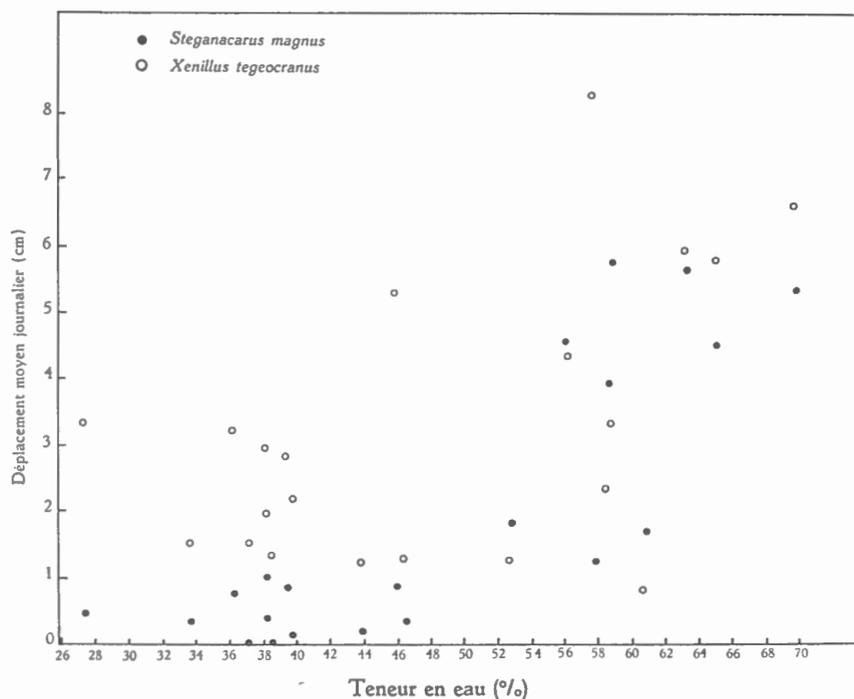


FIG. 8. — Relation observée entre les variations de teneur en eau de la litière et l'amplitude des déplacements moyens journaliers de *Steganacarus magnus* et *Xenillus tegeocranus* du 14 mai au 4 juin 1959.

FIG. 8. — Relation between the water content of the litter and the average daily movement of *Steganacarus* and *Xenillus tegeocranus* from May 14th to June 4th, 1959.

EXPÉRIENCE N° 5.

Du 14 mai au 4 juin 1959, les déplacements de 20 *Steganacarus magnus* et 18 *Xenillus tegeocranus* marqués au chlorure de scandium furent observés. En cours d'expérience, 4 *S. magnus* et 8 *X. tegeocranus* furent perdus. Le 4 juin, 4 *X. tegeocranus* furent retrouvés morts. Tous les autres individus furent retrouvés vivants dans l'humus. En plus des mesures de variations de la teneur en eau, la température de la litière fut relevée quotidiennement en utilisant la méthode de Pallman modifiée par BERTHET (1960) ⁽²⁾.

Analyse des résultats.

1. Durant cette période, le déplacement moyen du *Steganacarus magnus* fut de 1,88 cm avec un déplacement maximum individuel de 21,5 cm. Ces valeurs furent pour *Xenillus tegeocranus* respectivement de 3,14 cm et 42 cm.

2. La variation de teneur en eau et de vitesse de déplacement sont reprises à la figure 8. La corrélation entre ces deux variables est hautement significative ($r=0,829$) pour *Steganacarus*

⁽²⁾ La « température écologique moyenne » est estimée en calculant la vitesse moyenne d'inversion d'une solution de saccharose ayant séjourné dans la litière. La solution étant maintenue à pH constant, il est possible, par la loi d'Arrhenius, de déterminer la température en mesurant par polarimétrie la quantité de glucose-fructose formée.

magnus et significative au seuil 5 % ($r = 0,531$) pour *Xenillus tegeocranus*. Cependant, si on effectue une corrélation de rang (Spearman) sur les données, on trouve pour *S. magnus* $r_s = 0,739$ indiquant une corrélation hautement significative entre les deux variables, mais pour *X. tegeocranus*, $r_s = 0,335$, valeur qui n'est significative qu'au seuil de 20 %. Or, au vu de la figure 8, on se rend compte que la corrélation paramétrique de Pearson n'est probablement pas valide puisque la distribution des points à faible humidité est sensiblement plus compacte qu'à haute teneur en eau. Si, pour corriger cette anomalie de distribution, les calculs sont effectués sur les logarithmes des déplacements +1, la corrélation reste hautement significative pour *S. magnus*, mais disparaît pour *X. tegeocranus*.

3. Ici encore, malgré un relevé plus rigoureux des variations de température, aucune action de ce facteur n'a pu être mise en évidence. La température moyenne de la litière a été d'une dizaine de degrés.

EXPÉRIENCE N° 6.

Le 9 décembre 1959, les animaux marqués au Ce^{144} dans la peinture à l'huile, furent placés au bois. Le 9 janvier 1960, des 16 *Euzetes globulus*, 2 individus étaient morts et 6 animaux perdus; des 14 *Steganacarus magnus*, on en a retrouvé 5 morts, 3 furent perdus. Des 7 *Damaeus onustus*, 4 moururent et 1 fut perdu.

Malheureusement, durant cette période, les variations de teneur en eau de la litière furent extrêmement faibles, oscillant entre 70 et 82 %. Aussi, aucune corrélation entre ce facteur et la vitesse de déplacement des animaux n'a pu être mise en évidence.

Pour *Euzetes globulus*, le parcours journalier moyen fut de 0,65 cm avec un maximum de 1,62 cm. Le déplacement individuel maximum fut de 7,5 cm en un jour. Les *Steganacarus magnus* n'ont parcouru en moyenne que 0,61 cm par jour avec un maximum de 1,43 cm. Le déplacement individuel le plus important fut de 8,5 cm en un jour. Pour les quelques *Damaeus onustus* la vitesse moyenne fut de 0,34 cm par jour et le plus grand déplacement pour un individu en un jour fut de 8,5 cm.

La température moyenne de la litière durant ce mois est restée voisine de 5° C.

4. — CONCLUSIONS.

De l'ensemble de ces expériences, il se dégage d'abord que les Oribatides sont susceptibles de parcourir un trajet relativement important : en 24 heures, un *Steganacarus magnus* peut se déplacer de plus de 20 cm, un *Xenillus tegeocranus*, de plus de 40 cm. Rappelons cependant qu'il s'agit ici de parcours minima, puisqu'ils sont mesurés en ligne droite, entre deux relevés consécutifs, à 24 heures d'intervalle; les déplacements réellement effectués ne peuvent donc être que plus longs. Pour obvier à cet inconvénient, certains auteurs (BURLA et al., 1950 par exemple) préconisent de prendre la moyenne quadratique des déplacements plutôt que leur moyenne arithmétique. Nous avons cependant préféré cette dernière expression qui donne une image plus concrète des mesures effectuées⁽³⁾.

L'amplitude des trajets observés semble donc infirmer l'hypothèse selon laquelle l'agrégation des Oribatides serait une conséquence de la ponte en amas.

(³) En outre, les niveaux de signification des coefficients de corrélation calculés entre l'amplitude des trajets parcourus et la teneur en eau de la litière restent identiques quel que soit le mode d'expression du déplacement moyen journalier.

D'autre part, la vitesse de déplacement de *Steganacarus magnus* s'est avérée fortement influencée par la teneur en eau de la litière. L'ensemble des observations effectuées sur cette espèce est repris au tableau 1. On constate que durant la bonne saison, tant que le parcours moyen journalier est supérieur à 1 cm, à toute augmentation de la teneur en eau de la litière, correspond une augmentation de la vitesse de déplacement des animaux. On est surpris de constater à quel point de très faibles variations de teneur en eau du milieu, modifient d'un jour à l'autre, l'amplitude de déplacement des animaux qui paraissent encore plus sensibles au facteur hydrique qu'on ne l'imagine généralement. Il est donc probable que les animaux profitent, pour se déplacer, des périodes de haute humidité.

TABLEAU 1.

Résumé des observations faites sur *Steganacarus magnus*.

TABLE 1.

Summary of the observations on *Steganacarus magnus*.

	1	2	3	4	5
Août 1958	14°5 à 21°8	élevée	4,11 cm	20,5 cm	0,665 SS
Septembre 1958	10°2 à 18°8	44 à 74 %	1,82 cm	17,5 cm	0,771 SS
Février 1959	sous 0°	—	0,00 cm	0,0 cm	—
Mars 1959	2°3 à 11°0	39 à 72 %	0,36 cm	8,0 cm	—0,610 SS
Mai 1959	9°0 à 14°0 (*)	27 à 70 %	1,88 cm	21,5 cm	0,833 SS
Décembre 1959	10°3 à 2°0 (*)	70 à 82 %	0,61 cm	8,5 cm	0,078 NS

1. Température de l'air au sol.
 2. Teneur en eau de la litière.
 3. Déplacement moyen.
 4. Déplacement maximum individuel journalier.
 5. Coefficient de corrélation : déplacement/teneur en eau.
- (*) Température de la litière.

Certains travaux du Prof H. DEBAUCHE (communication personnelle) ont montré que pendant les périodes de très haute sécheresse, il existe généralement une corrélation positive entre le nombre d'Oribatides et la teneur en eau des échantillons dont ils proviennent. En condition d'humidité normale (teneur en eau comprise entre 25 et 90 % environ) cette relation disparaît, semble-t-il. Si, d'autre part, on étudie la distribution des animaux, on constate que ceux-ci ne sont pas répartis d'une manière uniforme dans la litière. L'eau présente une distribution assez semblable dont le caractère agrégatif augmente avec la sécheresse. On peut mettre en évidence une corrélation positive entre le degré d'agrégation de l'eau et le degré d'agrégation des animaux : à une distribution en îlots de la faune va correspondre une distribution en îlots de l'eau, sans toutefois (sauf conditions de sécheresse extrême) qu'il y ait superposition spatiale des agrégats faunistiques aux îlots de haute teneur en eau. Ces conclusions semblent en accord avec nos observations puisqu'on peut admettre que durant les périodes de haute humidité, alors que les animaux effectuent des trajets importants, ils ont plus de chances, à un instant donné, d'être régulièrement dispersés.

Cependant, le mécanisme réel de l'action de la teneur en eau de la litière sur la mobilité des animaux est loin d'être clair. On sait, en effet (THAMDRUP, 1939), que tant que la teneur

en eau de la litière est supérieure à 20 %, l'humidité atmosphérique, à l'intérieur des micro-cavernes du sol, reste supérieure à 95 %. Or, il faut des conditions exceptionnelles pour que cette teneur en eau tombe à une valeur aussi basse. Les variations d'humidité atmosphérique à l'intérieur de la litière ne peuvent donc être qu'extrêmement faibles et il est peu probable qu'elles puissent agir directement sur les réactions motrices de la faune. Par contre, les variations de teneur en eau du sol, en plus de leur influence sur la consistance de la litière, peuvent avoir une action considérable sur le développement des moisissures et des bactéries édaphiques, modifiant ainsi l'appétence des feuilles mortes. Les élevages que nous avons poursuivis en laboratoire, ont montré que *Steganacarus magnus* était saprophage mais n'acceptait que les morceaux de feuilles mortes très humides. On pourrait donc supposer que durant les périodes sèches, les animaux se terreraient aux endroits où quelques parcelles de feuilles mortes auraient mieux gardé leur humidité. Par contre, en période de haute pluviosité, les animaux pourraient satisfaire leurs besoins alimentaires dans des zones beaucoup plus étendues, ce qui leur permettrait d'effectuer des déplacements plus importants. L'explication ne semble cependant pas valide durant la période hivernale : à ce moment, les déplacements journaliers sont extrêmement faibles et semblent indépendants des variations de teneur en eau de la litière ou peuvent même leur être négativement corrélés. Remarquons enfin que la teneur en eau peut modifier les conditions d'aération de l'humus et, en réduisant la tension partielle en oxygène, pourrait obliger les animaux à bouger. Les besoins métaboliques étant beaucoup plus faibles à basse température, ces variations seraient beaucoup moins ressenties par la faune durant l'hiver.

En ce qui concerne les autres espèces étudiées, les résultats sont trop fragmentaires pour que l'on puisse se faire une idée de l'éthologie des animaux. Il semble cependant que *Xenillus tegeocranus* présente une beaucoup plus grande indépendance que *Steganacarus magnus* vis-à-vis de la teneur en eau de son milieu. Les trajets journaliers sont plus importants : au mois de mars, il parcourt en moyenne 0,60 cm par jour alors que *S. magnus* ne se déplace que de 0,36 cm et, au mois de mai, l'écart est encore plus marqué : 3,14 cm pour *X. tegeocranus* et 1,88 cm pour *S. magnus*. De même, la plus grande distance parcourue en un jour a été observée sur un *X. tegeocranus* qui s'était déplacé de 42 cm.

Il n'a pas été possible de mettre en évidence une relation directe entre l'amplitude des déplacements et la température, lors de chacune des expériences. Il faut remarquer cependant que les variations de température de la litière sont très faibles au cours d'une trentaine de jours. L'action de ce facteur se manifeste au niveau saisonnier provoquant une diminution considérable de l'amplitude des déplacements durant l'hiver.

Nous n'avons pas pu étudier les migrations verticales des animaux, comme ARNASON et al. (1950) purent le pratiquer sur des larves d'Élatérides : en utilisant des animaux dont le niveau de radioactivité est connu et en effectuant des mesures quantitatives de rayonnement, il est possible de déterminer la profondeur à laquelle les animaux sont enfouis à condition de connaître le coefficient d'absorption du matériel traversé par l'émetteur bêta ou gamma choisi. Malheureusement, la litière des forêts est un milieu beaucoup trop hétérogène pour pouvoir en estimer le coefficient d'absorption. Nous avons uniquement pu constater, par l'examen des animaux en fin d'expérience, que les individus étaient beaucoup plus profondément enfouis dans l'humus en hiver qu'en été.

Notons enfin que les expériences n'ont porté jusqu'à présent que sur des Oribatides de grande taille. Quelques tentatives en laboratoire ont montré qu'il est possible de marquer d'une tache de couleur des animaux sensiblement plus petits, de la dimension d'un *Parachipteria* ou d'un *Chamobates*. Des expériences en nature sont en cours à ce sujet.

CHAPITRE II.

ÉTUDE DE L'ALIMENTATION DES ORIBATIDES.

Qui es-tu, que viens-tu faire
Dans ce suspens de famine,
Dans ce bled, cette galère,
Ce taudis, ce paradis,
Ce glacis de feuilles mortes,
Ce grenier d'aigues-marines,
Ce palais sans murs ni portes ?

NORGE

(Les quatre vérités).

1. — DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES.

L'étude de l'alimentation des Oribatides n'a fait jusqu'à présent l'objet que d'un petit nombre de travaux. De plus, la littérature ne nous renseigne que sur l'aspect qualitatif du phénomène. Celui-ci a été étudié soit par l'observation d'élevages en laboratoire d'animaux auxquels on présente divers types d'aliments, soit par l'examen des pièces buccales ou bien enfin par l'examen du contenu intestinal. La première méthode présente plusieurs inconvénients: beaucoup d'espèces supportent mal les conditions d'élevage; le choix des aliments qu'on peut leur proposer est limité; enfin, les conditions de laboratoire sont très artificielles et risquent de modifier considérablement le comportement des animaux.

L'examen des chélicères, d'autre part, ne permet que de faire des présomptions assez vagues. Seul l'examen du tractus intestinal d'animaux fraîchement récoltés est une source d'informations relativement sûre, mais cette analyse est extrêmement délicate et exige une grande habitude.

Depuis longtemps, on sait que certains Oribatides peuvent être mycophages (VITZTHUM, 1923; THOR, 1930), mais les travaux plus récents ont mis en évidence de grandes différences d'alimentation d'une espèce à l'autre. Au début des recherches, un grand nombre d'espèces fut trouvé par TRÄGÅRDH (1928) parmi les mousses et les lichens, et ces matériaux furent considérés alors comme la source alimentaire principale de ces animaux. Mais, en 1933-1936, JACOT fit aux États-Unis des élevages de Phthiracarides et constata que ces espèces étaient saprophages et saproxylophages. Par la technique d'élevage, l'étude de l'alimentation fut poursuivie par ROOSEBOOM (travaux non publiés, cités par VAN DER DRIFT, 1950) et NOORDAM et al. (1943), par RIHA (1951), PAULY (1952) et MURPHY (1953). D'autre part, les morphologistes (THOR, 1930; WILLMANN, 1931; FORSSLUND, 1939) mirent occasionnellement en évidence dans la lumière du tube digestif la présence de filaments mycéliens.

En 1956, SCHUSTER publia une étude très fouillée de ce problème. En conjuguant les expériences d'élevage et les examens du contenu du tube digestif, il met en évidence pour une quarantaine d'espèces d'Oribatides, les principaux types d'aliments utilisés par la faune. De plus, l'examen des chélicères permet de confirmer les observations faites par les deux

autres méthodes d'investigation : sont généralement microphytophages, les espèces pour lesquelles le rapport entre la longueur de la partie fixe du chélicère (*digitus fixus*) et la longueur de la partie mobile (*digitus mobilis*) est élevée.

Enfin, mettant en œuvre les trois techniques d'investigation utilisées par SCHUSTER, WALLWORK (1958) et HARTENSTEIN (1962*a, b, c, d, e, f, g*) ont étudié l'alimentation de quelques espèces américaines.

Nous avons réuni au tableau 2 les résultats de l'ensemble de ces travaux (*). L'état actuel de nos connaissances ne nous permet pas de spécifier rigoureusement le régime alimentaire des Oribatides étudiés. Nous devons nous borner à les classer, suivant en cela les distinctions de SCHUSTER en microphytophages, macrophytophages et non spécialisés.

Dans le tube digestif des animaux microphytophages, on trouve des grains de pollen, éventuellement des débris d'algues et de lichen, des petites particules de terre et d'humus très décomposé et surtout des hyphes de champignons. Les macrophytophages se nourrissent de feuilles mortes peu décomposées, du parenchyme des aiguilles de conifères ou directement de bois mort. Ce dernier matériel semble fréquemment accepté par les *Phthiracaridae* dont certains représentants (*Hoplophora magna*, *Pseudotritia* sp.) peuvent même y creuser des galeries (WALLWORK, 1958). RIHA attribue de la nécrophagie à *Hypochthonius rufulus*, *Metabelba pulverulenta* et *Belba pulverulenta* qui se nourriraient de collemboles et de vers morts. Et WALLWORK a observé que *Galumna formicarius*, *Schelorbitates laevigatus* et un *Oppia* sont susceptibles de manger des déjections d'autres Oribatides.

Remarquons enfin que les expériences d'élevage mènent souvent à la conclusion qu'une espèce est macrophytophage alors que l'examen du tube digestif d'animaux récoltés en nature révèle la présence de filaments mycéliens mêlés aux débris de parenchyme foliaire : l'espèce devra donc être classée parmi les « non spécialisées ».

Nous constatons que les espèces situées au bas de l'échelle systématique usuelle sont généralement microphytophages ou non spécialisées alors que les espèces placées plus haut sont macrophytophages et même généralement saproxylophages (*Phthiracaridae*). De plus, à l'exception de *Belbidae* qui sont mycophages, toutes les espèces dont les individus sont de grande taille, sont « non spécialisées » ou macrophytophages. On peut admettre que ces espèces se nourrissent principalement de feuilles mortes et ce seront elles qui agiront le plus directement dans les processus de décomposition de la litière. Notons cependant que la classification alimentaire ici adoptée se réfère uniquement à l'ingestion et non à la digestion des matériaux organiques.

Remarquons enfin que pour l'élaboration du tableau 2, afin d'éviter de nous perdre dans les arcanes de la synonymie, nous avons respecté la nomenclature utilisée par les auteurs responsables de la détermination du régime alimentaire.

(*) Le lecteur aura avantage à consulter également le travail récemment paru de J. P. WOODRING, 1963, *The nutrition and biology of saprophytic Sarcopitiformes*. *Advances in Acarology*. Ed. J. A. Naegle, Ithaca (New York), Comstock publishing associates, Vol. 1 : 89-111.

TABLEAU 2.
Régime alimentaire de quelques espèces d'Oribatides.

TABLE 2.
Feeding habits of some Oribatid species.

	Régime alimentaire	Déterminé par
NANHERMANNIIDAE :		
<i>Nanhermannia nana</i> NIC.	m	FORSSLUND
<i>Nanhermannia elegantula</i> BERL.	n.s.	SCHUSTER
	n.s.	HARTENSTEIN
HYPOCHTHONIIDAE :		
<i>Hypochthonius rufulus</i> KOCH	m	HARTENSTEIN
<i>Eniochthonius</i> sp.	m	WALLWORK
TRHYPOCHTHONIIDAE :		
<i>Trhypochthonius tectorum</i> BERL.	m	SCHUSTER
CAMISIIDAE :		
<i>Camisia segnis</i> HERM.	n.s.	SCHUSTER
	n.s.	FORSSLUND
<i>Camisia spinifer</i> KOCH	n.s.	SCHUSTER
	M	NOORDAM et al.
	n.s.	HARTENSTEIN
<i>Nothrus silvestris</i> NIC.	n.s.	SCHUSTER
	M	NOORDAM
	M	MURPHY
<i>Nothrus palustris</i> KOCH	n.s.	SCHUSTER
<i>Nothrus biciliatus</i> KOCH	n.s.	HARTENSTEIN
<i>Platynocheilus pelifer</i> KOCH	n.s.	SCHUSTER
	n.s.	NOORDAM
	n.s.	HARTENSTEIN
<i>Heminocheilus paolianus</i> BERL.	m	FORSSLUND
HERMANNIIDAE :		
<i>Hermannia gibba</i> KOCH	n.s.	SCHUSTER
	n.s.	HARTENSTEIN
<i>Neoliodes farinosus</i> KOCH	n.s.	SCHUSTER
<i>Platyliodes scaliger</i> KOCH	n.s.	SCHUSTER
CYMBAEREMAEIDAE :		
<i>Cymbaeremaeus cymba</i> NIC.	m	THOR

M = macrophytophage; m = microphytophage; n.s. = non spécialisé.

TABLEAU 2 (suite). — TABLE 2 (continued).

	Régime alimentaire	Déterminé par
BELBIDAE :		
<i>Amerus troisi</i> BERL.	m	SCHUSTER
<i>Metabelba montana</i> KULEZ	m	HARTENSTEIN
<i>Metabelba pulverulenta</i> KOCH	m	SCHUSTER
<i>Belba aurita</i> KOCH	m	SCHUSTER
<i>Belba clavipes</i> HERM.	m	SCHUSTER
	m	PAULY
<i>Belba compta</i> KOCH	m	SCHUSTER
	m	FORSSLUND
	m	THOR
<i>Belba corynopus</i> HERM.	m	SCHUSTER
<i>Belba geniculosa</i> OUDMS.	m	PAULY
<i>Belba gracilipes</i> KULCZ.	m	PAULY
<i>Belba kingi</i> HARTENSTEIN	m	HARTENSTEIN
<i>Belba minutissima</i> SELLN.	m	VAN DER DRIFT
<i>Belba riparia</i> NIC.	m	SCHUSTER
<i>Belba tatica</i> KULCZ.	m	SCHUSTER
<i>Belba verticilipes</i> NIC.	m	SCHUSTER
<i>Belba</i> sp.	m	SCHUSTER
<i>Gymnodamaeus bicostatus</i> KOCH	m	SCHUSTER
<i>Heterodameus</i> sp.	m	WALLWORK
EREMAEIDAE :		
<i>Oppia neerlandica</i> OUDMS.	m	ROOSEBOOM
	m	WALLWORK
<i>Oppia nova</i> OUDMS.	m	HARTENSTEIN
<i>Oppia subpectinata</i> OUDMS.	m	SCHUSTER
<i>Oppia</i> sp.	m	FORSSLUND
	m	WALLWORK
<i>Eremobelba nervosa</i> HARTENSTEIN	m	HARTENSTEIN
<i>Eremaeus hepaticus</i> KOCH	m	SCHUSTER
<i>Eremaeus</i> sp.	m	FORSSLUND
<i>Ceratoppia serpilosa</i> WILLM.	m	SCHUSTER
<i>Ceratoppia quadridentata</i> HALL	m	SCHUSTER
<i>Ceratoppia hoeli</i>	m	THOR
<i>Ceratoppia bipilis</i> HERM.	m	HARTENSTEIN
<i>Perlohmannia dissimilis</i> HEWIT.	M	SCHUSTER

TABLEAU 2 (suite). — TABLE 2 (continued).

	Régime alimentaire	Déterminé par
HERMANNIELLIDAE :		
<i>Hermanniella granulata</i> NIC.	M	NOORDAM
	M	RIHA
	M	SCHUSTER
CARABODIDAE :		
<i>Tectocephus velatus</i> MICH.	m	RIHA
	m	WALLWORK
<i>Xenillus tegeocranus</i> HERM.	n.s.	SCHUSTER
<i>Cepheus latus</i> NIC.	M	WALLWORK
<i>Carabodes femoralis</i> NIC.	m	RIHA
<i>Carabodes coriaceus</i> KOCH	M	NOORDAM
<i>Carabodes areolatus</i> BERL.	n.s.	SCHUSTER
	m	HARTENSTEIN
LIACARIDAE :		
<i>Adoristes ovatus</i> KOCH.	n.s.	FORSSLUND
	n.s.	SCHUSTER
<i>Liacarus xylariae</i> SCHRANK	M	RIHA
	M	NOORDAM
<i>Liacarus tremellae</i> L.	n.s.	SCHUSTER
<i>Liacarus</i> sp.	n.s.	SCHUSTER
ORIBATULIDAE :		
<i>Oribatula tibialis</i> NIC.	m	ROOSEBOOM
<i>Oribatula exilis</i> NIC.	m	THOR
<i>Oribatula minuta</i> BANKS	m	HARTENSTEIN
ZETORCHESTIDAE :		
<i>Zetorchestes micronychus</i> BERL.	n.s.	SCHUSTER
GUSTAVIIDAE :		
<i>Gustavia microcephala</i> NIC.	m	SCHUSTER
SCHELOBIBATIDAE :		
<i>Schelorbates laevigatus</i> KOCH	m	WALLWORK
<i>Schelorbates pallidulus</i> KOCH	n.s.	WALLWORK
	m	HARTENSTEIN
<i>Schelorbates confundatus</i> SELLN.	m	FORSSLUND
HAPLOZETIDAE :		
<i>Protorbates lophotrichus</i> BERL.	n.s.	HARTENSTEIN

TABLEAU 2 (suite). — TABLE 2 (continued).

	Régime alimentaire	Déterminé par
CERATOZETIDAE :		
<i>Chamobates schützi</i> OUDMS	m	ROOSEBOOM
<i>Ceratozetes gracilis</i> MICH.	n.s.	HARTENSTEIN
<i>Ceratozetes</i> sp.	m	FORSSLUND
<i>Euzetes globulus</i> NIC	n.s.	SCHUSTER
<i>Humero Bates fungorum</i> L.	m	WILLMANN
<i>Fuscozetes fuscipes</i> KOCH	n.s.	WALLWORK
<i>Peloribates</i> sp.	n.s.	WALLWORK
<i>Trichoribates trimaculatus</i> C. L. KOCH	m	WILLMANN
<i>Murcia</i> sp. (<i>Trichoribates</i> sp.)	m	THOR
GALUMNIDAE :		
<i>Galumna dorsalis</i> KOCH	m	ROOSEBOOM
<i>Galumna formicarius</i> BERL.	m	WALLWORK
<i>Galumna obivius</i> BERL.	M	FRANZ
<i>Galumna eliminata</i> KOCH	m	HARTENSTEIN
<i>Galumna</i> sp.	n.s.	SCHUSTER
ACHIPTERIIDAE :		
<i>Achipteria punctata</i> SELLN.	m	FORSSLUND
<i>Achipteria coleoprata</i> L.	n.s.	WALLWORK
<i>Notaspis</i> sp.	M	NOORDAM
	M	RIHA
	n.s.	SCHUSTER
PELOPSIDAE :		
<i>Pelops</i> sp.	M	RIHA
	n.s.	SCHUSTER
PHTHIRACARIDAE :		
<i>Mesoplophora pulchra</i> SELLN.	M	WALLWORK
<i>Tropacarus carinatus</i> KOCH	M	RIHA
<i>Tropacarus pulcherrimus</i> BERL.	M	SCHUSTER
<i>Steganacarus laevigatus</i> KOCH	M	SCHUSTER
<i>Steganacarus magnus</i> NIC.	M	MURPHY
<i>Steganacarus phyllophorus</i> BERL.	M	SCHUSTER
<i>Steganacarus diaphanum</i> JACOT.	M	WALLWORK
	M	HARTENSTEIN
<i>Steganacarus applicatus</i> SELLN.	M	SCHUSTER

TABLEAU 2 (suite). — TABLE 2 (continued).

	Régime alimentaire	Déterminé par
<i>Steganacarus clavigera</i>	M	SCHUSTER
<i>Steganacarus</i> sp.	M	NOORDAM et al.
<i>Hoplophora magna</i> MICH.	M	WALLWORK
<i>Phthiracarus piger</i> SCOP.	M	NOORDAM et al.
<i>Phthiracarus italicus</i> OUDMS	M	WALLWORK
<i>Phthiracarus borealis</i> TRÄG.	M	NOORDAM et al.
	M	WALLWORK
<i>Phthiracarus ligneus</i> WILLM.	M	RIHA
	M	NOORDAM et al.
<i>Phthiracarus pulcherrimus</i>	M	RIHA
<i>Phthiracarus setosellum</i> JACOT	M	HARTENSTEIN
<i>Phthiracarus</i> sp.	M	FORSBLUND
<i>Phthiracarus americanus</i>	M	JACOT
EUPHTHRACARIDAE :		
<i>Oribotritia cribaria</i> BERL.	M	SCHUSTER
<i>Oribotritia decumana</i> KOCH	M	SCHUSTER
<i>Oribotritia loricata</i> RATHKE	M	ROOSEBOOM
	M	RIHA
	M	SCHUSTER
<i>Pseudotritia ardua</i> KOCH	M	MURPHY
<i>Pseudotritia monodactyla</i> WILLM.	M	SCHUSTER
<i>Pseudotritia</i> sp.	M	WALLWORK

2. — TRAVAUX PERSONNELS.

A notre tour, nous avons abordé le problème de l'alimentation des Oribatides sur le plan quantitatif et le plan qualitatif. Afin d'estimer la quantité de nourriture mangée par la faune, nous avons tenté quelques mesures en laboratoire. Cependant, comme il l'a déjà été noté, les résultats de telles expériences sont des plus douteux parce que la variété des aliments que l'on peut proposer à la faune en laboratoire est assez restreinte et surtout que les expériences sont menées dans des conditions extrêmement artificielles, qui en rendent les conclusions difficilement extrapolables à des animaux vivant dans des conditions naturelles. Nous considérons donc qu'il n'est possible d'apporter quelques renseignements d'ordre quantitatif sur l'action des Oribatides dans leur milieu que par la voie détournée de l'étude du métabolisme des animaux.

A. — ÉTUDE QUALITATIVE DE L'ALIMENTATION DES ORIBATIDES.

Les travaux antérieurs permettent de classer grosso-modo les différentes espèces d'Oribatides en macrophages, microphages et non spécialisés. Il apparaît aussi que ce sont les espèces macrophytophages et « non spécialisées » qui jouent un rôle dominant dans la décomposition des feuilles mortes. Ces espèces manifestent-elles des préférences alimentaires nettes pour certaines espèces végétales ? C'est la question que nous nous sommes posée. Au chapitre précédent, nous avons envisagé les causes probables de la distribution agrégative de la faune. Il s'est avéré que les variations locales de teneur en eau de la litière pouvaient partiellement expliquer la répartition en îlots des animaux. Peut-être, la faune aurait-elle également tendance à se grouper aux endroits où ses préférences alimentaires pourraient être satisfaites au mieux ? En fait, il est probable que le comportement des Oribatides est régi par un ensemble de facteurs complexes, difficilement dissociables. Nous avons cependant tenté de vérifier à quel point la dernière hypothèse s'approche de la réalité.

a) Expériences de choix en laboratoire.

Nous avons cherché à savoir par la méthode d'élevage, si quelques Oribatides macrophytophages manifestent des préférences alimentaires nettes.

La technique d'élevage utilisée est assez semblable à celle que nous avons vu employer par le D^r MURPHY au Rothamsted Experimental Station, en Angleterre (MURPHY et DONCASTER, 1957). Les animaux sont placés sur la plaque de verre fritté d'un entonnoir dont on a coupé les bords à un centimètre au-dessus de la plaque. La queue de l'entonnoir plonge dans l'eau qui monte jusqu'à la plaque de verre fritté où elle se maintient par capillarité et où les animaux trouvent continuellement une humidité proche de la saturation. Les entonnoirs sont groupés en batteries, comme représenté à la figure 9. Il est possible ainsi d'élever quelques espèces d'Oribatides en laboratoire durant plusieurs mois.

Nous avons placé quelques individus en présence de feuilles mortes imbibées d'eau et découpées à l'emporte-pièce en rondelles de quelques millimètres de diamètre. Il est apparu qu'il était généralement essentiel que les feuilles soient gorgées d'eau pour être acceptées par la faune. Ceci confirme les observations faites par RIHA (1951) et HARTENSTEIN (1962). Nous avons présenté à la faune un choix de quatre essences : charme (*Carpinus betulus*), chêne (*Quercus robur*), hêtre (*Fagus sylvatica*) et coudrier (*Corylus avellana*).

La figure 10 illustre les résultats d'une expérience menée sur *Nothrus palustris* : il y apparaît nettement que cette espèce se nourrit préférentiellement du parenchyme des feuilles de charme, alors que les autres essences ne sont pas attaquées. De nombreuses expériences de choix effectuées sur *Steganacarus magnus* ont montré que cette espèce est susceptible d'accepter les quatre essences proposées. *S. magnus* s'attaque cependant en premier lieu à la rondelle de charme ou de noisetier puis, après disparition de celle-ci, il mange les feuilles de hêtre et, enfin, en dernier lieu, celles de chêne⁽⁵⁾. Pour *Phthiracarus borealis*, l'ordre de préférence semble être : charme — chêne — bouleau — hêtre.

Notons enfin que les conditions d'élevage ne semblent pas convenir à *Euzetes globulus*, *Platynothrus peltifer* et *Xenillus tegeocranus* : en présence de charme, de chêne, de bouleau, de hêtre et de papier filtre, ces espèces restent sans manger pendant au moins quinze jours.

(⁵) En absence d'autre aliment, *Steganacarus magnus* se nourrit de papier filtre et survit à ce régime pendant plusieurs semaines.

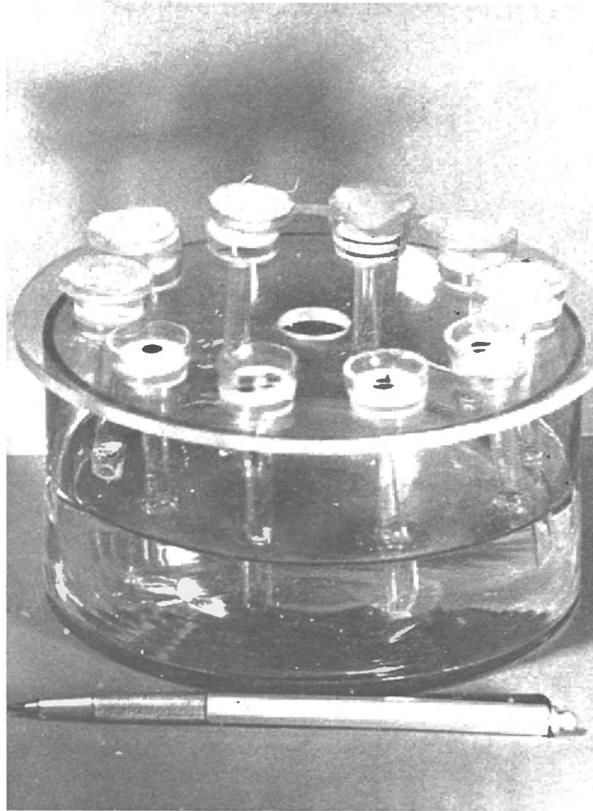


FIG. 9. — Batterie de cupules d'élevage.

FIG. 9. — Battery of breeding cells.

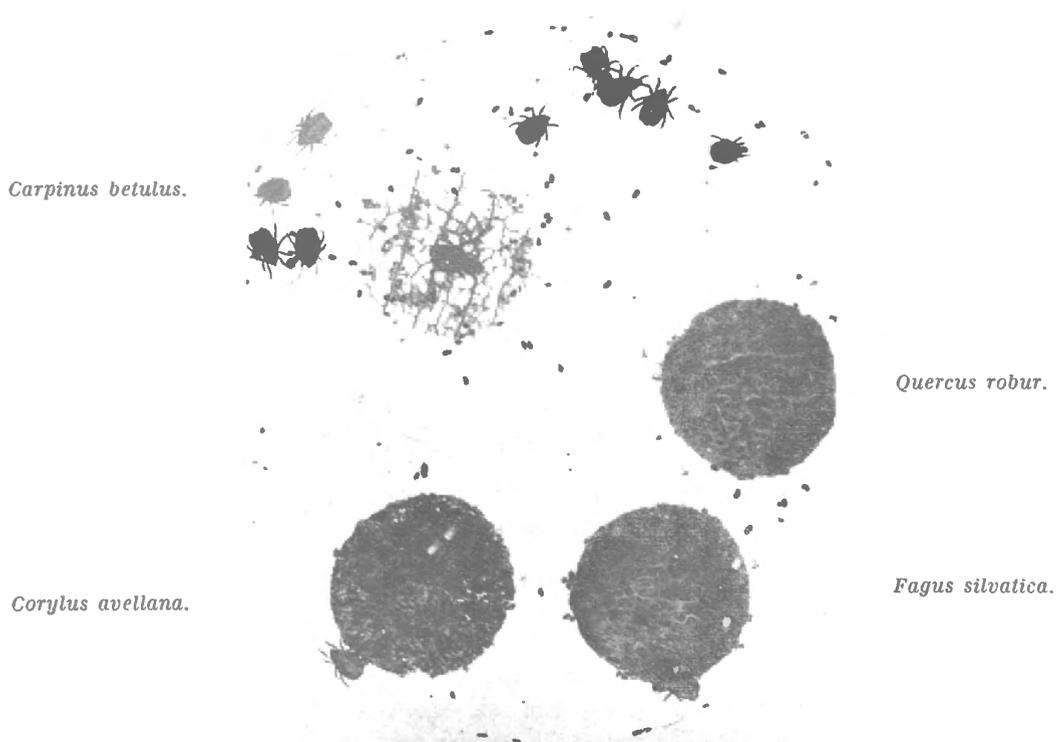


FIG. 10. — Exemple d'expérience de choix effectuée sur *Nothrus palustris*.

La photographie, prise 7 jours après la mise en élevage, montre nettement la préférence alimentaire de cette espèce. On notera la présence de quelques prélarves, bien visibles sur les morceaux de feuilles de noisetier et de hêtre, nées durant la période d'observation.

FIG. 10. — Example of choice experiments with *Nothrus palustris*.

The photograph, taken 7 days after beginning of the breeding experiment, shows the feeding preference of these species. Note the presence of some prelarvae on the pieces of hazel and beech leaves; they hatched during the observation period.

b) Expériences en nature.

Après avoir mis en évidence en laboratoire, l'existence, au moins chez quelques espèces, de préférences alimentaires, nous avons tenté de vérifier à quel point ces préférences pouvaient être, en nature, à l'origine des agrégats d'individus.

Il semble qu'on ne puisse apporter une réponse à ce problème que par la technique de marquage radioisotopique : des feuilles de l'essence choisie sont marquées par un traceur radioactif et placées dans le sol. Après quelques jours, les animaux vivant aux environs de la feuille marquée sont capturés et leur radioactivité est déterminée. Dans son principe, la méthode est simple, mais son application s'est révélée extrêmement délicate.

1. Choix de la substance radioactive. — Le radioisotope doit satisfaire à différentes conditions : (i) il doit avoir une demi-vie suffisamment longue et permettre des expériences d'une durée d'une huitaine de jours au minimum; (ii) il doit avoir une activité spécifique élevée : moins d'un μg de feuilles marquées doit être aisément décelable; (iii) il doit être dans la feuille morte sous forme chimiquement inerte, afin de ne pas être lixivié par la pluie, de ne pas modifier le goût de la feuille et d'être inoffensif pour la faune.

Ces exigences sont satisfaites par le sulfate de baryum marqué au S^{35} : le soufre-35 a une demi-vie de 87 jours; il est fourni sous forme de Na_2SO_4 avec une activité spécifique de 100 mC/mg de soufre; enfin, le sulfate de baryum est extrêmement inerte.

2. Méthode de marquage. — Le principe de la méthode consiste à imbiber les feuilles d'une solution de $\text{Na}_2\text{S}^{35}\text{O}_4$, puis de transférer les feuilles dans une solution d'acétate de baryum pour précipiter le sulfate.

Les feuilles sont plongées dans une solution de 0,002 M de Na_2SO_4 dont l'activité est environ de 0,5 mc par ml; à trois reprises, on fait le vide à la trompe à eau pour favoriser la pénétration du liquide au sein du parenchyme. Les feuilles sont ensuite rapidement séchées sur papier filtre pour éliminer l'excès de solution et placées dans une solution 0,1 N d'acétate de baryum contenant 3 % d'acide acétique; une légère acidité du milieu évite la précipitation des sels de baryum insolubles moins stables tel que le carbonate. Les feuilles sont ensuite lavées dans une solution 0,1 N d'acétate de calcium dans 3 % d'acide acétique afin d'éliminer l'excès de baryum ainsi que les ions qui pourraient être retenus par phénomène d'échange ionique. A deux reprises, on fait le vide durant ce lavage qui est suivi de deux rinçages à l'eau distillée. Les feuilles sont finalement immergées durant quatre heures dans un jus de feuilles mortes fraîchement ramassées (environ 10 gr de matières organiques dans 200 ml d'eau), dans l'espoir de restituer aux feuilles traitées leur goût et odeur naturels et leur colonisation par les microorganismes.

3. Résultats. — Immergées dans une solution développant seulement 2,5 μc par ml, des feuilles de charme fixent environ 5 μc par gramme de feuilles sèches et un *Steganacarus magnus* nourri de ce matériel, développe une radioactivité susceptible d'être décelée par autoradiographie (après une exposition d'une semaine). Lorsque la solution de départ a une activité de 500 μc par ml, des feuilles de coudrier développent une activité de 200 μc par gr sec. Un μg est alors aisément décelable (environ 20 coups par minute au Tracerlab). Remarquons cependant que la quantité de sulfate de baryum fixée varie considérablement d'une essence à l'autre et suivant le degré de décomposition des feuilles mortes.

Un isotope dont l'énergie de radiation serait supérieure à celle du soufre-35 serait d'un emploi plus aisé : nous avons constaté qu'il était indispensable de digérer les animaux

dans de l'acide nitrique concentré pour avoir une estimation précise de leur radioactivité. Par contre, pour les feuilles, cette opération n'est pas nécessaire : la moyenne des rayonnements mesurés sur chacune des deux faces ne diffère pas de la radioactivité mesurée après digestion à l'acide.

Bien que la concentration isotopique soit fort élevé, la dose de radiations reçue par les animaux semble inoffensive pour eux : pour un animal vivant durant huit jours sur une feuille marquée à 200 μc par g sec, elle est de l'ordre de 2.000 rep, ce qui est probablement 50 à 100 fois inférieur à la dose léthale (HASSET et al., 1952).

La difficulté principale que nous avons rencontrée provient de la grande sensibilité gustative de la faune étudiée : il est apparu en élevage que les animaux différencient nettement deux débris de la même feuille, l'un ayant été immergé durant une ou deux minutes dans l'eau distillée, l'autre n'ayant subi aucun traitement. Aussi, les animaux préfèrent-ils systématiquement les feuilles non traitées à celles contenant du sulfate de baryum. Pour pallier cette difficulté, il est indispensable d'immerger les feuilles dans un extrait de feuilles mortes. La qualité d'un tel extrait est cependant impossible à maintenir constante d'un essai à l'autre. De plus, selon la durée d'immersion, l'appétence de la feuille traitée est modifiée considérablement et peut même être telle que les feuilles traitées sont préférées à des feuilles non traitées. Dans un travail récent, HARTENSTEIN (1962) a montré que *Protoribates lophotrichus* se nourrit spécifiquement de parenchyme de feuilles mortes à condition que celui-ci soit riche de microorganismes vivants. Cette nourriture est refusée si les feuilles ont été traitées à l'actidione ou aux sulfamides ou si elles ont été séchées à 60° durant deux heures puis réhumidifiées. De plus, l'activité alimentaire s'arrête si les feuilles ont séjourné trop longtemps au laboratoire. Au contraire, cette activité est maximale si, trois fois par semaine, de nouvelles feuilles fraîchement récoltées sont proposées aux animaux. Il n'est donc pas étonnant que dans ces conditions, nos expériences nous aient donné des résultats extrêmement décevants.

A deux reprises, durant les mois d'octobre et novembre, 9 morceaux de feuilles mesurant 2 x 2 cm de coudrier partiellement décomposées et marquées, ont été remis au bois à 30 cm les uns des autres. Les débris de feuilles mortes développaient en moyenne 323 coups par minute par μg sec. Une dizaine, ou une vingtaine de jours plus tard, 45 échantillons couvrant le mètre carré sur lequel les feuilles marquées avaient été réparties, furent prélevés. Pour la première expérience, la faune totale de 6 échantillons seulement développaient plus de 100 coups par minute avec un maximum de 595 c.p.m. Ces 6 échantillons avaient tous été prélevés à l'emplacement d'un des 9 débris marqués. Pour la seconde expérience, les résultats furent un peu plus encourageants : la faune totale de 8 échantillons développait plus de 100 c.p.m. et le maximum de radioactivité constaté pour la faune totale d'un échantillon a été de 2.623 c.p.m. La distribution spatiale de ces échantillons indiquait que seuls 4 des 9 débris marqués ont été attaqués par des animaux susceptibles de se déplacer d'une vingtaine de cm. A titre d'exemple, nous donnons le résultat de l'analyse d'un échantillon (tabl. 3) dont la faune totale donnait avant digestion à l'acide nitrique environ 1.250 c.p.m.

Nous constatons donc que, au total, le rendement de telles expériences s'est avéré extrêmement faible. De surcroît, nous avons vu que la méthode est loin d'être à l'abri des critiques.

B. — ÉTUDE QUANTITATIVE DE L'ALIMENTATION DES ORIBATIDES.

A l'heure actuelle, à notre connaissance, aucune analyse n'a été effectuée sur le sujet par une approche directe. Nous verrons ultérieurement que l'étude du métabolisme des animaux est susceptible de fournir une réponse partielle à ce problème.

TABLEAU 3.

Analyse faunistique d'un échantillon de litière prélevé à proximité d'un débris de feuille radioactive.

TABLE 3.

Faunal analysis of a sample taken near a piece of radioactive leaf.

Echantillon n° 3.

Espèce	1	2	3
<i>Nanhermannia elegantula</i>	20	5	80
<i>Hypochothonius rufulus</i>	1	1	357
<i>Nothrus silvestris</i>	10	1	96
<i>Platymoethrus peltifer</i>	10	1	39
<i>Damaeus verticillipes</i>	1	—	—
<i>Tectocephus velatus</i>	4	—	—
<i>Carabodes marginatus</i>	1	1	52
<i>Chamobates cuspidatus</i>	7	—	—
<i>Minunthozetes semirufus</i>	6	—	—
<i>Oribatella quadricornuta</i>	4	—	—
<i>Parachipteria willmanni</i>	14	2	43
<i>Steganacarus magnus</i>	13	4	124
<i>Phthiracarus borealis</i>	5	1	164
<i>Pergamasus crassipes</i>	3	1	91
Autres gamasides	4	—	—
Aranéides	1	—	—
Géophilides	1	—	—
Larves de diptères (<i>Phenocladus</i>)	4	4	664
Coléoptères	2	—	—
Coccides	2	1	50
Oniscides	1	—	—
Totaux	114	22	—

1. Nombre total d'individus.

2. Nombre d'individus radioactifs (plus de 30 c.p.m.).

3. Radioactivité maximale observée sur un individu (en c.p.m.).

1. Total number of individuals.

2. Number of radioactive individuals (more than 30 c.p.m.).

3. Maximum radioactivity observed on one individual (expressed in c.p.m.).

Si, pour la macrofaune de la matière organique des sols de forêts, les travaux de VAN DER DRIFT (1950) et surtout de DUNGER (1958a, 1958b, 1960, 1962a, 1962b) ont pu fournir des résultats quantitativement valables, pour les Oribatides, la faible dimension des animaux a été un obstacle insurmontable à une étude rigoureuse.

Redoutant les difficultés techniques de l'étude du métabolisme des Oribatides, nous avons tenté par trois voies différentes de déterminer quantitativement la nourriture mangée par les Oribatides macrophytophages.

En premier lieu, nous avons placé 120 *Steganacarus magnus* dans une grande cupule d'élevage et leur avons présenté 8 petites rondelles de feuilles mortes de coudrier marquées au S^{35} . Ces rondelles développaient en moyenne 20,1 c.p.m./ μg sec (maximum : 23,4 c.p.m./ μg ; minimum : 18,5 c.p.m./ μg). Durant quatre jours, nous avons prélevé quotidiennement à 24 heures d'intervalle, 10 individus dont la radioactivité a été déterminée. Après un séjour d'une semaine en présence de la nourriture marquée, les animaux ont été changés de cupule et mis en présence de feuilles de noisetier non radioactives. A nouveau, durant 5 jours, la radioactivité de 10 individus, prélevés quotidiennement fut mesurée. De plus, durant la première partie de l'expérience, le poids des 40 animaux utilisés a été déterminé individuellement par micropesées (Cahn micro-électrobalance). On a constaté que, après 24 heures d'alimentation au départ des feuilles marquées, les animaux développent une radioactivité moyenne de 89 c.p.m. au-dessus du background (erreur standard à la moyenne : 25,9) correspondant donc à l'ingestion de 4,4 μg sec en moyenne. Le maximum observé pour un individu est de 10 μg sec. Exprimée en fonction du poids des animaux vivants, la quantité de matières radioactives (en poids sec) présente dans le bol alimentaire est de l'ordre de 1,9 %. Pendant les trois jours suivants, le niveau de radioactivité moyen s'est maintenu au niveau du premier jour (92,3, 81,8, 88,2 c.p.m. par individu). Vingt-quatre heures après le transfert des animaux en présence d'aliments non marqués, la radioactivité moyenne est de 63,6 c.p.m. et quatre jours plus tard on détecte encore, en plus du background, 52,3 c.p.m.

De cette expérience, il ressort que :

1. Vingt-quatre heures après la mise en présence d'aliments radioactifs, les animaux ont en moyenne 4,4 μg (en poids sec) de feuilles de noisetier dans le tube digestif. Ceci est donc la quantité minimale qu'ils sont susceptibles de manger en 24 heures.

2. Il n'a malheureusement pas été possible de déterminer à quelle vitesse ils éliminent cette quantité puisque plusieurs jours après le remplacement de la nourriture radioactive par des feuilles mortes non traitées, les animaux sont restés radioactifs. Il est cependant extrêmement peu probable qu'ils aient pu métaboliser le sulfate de baryum.

3. Enfin, sur les 40 individus traités, aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre le poids des animaux et leur niveau de radioactivité.

D'autre part, toujours pour *Steganacarus magnus*, nous avons tenté par mesure directe, d'estimer la quantité de nourriture mangée. Dans quatre cupules, 70 individus sont mis en élevage. Dans une première, il leur est présenté deux rondelles de feuilles de coudrier gorgées d'eau et dont on a préalablement déterminé le poids sec. Il est fait de même avec des rondelles de feuilles de charme, de chêne et de hêtre. Cet élevage est mis à 18° durant 91 heures. Puis, ce qui reste des aliments proposés est photographié : après agrandissement photographique, il est possible de déterminer par planimétrie, la surface de feuille mangée par les animaux. Connaissant au départ le rapport entre la surface et le poids de chacune des rondelles, on peut estimer le poids de nourriture mangée par individu et par jour, pour chacune des essences. Les résultats exprimés en poids sec de feuilles mortes sont les suivants :

Coudrier	8,7 $\mu\text{g}/\text{ind.}/\text{jour.}$
Charme	8,3 $\mu\text{g}/\text{ind.}/\text{jour.}$
Chêne	5,5 $\mu\text{g}/\text{ind.}/\text{jour.}$
Hêtre	5,2 $\mu\text{g}/\text{ind.}/\text{jour.}$

Ces résultats doivent être acceptés avec précaution, puisque les conditions artificielles d'élevage modifient certainement le comportement des animaux et qu'une attaque purement superficielle des feuilles mortes ne sera pas détectée par une mesure planimétrique. Ils nous fournissent cependant un ordre de grandeur.

Une troisième méthode d'estimation de la quantité de nourriture mangée consiste à mesurer la quantité de matières déféquées par les animaux en laboratoire.

Des *Steganacarus magnus* ont été élevés isolément à 22°, chaque individu ayant à sa disposition une petite rondelle de noisetier. Après huit jours, pour chaque animal, nous avons mesuré le volume moyen d'une dizaine de déjections en les rapportant à un ellipsoïde de révolution ($V = \frac{1}{6}\pi L \times l^2$ où L est la longueur du grand axe et l , le diamètre transverse). Tenant compte du nombre de déjections, on calcule la quantité éliminée par jour. Les résultats sont consignés au tableau 4.

TABLEAU 4.
Observations effectuées sur *Steganacarus magnus*.

TABLE 4.
Observations on *Steganacarus magnus*.

1	2	3	4
1	5,0	36	23,7
2	3,2	64	25,4
3	8,1	62	62,5
4	5,9	74	54,3
5	4,8	50	30,3
6	6,1	63	45,8
7	2,9	32	11,6
8	3,1	35	13,4

1. N° de l'animal.
 2. Dimension moyenne d'une déjection en 10^{-3} mm³.
 3. Nombre de déjections après 8 jours.
 4. Quantité éliminée par jour en μ g.
1. N° of the animal.
 2. Average dimension of a pellet in 10^{-3} mm³.
 3. Number of pellets after 8 days.
 4. Quantity excreted per day in μ g.

On constate que la quantité éliminée par individu et par jour est assez variable et se situe en moyenne aux environs de 38 μ g.

Remarquons que nous constatons l'élimination moyenne de 6,5 déjections par individu et par jour tandis que MURPHY (1956), offrant à *Steganacarus magnus* des feuilles mortes de frêne et des aiguilles de pin d'Écosse obtient des valeurs de 0,75 et 0,61 seulement. De plus, dans nos expériences, la dimension moyenne des déjections est de 0,0049 mm³, elle n'est que de 0,0013 mm³ suivant cet auteur. Il semble donc bien que, soit les conditions d'élevage, soit les aliments présentés aux animaux par MURPHY, leur conviennent assez mal.

Nous constatons donc que toutes ces méthodes sont assez grossières et ne peuvent fournir au mieux qu'un ordre de grandeur. La seconde expérience nous a permis de conclure à une ingestion maximale de 8,7 μg de feuilles de noisetier sèches par individu et par jour. Or, l'expérience de nourriture marquée indique qu'après 24 heures, les animaux ont en permanence 4,4 μg de matière sèche dans le bol alimentaire. La durée du passage de la nourriture dans le tube digestif serait donc de l'ordre d'une douzaine d'heures. D'après les observations de HARTENSTEIN (1962f) ce temps de passage serait de 8 à 9 heures chez *Platynothrus peltifer*.

Enfin, la dernière expérience a mis en évidence l'élimination de 38 μg de matière humide par individu et par jour. Cependant, la quantité d'eau dans les fèces est considérable et certainement 4 à 5 fois plus élevée que la quantité de matière sèche.

Au chapitre V, nous aurons l'occasion de revenir sur ces données en les comparant aux résultats des mesures du métabolisme qui font l'objet du chapitre III.

SECONDE PARTIE

Au moment où nous avons entrepris ce travail, il était surprenant de constater que si la dynamique des populations d'Oribatides avait fait l'objet d'un assez grand nombre de recherches, le métabolisme respiratoire de ces animaux n'avait pratiquement jamais été étudié.

Les auteurs se référaient toujours, à ce sujet, au travail de BORNEBUSCH (1930) tout en y apportant de nombreuses critiques et restrictions.

Cependant, nous croyons que l'étude de la consommation d'oxygène de ces animaux est la seule voie d'accès à la mesure quantitative du rôle joué par cette faune dans son milieu.

Le travail de NIELSEN sur le métabolisme respiratoire des populations de Nématodes (1949) et d'Enchytréides (1961) reste pour nous le modèle que nous avons tenté de suivre.

Au Colloque sur la faune du sol, à Oosterbeek (Pays-Bas) en 1962, où nous avons présenté un résumé de notre travail, le D^r BALOGH clôturant cette réunion nous apporta des paroles d'un grand encouragement : « C'est un fait heureux, disait-il, que près de la moitié des communications présentées à ce Colloque aient traité des questions de la circulation des substances et de l'énergie. Je tiens à souligner tout spécialement l'importance des constatations nouvelles sur la respiration du sol, sur la consommation d'oxygène d'importants animaux comme les Enchytréides et les Oribatides, sur le turn-over de l'azote, sur le rapport C-N, sur la décomposition de la chitine et sur la production d'acides aminés des micro-organismes. Je suis d'avis que la contribution au progrès la plus importante de ce Colloque est cette multitude de nouvelles constatations concernant la circulation des substances et de l'énergie ». Il est d'ailleurs caractéristique que le thème proposé lors de ce Colloque pour la prochaine réunion des pédobiologistes, en 1966, soit : « Production biology », ou « Energy turnover », ou « Circulation of organic matter ».

Dans cette seconde partie, après avoir exposé les résultats des mesures de consommation d'oxygène pratiquées en laboratoire sur quelques espèces d'Oribatides, nous les appliquerons à une population réelle et tenterons de définir la participation des Oribatides dans les processus de décomposition de la matière organique d'un sol forestier.

CHAPITRE III.

LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE DES ORIBATIDES.

Ne crois pas que si l'homme en mainte conjoncture,
Témoigne un tel souci de la température
Ce soit là, de sa part, curiosité pure.

FRANC-NOHAIN
(*Fables*).

1. — TECHNIQUES.

Pour déterminer la consommation d'oxygène d'animaux aussi petits que les Oribatides, il faut employer des microméthodes. Des tentatives faites pour utiliser un appareil de Warburg muni de fioles de 5 ml dans lesquelles étaient introduits trente à cinquante individus se sont soldées par un échec, les dénivellations enregistrées au manomètre n'étant que légèrement supérieures aux erreurs propres à la technique.

Afin de pouvoir faire des mesures de consommation d'oxygène sur des individus isolés, nous avons préféré la méthode du ludion de LINDERSTRØM-LANG et HOLTER (1943) qui, adaptée à notre problème, est décrite plus loin. Mais, comme elle exige de connaître d'abord, avec précision, le poids des animaux utilisés, nous consacrerons un premier paragraphe à la détermination de celui-ci.

A. — DÉTERMINATION DU POIDS DES ORIBATIDES.

La connaissance du poids des Oribatides est non seulement utile lors de l'emploi de la technique du ludion, mais également fondamentale à la détermination de la biomasse d'une population. On entend par là le poids de matière vivante ou, éventuellement, celui des animaux d'un groupe d'espèces ou d'une seule espèce, par unité de poids ou de volume de substrat. La détermination de la biomasse se fait généralement par addition des produits des abondances moyennes de chaque espèce par le poids moyen d'un individu.

Cette notion de biomasse est devenue d'usage assez fréquent ces dernières années; aussi, plusieurs auteurs, s'intéressant aux populations d'Oribatides, se sont-ils efforcés de déterminer le poids des individus des principales espèces.

En général, les Oribatides sont trop légers pour pouvoir être pesés à la balance analytique. Aussi, admettant que les animaux ont une forme géométrique simple, détermine-t-on leur volume en effectuant quelques mensurations linéaires. Le poids est obtenu en multipliant le volume par 1,1, densité moyenne des Oribatides (LADELL, 1936).

VAN DER DRIFT (1950) ramène les animaux à des parallépipèdes rectangles de dimensions égales aux dimensions moyennes des individus.

DUFÉY (1957) considère les Phthiracarides comme des ellipsoïdes de révolution et les autres Oribatides comme des demi-ellipsoïdes de révolution surmontés d'un cône. Le volume est alors

$$V = \frac{4}{3} \pi \frac{L l_1 l_2}{8} \quad \text{dans le premier cas et}$$

$$V = \pi \frac{L l_1 l_2}{8} \quad \text{dans le second cas, où}$$

L est la longueur de l'animal;

l_1 la largeur de l'hysterosoma;

l_2 la hauteur de l'hysterosoma.

Plutôt que d'attribuer aux animaux une forme géométrique rigoureusement définie, MACFADYEN (1952) pèse quelques individus de 3 espèces d'Oribatides volumineux (*Euzetes*, *Scheloribates* et *Nanhermannia*). Il compare les poids moyens obtenus au volume d'un parallélépipède mesuré sur les mêmes animaux. Les trois facteurs de conversion ainsi calculés sont appliqués aux autres animaux dont la forme se rapproche le plus des espèces précédemment considérées.

Nous avons préféré effectuer des pesées directes à l'aide d'une balance électromagnétique sensible à 2,5 μg (Cahn Microélectrobalance) (*).

Les animaux furent pris vivants et placés préalablement durant quelques minutes sur un papier filtre pour en éliminer l'eau de surface. Lorsque les individus pesaient plus de 20 μg , un seul individu à la fois était placé sur la balance. Les animaux de plus petite taille furent pesés par groupes de trois à douze individus.

Nous avons tenté d'avoir au moins une vingtaine de mesures pour chaque espèce. Ce fut cependant impossible pour quelques espèces peu fréquentes ainsi que pour les Érémeïdes — les manipulations et les identifications d'animaux vivants prenant, en ce cas, un temps considérable.

Nous avons rencontré quelques difficultés d'ordre systématique lors de la détermination des *Phthiracarus* : nous ne pouvions faire la distinction entre *P. piger* et *P. borealis*. Lorsque les deux espèces ne sont pas séparées, la variabilité des poids est considérable. Nous avons alors posé que tous les individus dont le poids est supérieur à 100 μg appartiennent à *P. piger*, les autres à *P. borealis*. Cette distinction, au premier abord arbitraire, voit sa validité confirmée puisque la distribution bimodale des poids peut être scindée en deux distributions ne s'écartant pas significativement chacune de la normale.

Nos résultats sont consignés au tableau 5 où sont également reprises les données de VAN DER DRIFT, MACFADYEN et DUFÉY.

Nous constatons que l'accord entre nos observations et celles de VAN DER DRIFT et MACFADYEN est assez médiocre. En moyenne, leurs estimations sont égales à environ les 2/3 des nôtres. Il est difficile d'expliquer ces différences par une erreur systématique, particulièrement pour les résultats de MACFADYEN : l'accord n'est pas meilleur pour les espèces dont cet auteur a obtenu les poids par pesées directes. Il se pourrait donc que le poids moyen

(*) Nous remercions M. le Prof^r H. KOCH, qui a bien voulu mettre cet instrument à notre disposition.

TABLEAU 5.
Poids en μg de quelques Oribatides.

TABLE 5.
Weight in μg of some Oribatid species.

	1	2	3	4	S.D.	n_t	n_p	n_{tp}
<i>Nanhermannia elegantula</i> BERL.	8,8	9,5	15,2	18,1	4,4	30	6	5
<i>Hypochthonius rufulus</i> C. L. KOCH	16,5	—	18,0	22,1	3,3	20	20	1
<i>Hypochthoniella pallidula</i> C. L. KOCH	—	3,4	—	4,4	—	34	4	var.
<i>Brachychthonius</i> sp.	1,1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Malaconothrus globiger</i> TRÄG.	—	4,0	—	—	—	—	—	—
<i>Nothrus palustris</i> C. L. KOCH	—	—	—	182,6	20,9	20	20	1
<i>Nothrus silvestris</i> NIC.	44,0	—	—	47,2	6,6	20	20	1
<i>Platynothis peltifer</i> (C. L. KOCH)	55,0	—	56,8	62,9	10,6	23	23	1
<i>Hermannia scabra</i> (L. KOCH)	—	—	—	94,2	20,1	14	14	1
<i>Suctobelba subtrigona</i> (OUDMS.)	—	—	1,0	1,3	—	30	3	10
<i>Oppia quadricarinata</i> (MICH.)	—	—	6,0	1,3	—	40	4	10
<i>Oppia nova</i> (OUDMS.)	2,2	1,5	2,4	1,7	—	10	1	10
<i>Oppia ornata</i> (OUDMS.)	—	—	2,0	2,2	—	12	1	12
<i>Oppia willmanni</i> DYRD.	—	—	3,5	—	—	—	—	—
<i>Oppia subpectinata</i> (OUDMS.)	—	2,7	3,4	3,2	—	25	2	var.
<i>Oppia clavipectinata</i> (MICH.)	—	—	2,7	—	—	—	—	—
<i>Oppia minus</i> (PAOLI)	—	—	0,5	—	—	—	—	—
<i>Oppia bicarinata</i> (PAOLI)	—	0,5	—	—	—	—	—	—
<i>Oribella paolii</i> (OUDMS.)	—	4,6	—	—	—	—	—	—
<i>Ceratoppia bipilis</i> (HERM.)	—	—	53,3	64,8	7,1	20	20	1
<i>Hermanniella granulata</i> (NIC.)	—	—	—	75,3	—	2	2	1
<i>Tectocephus velatus</i> (MICH.)	4,4	2,6	3,2	4,2	—	44	6	var.
<i>Xenillus tegeocranus</i> (HERM.)	—	—	—	155,8	57,6	19	19	1
<i>Cepheus dentatus</i> (MICH.)	—	71,4	—	—	—	—	—	—
<i>Cepheus latus</i> C. L. KOCH	—	—	—	58,8	6,3	12	12	1
<i>Carabodes femoralis</i> (NIC.)	—	—	—	42,6	12,7	10	10	1
<i>Adoristes ovatus</i> (C. L. KOCH)	—	—	—	42,8	12,7	16	16	1
<i>Oribatula tibialis</i> (NIC.)	11,0	12,8	9,2	14,6	3,3	18	6	3
<i>Schelorbates latipes</i> (C. L. KOCH)	—	13,8	—	—	—	—	—	—
<i>Schelorbates laevigatus</i> (C. L. KOCH)	—	23,1	—	—	—	—	—	—
<i>Chamobates incisus</i> v. D. HAMMEN	9,9	—	—	6,5	1,7	60	12	5
<i>Ceratozetes mediocris</i> BERL.	—	4,8	—	—	—	—	—	—
<i>Euzetes globulus</i> (NIC.)	—	219,6	318,0	329,9	27,7	36	36	1
<i>Sphaerozeles orbicularis</i> (C. L. KOCH)	—	26,4	—	—	—	—	—	—
<i>Diapterobates humeralis</i> (HERM.)	—	—	—	60,9	20,0	4	4	1

	1	2	3	4	S.D.	n_i	n_p	n_{ip}
<i>Minunithozetes semirufus</i> (C. L. KOCH).	—	2,7	3,7	—	—	—	—	—
<i>Tectoribates borussicus</i> (SELLN.)	—	—	9,0	—	—	—	—	—
<i>Oribatella calcarata</i> (C. L. KOCH)	—	—	—	38,1	4,5	23	23	1
<i>Oribatella quadricornuta</i> (MICH.)	—	—	—	24,0	4,2	45	9	5
<i>Notaspis coleopratus</i> (L.).	—	24,5	—	—	—	—	—	—
<i>Parachipteria willmanni</i> v. D. HAMMEN	—	—	—	39,6	7,6	6	6	1
<i>Hoploderma striculum</i> C. (L. KOCH)	—	12,9	—	—	—	—	—	—
<i>Steganacarus magnus</i> (NIC.)	—	—	—	360,9	152,7	60	60	1
<i>Phthiracarus ligneus</i> WILLM.	—	5,9	—	—	—	—	—	—
<i>Phthiracarus piger</i> (SCOPOLI)	—	—	—	162,1	12,0	22	22	1
<i>Phthiracarus borealis</i> (TRÄG.)	—	—	89,2	75,7	22,7	17	17	1
<i>Phthiracarus ferrugineus</i> (C. L. KOCH).	22,0	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudotritia minima</i> (BERL.)	3,3	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudotritia ardua</i> (C. L. KOCH)... ..	33,0	—	39,2	57,0	13,3	20	20	1

1. Données de VAN DER DRIFT (1950).
2. Données de MACFADYEN (1952).
3. Données de DUFÉY (1957).
4. Pesées effectuées pour ce travail.

S.D. : Déviation standard de la moyenne estimée sur n_p pesées.
 n_i : Nombre total des individus pesés.
 n_p : Nombre de pesées.
 n_{ip} : Nombre d'individus par pesée.

Exemple : Pour *N. elegantula*, nous avons procédé à 6 pesées de 5 individus par pesée; d'autre part, le poids donné pour *H. rufulus* est la moyenne des poids de 20 individus pesés séparément.

1. Figures from VAN DER DRIFT (1950).
2. Figures from MACFADYEN (1952).
3. Figures from DUFÉY (1957).
4. Author's figures.

S.D. : Standart deviation from the mean, estimated on n_p weighings.
 n_i : Total number of weighed individuals.
 n_p : Number of weighings.
 n_{ip} : Number of individuals per weighing.

Example : For *N. elegantula*, 6 weighings of 5 mites per weighing were done; on the other hand, the weight given for *H. rufulus* is the average of the weights of 20 mites separately weighed.

d'une même espèce varie localement. Par contre, l'accord des observations de DUFÉY et des nôtres est assez satisfaisant; ceci montre que les hypothèses de DUFÉY sont valides et susceptibles de donner, en l'absence de microbalance, une estimation suffisante du poids des Oribatides. Nous constatons enfin que, pour notre faune, dans une même espèce, les poids varient peu : pour les pesées individuelles, l'erreur à la moyenne ($s_{\bar{x}}$) ne représente généralement que 10 à 15 % de la moyenne.

B. — MESURES DE LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE.

a) Matériel animal.

Les animaux utilisés proviennent tous de la forêt de Meerdael située à 11 km au Sud de Louvain. Ils ont été prélevés à différentes périodes de l'année, les mesures ayant été faites de février 1960 à avril 1961. Des échantillons de 1,5 l de litière sont placés dans de grands appareils de Tullgren, la faune est recueillie dans un entonnoir à plaque de verre fritté

de porosité n° 3 (fig. 11). La partie de l'entonnoir située sous la plaque est entièrement remplie d'eau et la partie inférieure de l'entonnoir plonge dans l'eau. Les animaux trouvent ainsi une atmosphère extrêmement humide qui leur permet de survivre pendant plusieurs jours. Les Oribatides utilisées pour les mesures provenaient d'échantillons prélevés deux jours auparavant.

b) Appareillage.

Les mesures de consommation d'oxygène ont été effectuées par la méthode du ludion de LINDERSTRØM-LANG et HOLTER (1943). L'appareillage (fig. 12) comprend un bain thermostaté de 22 l dans lequel plongent quatre fioles de flottation reliées à une colonne manométrique double capillaire de 1,5 m commandée par un variateur de pression à membrane en caoutchouc. La deuxième branche du manomètre est en connection avec une bouteille de 4 l immergée dans le bain thermostaté afin de maintenir les ludions à l'abri des variations de pression barométrique. Une constance de température d'un centième de degré est obtenue par un dispositif de chauffage électrolytique (tête d'un appareil de Warburg Braun, mod. V).

Afin de pouvoir travailler à des températures comprises entre 0° et 25°, un dispositif de réfrigération est adjoint à l'appareil. Ce dispositif comprend, immergé dans le bain principal, un long serpentín de cuivre dans lequel circule de l'eau maintenue à 1 ou 2° sous la température désirée, provenant d'un bain thermostatique (Ultrathermostat Haake, constance de température d'environ 0,1° C) dans lequel plonge le serpentín de fréon d'un compresseur frigorifique (1/3 de CV) à fonctionnement continu.

Enfin, une pompe de circulation brasse l'eau du bain principal et favorise l'uniformité de température.

De plus, d'autres modifications ont été apportées à la technique classique :

1. La confection de ludions de 8 à 25 μ l réalisés de telle façon que le diamètre du col soit constant sur toute sa longueur. Ceci est assez aisément réalisable en partant de tubes capillaires du commerce (Capillary tubes for Bacto C Protein Antiserum, Difco). Les quantités de KOH et d'huile de paraffine introduites peuvent donc être estimées par une mesure micrométrique sous la loupe stéréoscopique à un grossissement d'une dizaine de fois. Le remplissage s'effectue au moyen de micropipettes maintenues par un micromanipulateur mécanique.

2. L'emploi de solution de KOH à 4 %, concentration qui s'est avérée suffisante pour absorber les faibles quantités de CO₂ formé et qui a l'avantage de développer une tension de vapeur correspondant à une humidité relative de 96 %, évitant ainsi la dessiccation des animaux.

c) Mesures.

Quatre ludions sont utilisés simultanément. Au départ, un délai d'une demi-heure est respecté pour la mise en équilibre. Dans les conditions standard, les mesures sont effectuées sur les mêmes ludions successivement à 15°, 10°, 5° et parfois 0°. A chaque température, les variations de pression sont observées pendant une à deux heures, à raison d'une mesure toutes les quinze à vingt minutes.

On repère le point d'équilibre des ludions en examinant ceux-ci sous la loupe stéréoscopique à un grossissement d'une dizaine de fois. L'abaissement de température de 5° se fait

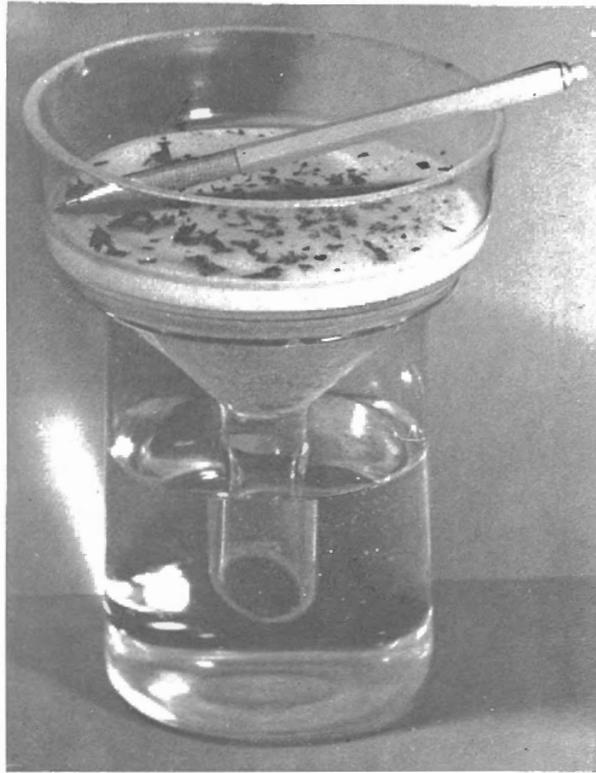


FIG. 11. — Entonnoir à plaque de verre fritté, dans lequel la faune est recueillie.

FIG. 11. — *Funnel with fritted-glass plate used to collect the fauna.*

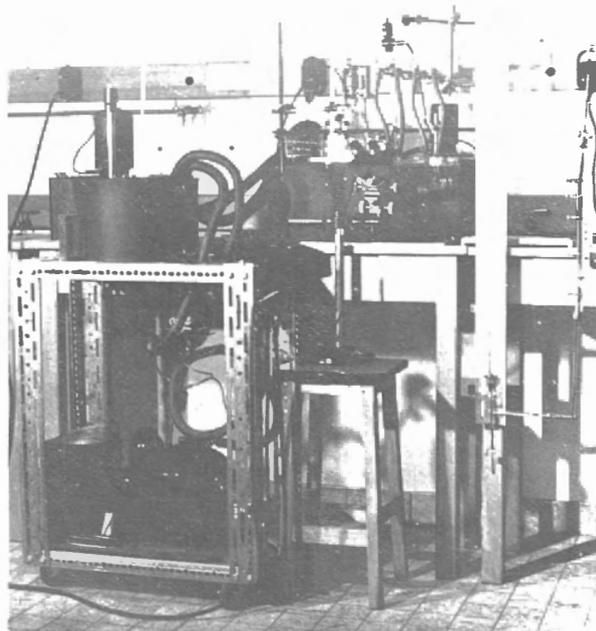


FIG. 12. — Vue de l'appareillage utilisé montrant de gauche à droite, le bain thermostatique et, sous celui-ci, le compresseur frigorifique, le bain principal, le manomètre double capillaire de 1,5 m et à l'extrême droite, le variateur de pression.

FIG. 12. — *View of the apparatus showing from left to right, the thermostatic bath, and below this, the cooling unit, the main bath, the twin-capillary manometer (1.5 m long) and the pressure controller.*

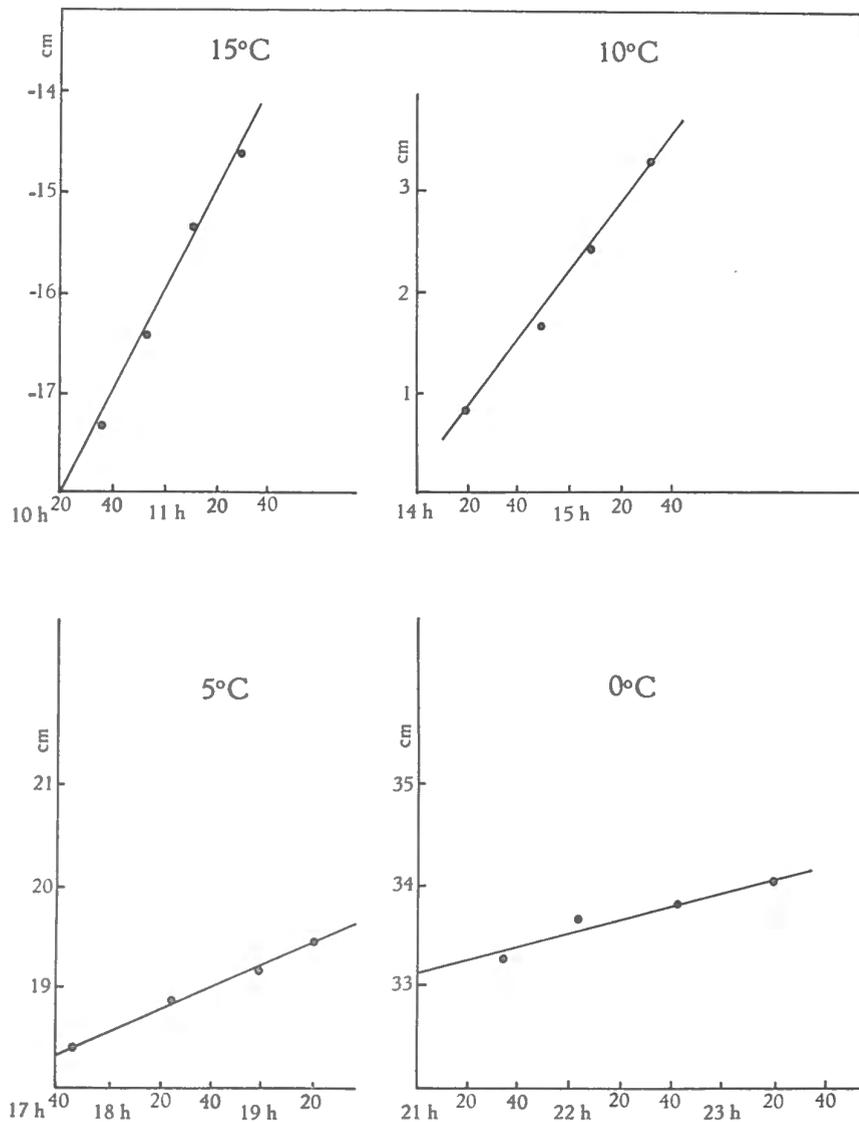


FIG. 13.

Expérience du 10 février 1961 : dans un ludion d'environ 11 μ l, 2 *Platynothrus peltifer*. En abscisse : l'heure de la mesure; en ordonnée : la pression d'équilibre en cm de liquide de Brodie. Le calcul de la pente moyenne donne à 15°, 10°, 5° et 0 °C : 2,984 cm/h; 1,998 cm/h; 0,642 cm/h; 0,360 cm/h, respectivement. Tenant compte des modifications de la constante du ludion avec la température, on trouve une consommation d'oxygène par individu et par jour de 0,222 μ l à 15°; 0,150 μ l à 10°; 0,049 μ l à 5° et 0,028 μ l à 0°.

FIG. 13.

Experiment of February 10th, 1961 : 2 *Platynothrus peltifer* in a diver of about 11 μ l. Abcissa, hour of the reading; ordinate, equilibrium pressure in cm of Brodie's fluid. The calculation of the average slope gives at 15°, 10°, 5° and 0 °C : 2.984 cm/h; 1.998 cm/h; 0.642 cm/h and 0.360 cm/h respectively. Taking into account the modifications of the diver constant with temperature, the oxygen consumption per individual and per day is found to be : 0.222 μ l at 15°; 0.150 μ l at 10°; 0.049 μ l at 5° and 0.028 μ l at 0 °C.

en une heure environ, mais il faut attendre trente à soixante minutes de plus pour faire des mesures reproductibles. A titre d'exemple, on trouvera à la figure 13, le protocole d'une expérience représentative.

Nous nous sommes efforcé de ne placer qu'un seul individu par ludion. Cependant, lorsque les animaux étaient de trop petite taille, ou que les mesures étaient poursuivies jusqu'à 0°, il fallait, pour que la consommation d'oxygène reste décelable, grouper plusieurs individus dans un même ludion.

Les poids des animaux d'une même espèce sont estimés constants et égaux aux poids moyens notés dans la colonne (4) du tableau 5, sauf dans le cas de *Steganacarus magnus* où, les différences individuelles étant considérables, le poids de chaque animal utilisé a été pris en considération.

2. — RÉSULTATS.

A. — ANALYSE SPÉCIFIQUE.

Dans ce paragraphe, nous analyserons les résultats observés sur 16 espèces d'Oribatides. Celles-ci furent retenues car elles sont généralement bien représentées dans les chênaies et forment un ensemble assez représentatif du groupe des Oribatides.

Nous ne pourrions pousser l'analyse dans les détails que pour les premières espèces citées, pour lesquelles un assez grand nombre d'observations purent être recueillies.

Steganacarus magnus (Níc.).

Nous sommes ici en présence d'une espèce dont les individus sont très volumineux : leur poids est d'environ 360 μg . Les variations de poids d'un individu à l'autre sont assez considérables; aussi, le poids de chaque individu utilisé a-t-il été estimé par mensurations en ramenant la forme de l'animal à un ellipsoïde de révolution.

L'ensemble des résultats de mesures de consommation d'oxygène est noté au tableau 6.

TABLEAU 6.
Ensemble des résultats observés sur *Steganacarus magnus*.

TABLE 6.
Experimental results on *Steganacarus magnus*.

No individu	Consommation d'O ₂ , $\mu\text{l} \times 10^{-3}$ par individu et par jour					Poids μg
	25°	15°	10°	5°	0°	
1	1.727	—	—	—	—	807
2	1.330	—	—	—	—	383
3	1.284	—	—	—	—	405
4	1.895	—	—	—	—	452
5	1.100	—	—	—	—	213

N ^o individu	Consommation d'O ₂ , $\mu\text{l} \times 10^{-3}$ par individu et par jour					Poids μg
	25°	15°	10°	5°	0°	
10	—	780	405	227	112	344
11	—	446	311	156	26	167
12	—	420	337	172	63	209
13	—	853	500	167	140	501
15	—	881	435	189	116	429
9	—	620	261	117	—	367
16	—	846	459	97	—	373
22	—	509	307	174	—	283
23	—	446	252	146	—	182
24	—	362	229	127	—	194
14	—	691	310	—	—	389
6	—	711	—	—	—	369
7	—	637	—	—	—	440
8	—	731	—	—	—	509
17	—	340	—	—	—	246
18	—	380	—	—	—	213
19	—	434	—	—	—	171
20	—	357	—	—	—	180
21	—	570	—	—	—	225

a) Relation entre l'oxygène consommé et le poids des animaux.

Présumant une fonction du type exponentiel entre ces deux facteurs, nous avons pris les logarithmes de ces deux variables afin de pouvoir représenter leur relation par une droite. Le calcul de la droite de régression (fig. 14) a été mené séparément pour les quatre groupes de mesures correspondant aux quatre températures considérées (15°, 10°, 5° et 0°). Les résultats de ces calculs sont consignés au tableau 7.

Nous constatons que les coefficients de corrélation sont hautement significatifs à 15°, 10° et 0°; par contre à 5°, aucune relation n'apparaît entre la consommation d'oxygène et le poids. L'explication de tels résultats paraît délicate. Remarquons cependant que les variances des quatre groupes de mesure de consommation d'oxygène sont loin de former un groupe homogène : la variabilité des mesures effectuées à 0° est considérablement plus grande que celle observée dans les autres groupes (tabl. 8). Cette constatation a été vérifiée par un test de Bartlett.

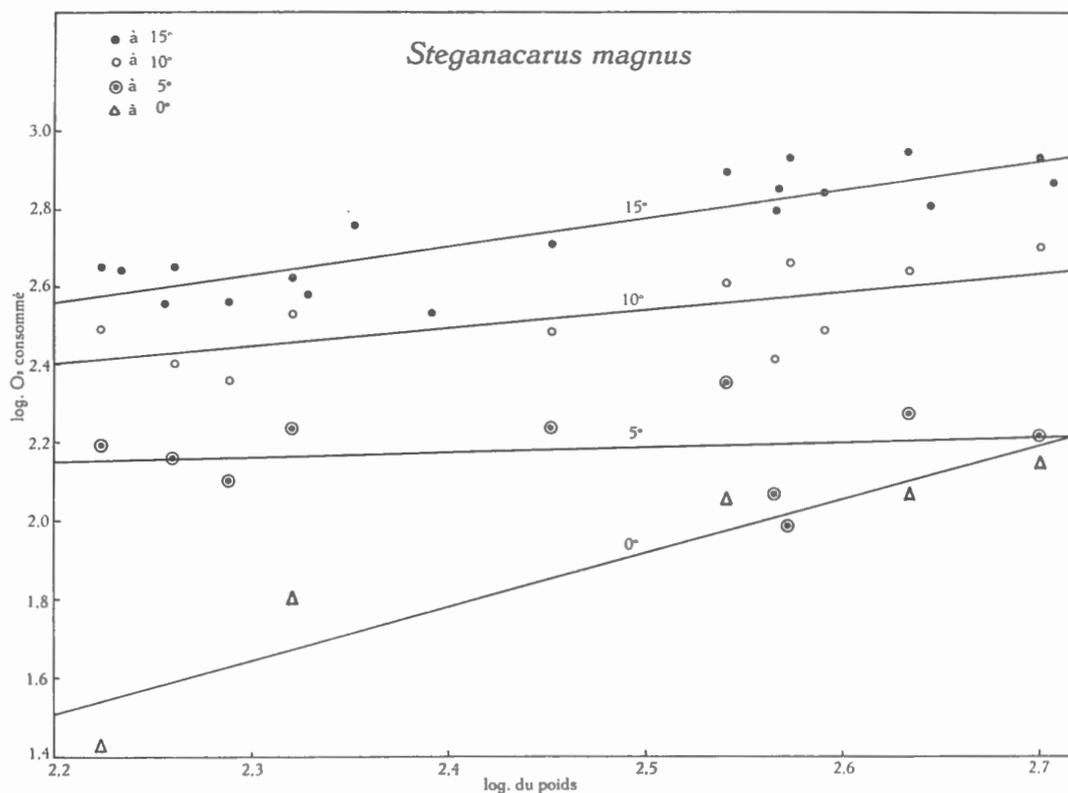


FIG. 14. — Analyse sur *Steganacarus magnus* de la relation unissant la quantité d'oxygène consommé à différentes températures au poids des animaux.

FIG. 14. — Relation observed at different temperatures between the oxygen consumption and the weight of *Steganacarus magnus*.

TABLEAU 7.

Relation à différentes températures entre la quantité d'O₂ consommé et le poids des animaux exprimée par $Y = a + bW$, où
 $Y = \log O_2$ consommé, $\mu l \times 10^{-3}/ind./jour$.
 $W = \log$ poids en μg .

TABLE 7.

Relation at different temperatures between the oxygen consumption and the weight of the animals expressed by $Y = a + bW$.

Température	Nombre de mesures	r	b	s_b	$t_{0,05s_b}$
15°	18	0,862 SS	0,722	0,103	0,217
10°	11	0,707 SS	0,459	0,154	0,349
5°	10	0,078 NS	0,123	0,223	0,513
0°	5	0,941 SS	1,372	0,285	0,907

r : Coefficient de corrélation entre W et Y .

b : Coefficient de pente de la droite calculée.

s_b : Erreur au coefficient b .

$t_{0,05s_b}$: Amplitude au seuil 5 % des variations du coefficient b .

SS : Significatif au seuil 1 %.

NS : Non significatif au seuil 5 %.

TABLEAU 8.

Résultats des mesures de consommation d'oxygène effectuées sur *Steganacarus magnus*.

TABLE 8.

Results of measurements of oxygen consumption of *Steganacarus magnus*.

Température	\bar{Y}	s^2
15°	2,741	0,020
10°	2,526	0,012
5°	2,185	0,012
0°	1,895	0,089

\bar{Y} : Moyenne de la consommation d'O₂ calculée sur les log des mesures exprimées en $\mu\text{l} \times 10^{-3}/\text{ind.}/\text{jour}$.

s^2 : Variance des mesures.

Les observations faites à 0° sont donc entachées d'une erreur considérable et il sera logique de n'accorder que peu de confiance aux mesures effectuées à une température inférieure à 5°. L'indépendance de la consommation d'oxygène vis-à-vis du poids observée à 5°, est difficile à expliquer. Remarquons d'ailleurs que, étudiant le métabolisme d'un crabe (*Emerita*), d'un insecte (*Melanotus*) et d'un amphipode (*Talorchestia*), EDWARDS et IRVING (1943) et EDWARDS (1946) ont constaté que l'influence du poids de l'animal sur ses besoins en oxygène est d'autant plus marquée que la température est élevée.

L'examen des coefficients b et de leurs erreurs (tabl. 7) montre que les coefficients de pente des droites calculées à 15° et à 10° ne diffèrent pas significativement. Les résultats peuvent donc être groupés : pour l'ensemble des mesures effectuées à ces deux températures, on trouve un exposant du poids égal à 0,63.

b) Relation avec la température.

Pour étudier cette relation au départ de nos données, il est indiqué d'éliminer au préalable les variations individuelles en besoin d'oxygène dues aux variations de poids des animaux. Connaissant pour chacune des températures la relation unissant le poids des animaux à l'oxygène consommé, nous avons transformé toutes nos mesures pour les ramener à un individu de référence dont le poids est égal au poids moyen des individus utilisés. Les données ainsi transformées ont permis de dresser la figure 15 où sont reliées par une droite les mesures correspondant à un même animal.

Calcul du Q_{10} . — Rappelons que le Q_{10} est le coefficient par lequel il faut multiplier la quantité d'oxygène consommé à une température donnée t pour calculer les besoins en oxygène à une température t' supérieure de 10° à la température t . Cet indice implique l'existence, entre le logarithme de l'oxygène consommé et la température, d'une relation du type

$$\log (\text{O}_2 \text{ consommé}) = a + bX,$$

où X est la température en degrés C.

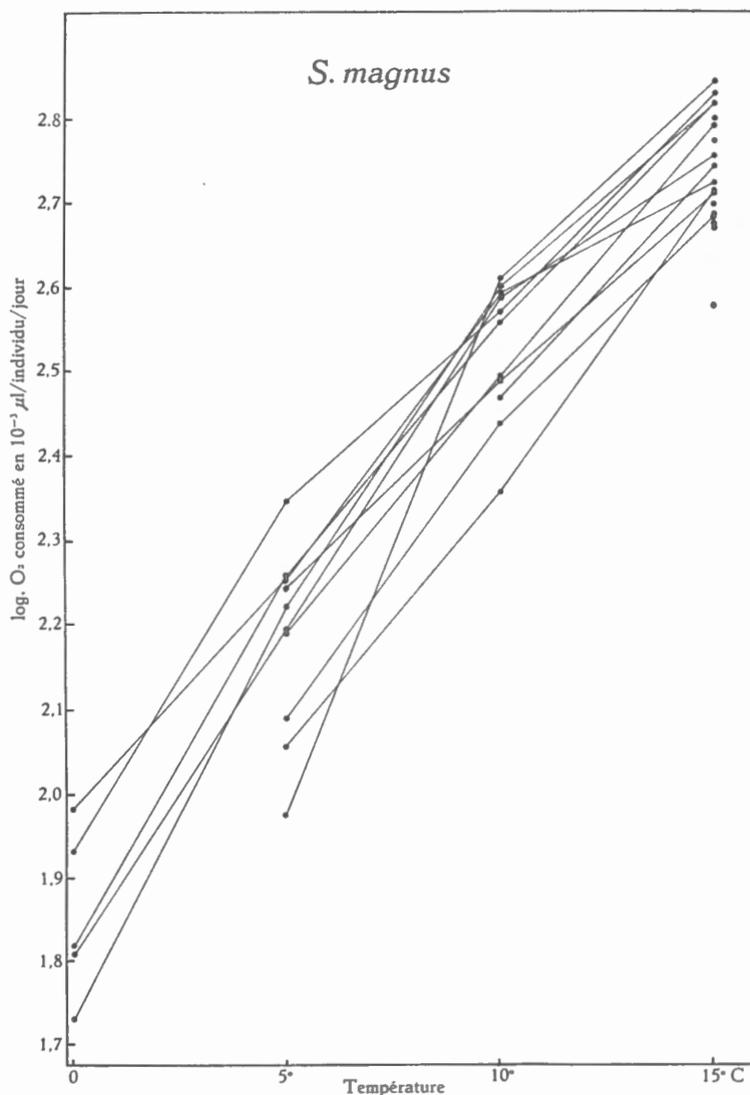


FIG. 15.

Relation entre la quantité d'oxygène consommé et la température après transformation des mesures pour éliminer les variations individuelles de poids des animaux. Les points reliés par une droite correspondent aux mesures effectuées sur un même individu.

FIG. 15.

Relation between temperature and quantity of oxygen consumed after transformation of the data to eliminate the individual variations of weight of the mites. The points joined by a straight line correspond to the measurements made on the same individual.

Le calcul de cette droite effectuée sur l'ensemble des données transformées (sans tenir compte des observations faites à 0° pour les raisons exposées précédemment) nous donne l'équation

$$Y = 1,929 + 0,055 X,$$

où

$Y = \log O_2$ consommé en $10^{-3} \mu\text{l}$ par individu, par jour;
 $X =$ température en degrés centigrades.

L'erreur au coefficient b est de 6,2 % de b .

La valeur du Q_{10} est égale à l'antilog de $10b = 3,55$ comprise, dans un intervalle de confiance de 5 %, entre 4,15 et 3,03.

Si l'analyse concerne uniquement les 10 individus pour lesquels nous disposons de mesures aux trois températures de 15°, 10° et 5°, il est possible de mener l'analyse de variance reprise au tableau 9.

TABLEAU 9.

Analyse de variance menée sur les log des consommations de O_2
 (après ajustement des données pour éliminer les variations individuelles de poids)
 de 10 *Steganacarus magnus* pour lesquels nous disposons de mesures à 15, 10 et 5°.

TABLE 9.

Variance analysis of the log of oxygen consumption
 (after adjustment of the data to eliminate the individual variations of weight)
 of 10 *Steganacarus magnus* for which measurements at 15, 10 and 5° are available.

	Somme des carrés	d. lib	Carré moyen
Total.	1,937	29	
Effet température	1,736	2	0,867 SS
Effet dû à la régression.	1,715	1	1,715 SS
Écarts à la linéarité	0,020	1	0,020 NS
Effet individus	0,110	9	0,012 NS
Erreur	0,092	18	0,005

Comme on pouvait s'y attendre, nous constatons que l'effet de la température est extrêmement prononcé; de plus, nous observons que les variations individuelles ne sont pas significatives. Une analyse semblable, sur les données non transformées pour éliminer les fluctuations dues aux variations de poids des animaux, met en évidence un effet individuel significatif au seuil 5 %; démontrant ainsi l'intérêt de la transformation effectuée. Nous constatons aussi que l'écart à la linéarité n'est pas significatif : le calcul du Q_{10} est donc licite.

c) Relation multiple entre la consommation d'oxygène, le poids de l'animal et la température.

Plusieurs auteurs cités par WIGGLESWORTH (1942), EDWARDS (1953) et PRECHT et al. (1953) considèrent que la relation métabolisme-température doit suivre la loi d'Arrhénius et préconisent d'ajuster les données suivant la relation

$$O_2 \text{ consommé} = Ae^{-\frac{E}{RT}},$$

où

A est une constante caractéristique de l'animal;
 e est la base des logarithmes népériens;
 E est l'énergie d'activation;
 R est la constante des gaz parfaits;
 T est la température absolue.

Sous sa forme logarithmique, l'expression devient :

$$\ln O_2 = \ln A - \frac{E}{R} \cdot \frac{1}{T},$$

soit, en logarithmes décimaux :

$$\log O_2 = \log A - \frac{E}{4,58} \cdot \frac{1}{T}.$$

En fait, la constante A est elle-même partiellement déterminée par le poids de l'animal suivant la relation logarithmique précédemment définie. Appliquée à l'ensemble des données de *Steganacarus magnus*, à l'exclusion des mesures à 0°, la relation multiple entre la consommation d'oxygène, le poids de l'animal et la température est :

$$Y = 16,817 + 0,490 W - 0,440 Z,$$

où

Y = log O₂ consommé, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$ par individu par jour;

W = log du poids en μg ;

Z = $\frac{1}{T} \cdot 10^4$ où T est la température absolue.

L'erreur au coefficient du poids est $s_{b_w} = 0,097$, soit 20 % du coefficient. Cette erreur est assez considérable et montre que d'un individu à l'autre, les variations de consommation d'oxygène à une même température ne sont que très partiellement explicables par des différences de poids. Par contre, l'erreur au coefficient de température n'est que $s_{b_z} = 0,031$, soit 7 % du coefficient. Elle est donc du même ordre de grandeur que celle obtenue lors du calcul du Q₁₀, c'est-à-dire que la relation entre le logarithme de l'oxygène consommé et la température est définie avec la même rigueur, soit que l'on exprime la température en degrés centigrades, soit en inverse de la température absolue. Ceci n'a rien d'étonnant, étant donné le court intervalle de température considéré (de 5 à 15°).

Remarque. — Jusqu'à présent, nous n'avons pas tenu compte des quelques mesures faites à 25°. Il semblerait que les valeurs correspondant à cette température soient sensiblement inférieures à celles calculées par extrapolation de la droite dressée au départ des mesures effectuées à 5, 10 et 15°. Afin de tenir compte de ces observations, nous avons tenté d'ajuster les données suivant une courbe logistique (DAVIDSON, 1944). L'équation ainsi trouvée est :

$$O_2 = \frac{2,078}{1 + e^{3,205 - 0,159 X}},$$

où

O₂ est la consommation individuelle journalière en $\mu\text{l} \times 10^{-3}$;

X est la température en degrés centigrades.

A la figure 16 sont représentées simultanément la courbe logistique et la courbe établie suivant la relation d'Arrhénius. Nous constatons que les deux courbes sont à peu près semblables dans la zone de température comprise entre 0 et 20° qui correspond à la marge de variation rencontrée par les animaux en condition naturelle. Les deux modes de représentation mathématique peuvent donc, en l'occurrence, être considérés comme équivalents.

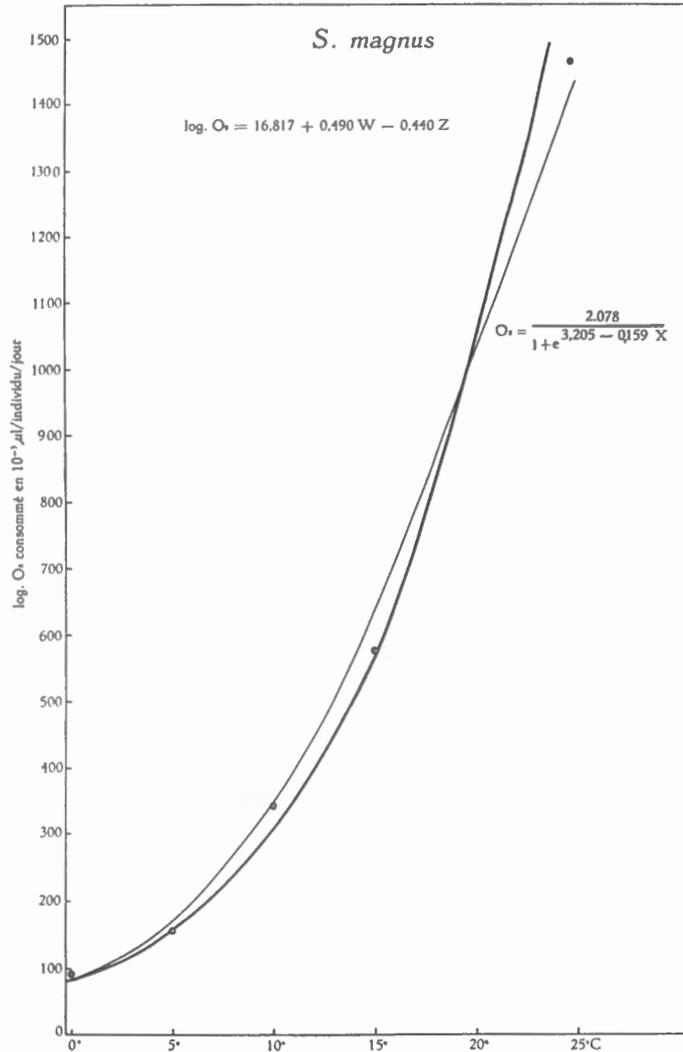


FIG. 16.

Courbe logistique calculée sur les moyennes de consommation d'oxygène de *Steganacarus magnus* à 0, 5, 10, 15 et 25° et courbe exponentielle calculée suivant la relation d'Arrhénius sur l'ensemble des observations à 5, 10 et 15°; X=température en degrés centigrades.

$Z = \frac{1}{T} \cdot 10^4$ où T est la température absolue; W = log du poids en µg considéré ici comme constant et égal au poids moyen des animaux utilisés.

FIG. 16.

Logistic curve calculated from the means of oxygen consumption of *Steganacarus magnus* at 0, 5, 10, 15 and 25 °C and exponential curve, calculated according to the Arrhenius equation, from all the observations at 5, 10 and 15 °C.

Platynothrus peltifer (C. L. Koch).

L'ensemble des observations effectuées sur cette espèce est consigné au tableau 10.

TABLEAU 10.

Consommation d'O₂, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, par individu et par jour, à différentes températures.

TABLE 10.

Oxygen consumption, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, per individual per day, at different temperatures.

Platynothrus peltifer.

25°	15°	10°	5°	0°
—	547	256	152	40
—	387	196	101	12
—	273	204	67	26
—	222	150	49	28
—	183	104	57	26
—	226	106	61	19
—	416	227	125	
—	233	112	81	—
—	385	211	90	—
—	241	160	100	—
—	149	64	—	—
—	105	63	—	—
—	176	—	—	—
—	212	—	—	—
—	170	—	—	—
—	215	—	—	—
—	166	—	—	—
—	221	—	—	—
—	205	—	—	—
—	228	—	—	—
467	—	—	—	—
450	—	—	—	—
302	—	—	—	—
213	—	—	—	—
380	—	—	—	—

Afin d'étudier l'action de la température sur le métabolisme, nous avons appliqué la transformation logarithmique sur les valeurs de consommation d'oxygène et dressé la figure 17.

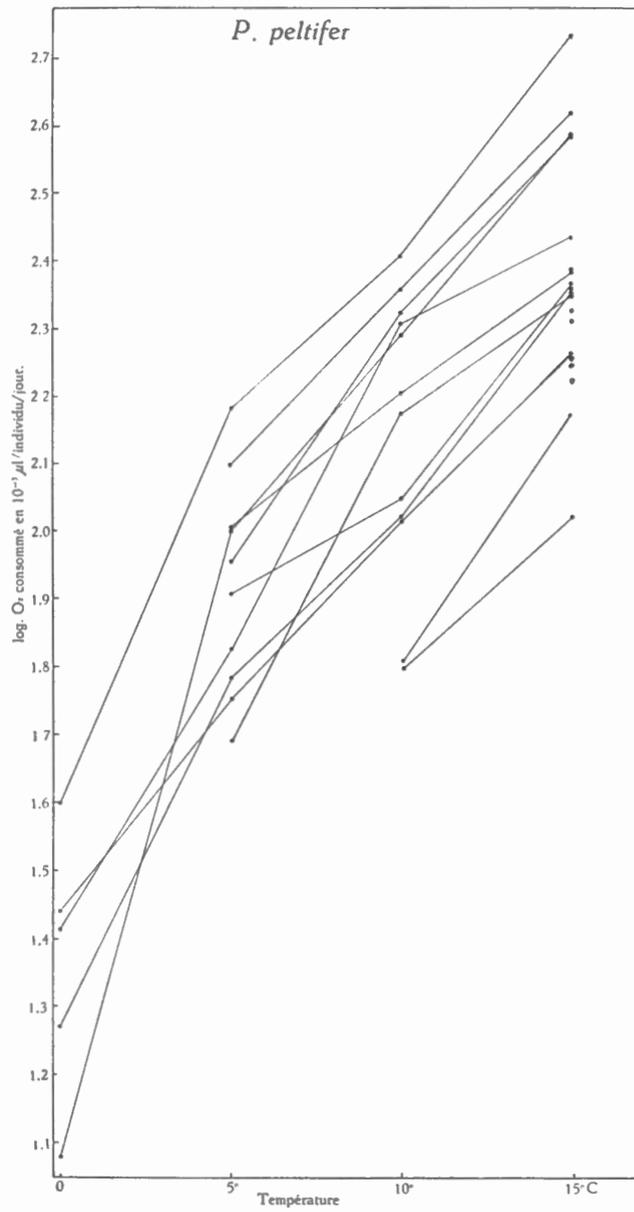


FIG. 17.

Relation entre le log de la quantité d'oxygène consommé et la température. Les points reliés par une droite correspondent aux mesures effectuées sur un même individu.

FIG. 17.

Relation between the log of oxygen consumption and temperature. The points joined by a straight line correspond to measurements made on the same individual.

En ne tenant compte que des six premières valeurs du tableau 10, afin d'avoir un nombre égal de mesures aux quatre températures, il apparaît (test de Bartlett) que les quatre groupes de mesures ont une variance commune. A priori, il n'y a donc aucun motif d'éliminer les mesures effectuées à 0°. Cependant, l'analyse de variance menée sur ces vingt-quatre valeurs (tabl. 11) fait apparaître un écart quadratique significatif mettant en évidence la non-linéarité de la relation log O₂ consommé/température. L'examen de la figure 17 montre que les valeurs des mesures faites à 0° sont particulièrement basses : elles sont donc responsables de la courbure et le calcul du Q₁₀ ne pourra être mené que sur les mesures effectuées à 15, 10 et 5°.

TABLEAU 11.
Analyse de variance menée sur les log des consommations d'oxygène des 6 *Platynothus peltifer*
pour lesquels nous disposons de mesures à 15, 10, 5 et 0°C.

TABLE 11.
Variance analysis of the log of oxygen consumption of the 6 *Platynothus peltifer*
for which data at 15, 10, 5 and 0°C are available.

	Somme des carrés	d. lib	Carré moyen
Total.	4,559	23	
Effet température	3,946	3	1,315 SS
Terme linéaire	3,847	1	3,847 SS
Terme quadratique	0,096	1	0,096 S
Terme cubique	0,003	1	0,003 NS
Effet individu	0,388	5	0,078 SS
Erreur	0,226	15	0,015

A l'examen du tableau 11, nous constatons de plus que l'effet individu est significatif, les besoins en oxygène étant très variables d'un individu à l'autre. Ces besoins peuvent, par exemple, être influencés par le sexe des animaux, leur âge, leur état de nutrition ou de degré de maturité des ovaires, facteurs que nous n'avons pu prendre en considération.

La comparaison de la figure 17 avec les graphiques semblables établis sur les autres espèces montre d'ailleurs que la dispersion des points y est considérablement plus grande. Il est peu probable que cette haute dispersion soit due à d'importantes variations de poids d'un animal à l'autre : la déviation standard des mesures de poids des *Platynothrus peltifer* reprises au tableau 5 sont loin d'être importantes et sont du même ordre de grandeur que celles observées pour les autres espèces.

Remarquons enfin, que si nous éliminons de l'analyse les mesures consignées à la première ligne du tableau 10, l'effet individu cesse d'être significatif. Cette élimination est cependant totalement arbitraire puisqu'elle se rapporte à une expérience qui s'est déroulée tout à fait normalement (fig. 18).

L'analyse des mesures effectuées entre 15 et 5° montre que la relation log O₂ consommé/température en degrés centigrades suit une droite dont l'équation est :

$$Y = 1,654 + 0,055 X,$$

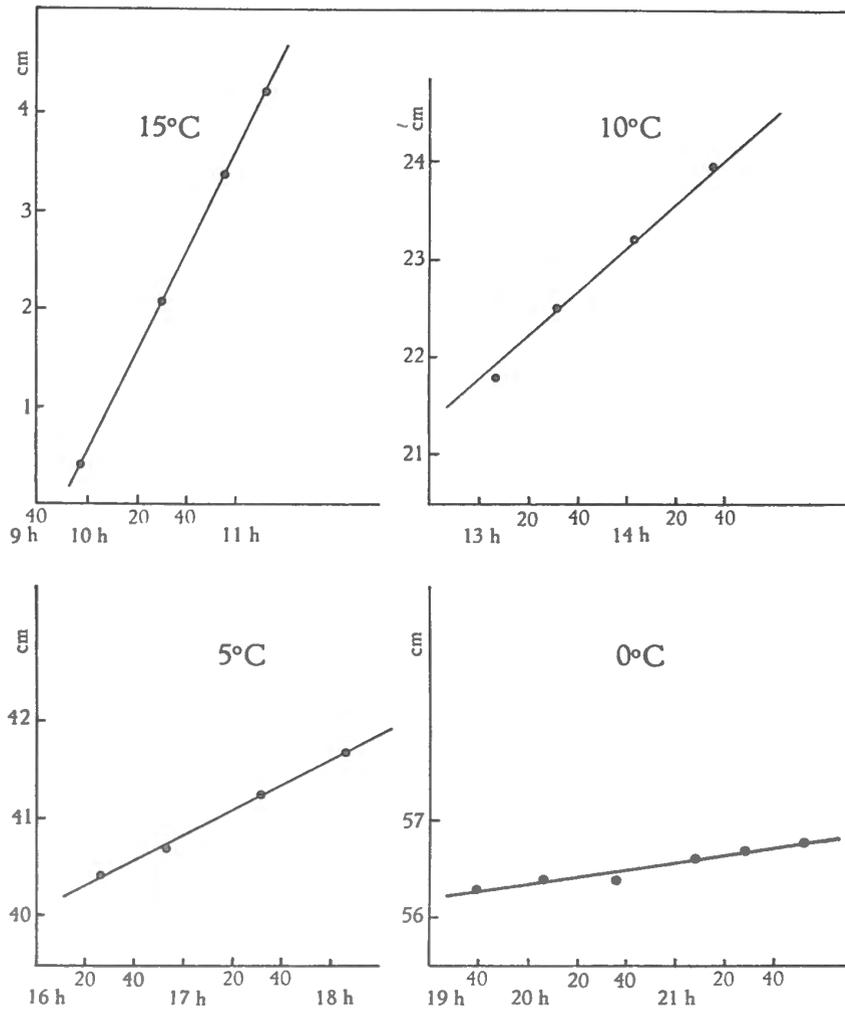


Fig. 18. — Mesures du 28 juillet 1960 effectuées sur deux *Platynothrus peltifer*. En abscisse : l'heure de la mesure; en ordonnée : la pression d'équilibre en cm de liquide de Brodie. Les pentes observées correspondent à une consommation d'oxygène par individu et par jour de 0,547 μl à 15°, 0,256 μl à 10°, 0,152 μl à 5° et 0,040 μl à 0°.

Fig. 18. — Experiment of July, 28th, 1960 : 2 *Platynothrus peltifer*. Abscissa : hour of reading; ordinate : equilibrium pressure in cm of Brodie's fluid. The observed slopes correspond to an oxygen consumption per individual and per day of 0.547 μl at 15 °C, 0.256 μl at 10°, 0.152 μl at 5° and 0.040 μl at 0°.

où

Y est le log O_2 consommé, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$ /individu/jour;
X est la température en degrés centigrades.

Le coefficient de pente de la droite est situé dans une zone de confiance à 95 % égale à $0,055 \pm 0,014$. La valeur du Q_{10} la plus probable est donc égale à 3,53 comprise entre 4,84 et 2,57.

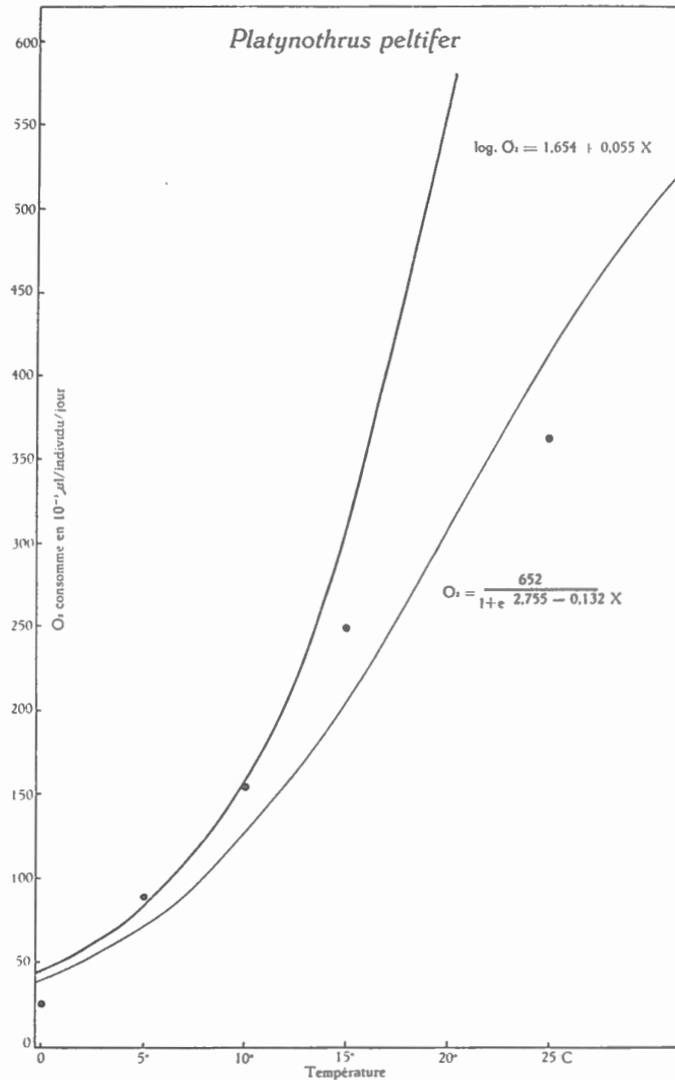


FIG. 19. — Courbe logistique calculée sur les moyennes de consommation d'oxygène de *Platynothrus peltifer* à 0, 5, 10, 15 et 25° et courbe exponentielle calculée sur l'ensemble des observations effectuées à 5, 10 et 15°.

FIG. 19. — Logistic curve calculated from the means of the oxygen consumption of *Platynothrus peltifer* at 0, 5, 10, 15 and 25 °C and exponential curve calculated from the total observations made at 5, 10 and 15 °C.

Remarque. — Si, pour tenir compte de l'ensemble des mesures, nous tentons d'approximer les valeurs moyennes observées de consommation d'oxygène aux différentes températures (fig. 19) par une courbe logistique, nous constatons que celle-ci sous-estime nettement les besoins en oxygène des animaux dans l'intervalle de température compris entre 5 et 15°, c'est-à-dire dans la zone de température que l'animal rencontre dans les conditions naturelles. L'approximation suivant la loi logarithmique semble meilleure.

Hypochothonius rufulus C. L. Koch.

Les données expérimentales relatives à cette espèce sont consignées au tableau 12. La faible taille des individus nous a obligé à mettre 3 ou 4 animaux par ludion.

TABLEAU 12.

Consommation d'O₂, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, par individu et par jour, à différentes températures.

TABLE 12.

Oxygen consumption, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, per individual per day, at different temperatures.

Hypochothonius rufulus.

15°	10°	5°	0°
228	109	41	28
150	69	37	34
149	64	38	20
187	106	34	19
262	121	42	—
180	104	57	—
268	112	37	—
246	120	43	—
217	93	41	—
118	—	—	—
108	—	—	—
115	—	—	—

TABLEAU 13.

Analyse de variance menée sur les log des consommations d'oxygène de 4 groupes de *Hypochothonius rufulus* pour lesquels nous disposons de mesures à 15, 10, 5 et 0 °C.

TABLE 13.

Variance analysis of the log of oxygen consumption of 4 groups of *Hypochothonius rufulus* for which data at 15, 10, 5 and 0 °C are available.

	Somme des carrés	d. lib.	Carré moyen
Total.	1,850	15	
Effet température	1,734	3	0,578 SS
Terme linéaire	1,707	1	1,707 SS
Terme quadratique	0,018	1	0,018 NS
Terme cubique	0,009	1	0,009 NS
Effet individu	0,048	3	0,016 NS
Erreur	0,068	9	0,008

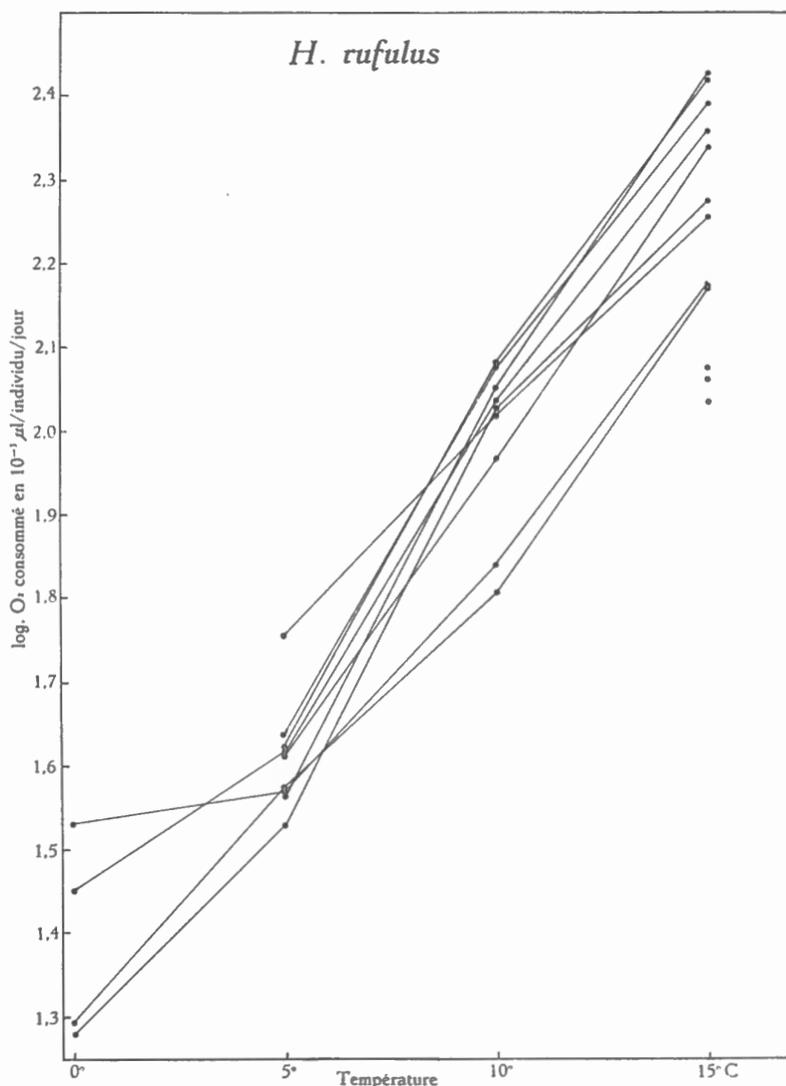


FIG. 20.

Relation entre le log de la quantité d'oxygène consommé et la température. Les points reliés par une droite correspondent aux mesures effectuées sur un même groupe d'individus.

FIG. 20.

Relation between the log of oxygen consumption and temperature. The points joined by a straight line correspond to measurements made on the same group of individuals.

Après transformation logarithmique des données de consommation d'oxygène, les variances des quatre groupes de mesures apparaissent homogènes (test de Bartlett). De plus, l'analyse de variance construite sur les quatre premières lignes des données transformées du tableau 12 ne met en évidence aucun écart à la linéarité (tabl. 13). Il est donc licite de calculer la régression de la température sur le log de l'oxygène consommé en se basant sur toutes les mesures effectuées (fig. 20). L'équation ainsi calculée est

$$Y = 1,351 + 0,060 X.$$

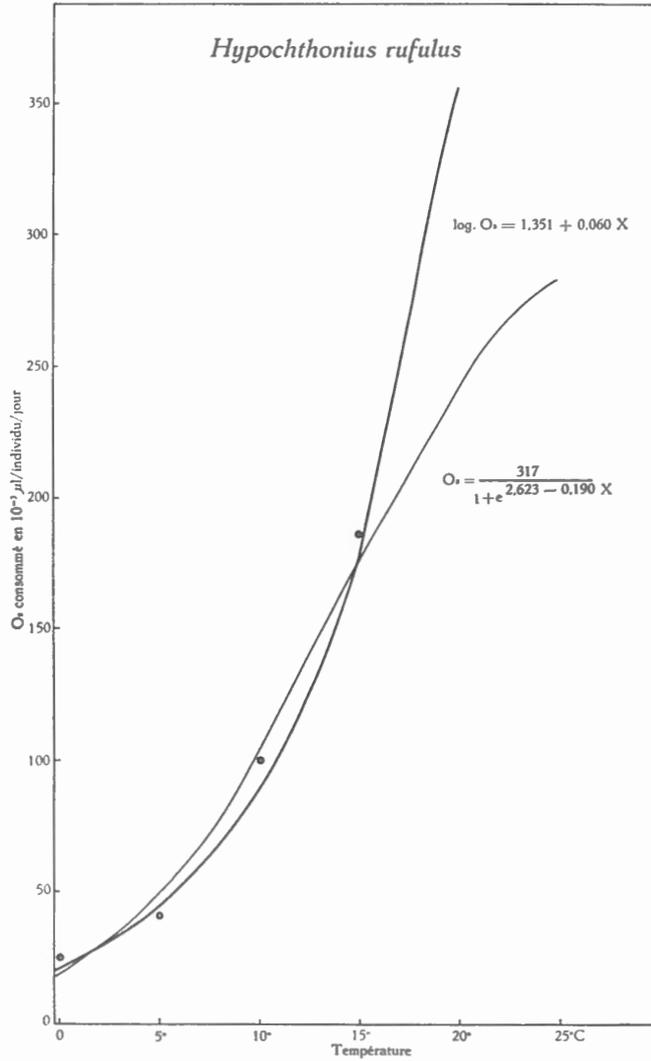


FIG. 21. — Courbe logistique calculée sur les moyennes de consommation d'oxygène de *Hypochthonius rufulus* à 0, 5, 10 et 15° et courbe exponentielle calculée sur l'ensemble des observations.

FIG. 21. — Logistic curve calculated from the average oxygen consumption of *Hypochthonius rufulus* at 0, 5, 10 and 15 °C and exponential curve calculated from the total of the observations.

L'erreur au coefficient de régression est égale à 6,3 % de ce coefficient. La valeur du Q_{10} est de 4, valeur particulièrement élevée.

Remarque. — A la figure 21 nous avons mis en graphique les valeurs moyennes de consommation d'oxygène aux différentes températures, ainsi que la courbe logarithmique précédemment calculée et la courbe logistique ajustée aux données. Nous constatons que les deux représentations approximent les observations d'une manière également satisfaisante.

Oppia subpectinata (OUDEMANS).

Il s'agit ici d'une espèce de très petite taille dont les individus ne pèsent que 3,15 μg en moyenne. Les faibles dimensions des animaux nous ont obligé à placer 5 individus dans chaque ludion. Les résultats des mesures sont consignés au tableau 14 où chaque valeur représente la consommation individuelle moyenne d'oxygène établie sur 5 individus.

TABLEAU 14.
Consommation d'O₂, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, par individu et par jour, à différentes températures.

TABLE 14.
Oxygen consumption, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, per individual per day, at different temperatures.

Oppia subpectinata.

15°	10°	5°
35,38	15,74	9,28
33,73	18,51	8,46
34,23	15,72	9,87
34,64	15,37	8,29
27,51	19,22	9,38
31,68	17,44	10,19
47,11	21,32	9,91
31,03	14,94	10,40
35,82	14,80	7,40
27,45	15,13	—
35,78	—	—

Dans ces conditions, comme on peut s'y attendre, l'analyse de variance (tabl. 15) sur les données transformées ne décèle aucun « effet individu » significatif.

TABLEAU 15.
Analyse de variance menée sur les log des consommations d'oxygène des 9 groupes de *Oppia subpectinata* pour lesquels nous disposons des mesures à 15, 10 et 5 °C.

TABLE 15.
Variance analysis of the log of oxygen consumption of the 9 groups of *Oppia subpectinata* for which data at 15, 10 and 5 °C are available.

	Somme des carrés	d. lib	Carré moyen
Total	1,5463	26	
Effet température	1,4704	2	0,7352 SS
Effet individu	0,0339	8	0,0042 NS
Erreur	0,0421	16	0,0026

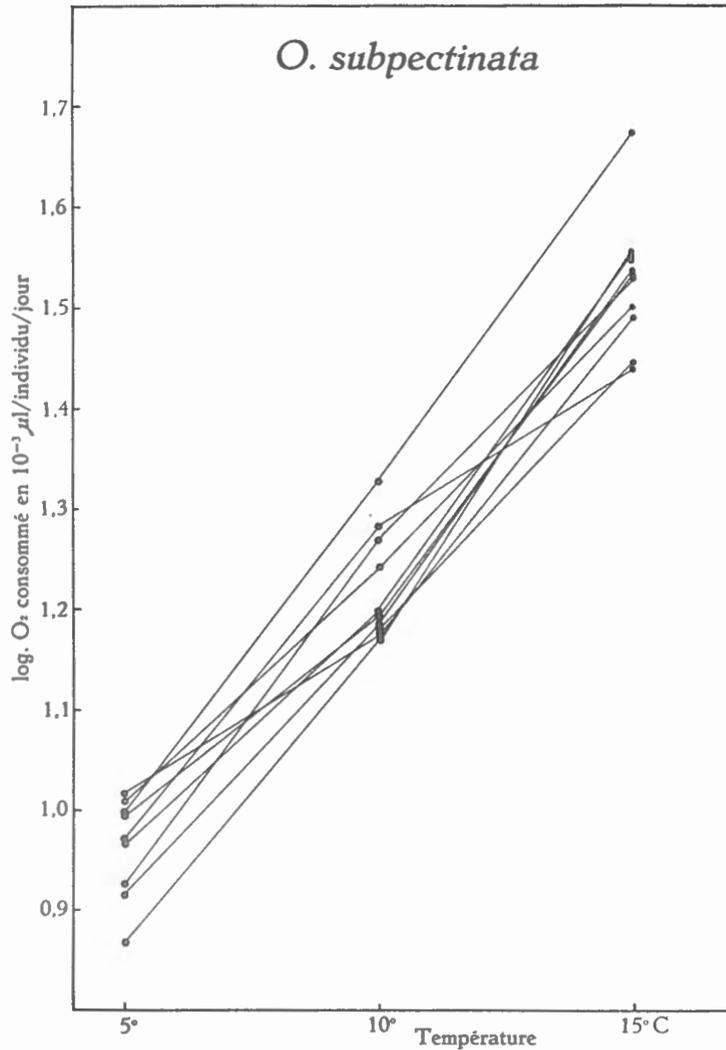


FIG. 22.

Relation entre le log de la quantité d'oxygène consommé et la température. Les points reliés par une droite correspondent aux mesures effectuées sur un même groupe d'individus.

FIG. 22.

Relation between the log of oxygen consumption and temperature. The points joined by a straight line correspond to measurements made on the same group of individuals.

La droite moyenne de l'ensemble des données représentées à la figure 22 a pour équation

$$Y = 0,672 + 0,0566 X.$$

L'erreur au coefficient b est de 4,5 % de ce coefficient. La valeur de Q_{10} est 3,7.

Tectocephus velatus (MICH.).

La petite taille de cette espèce nous a obligé à mesurer la consommation d'oxygène de 5 individus placés dans le même ludion. Les consommations individuelles journalières observées sont reprises au tableau 16.

TABLEAU 16.

Consommation d'O₂, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, par individu et par jour, à différentes températures.

TABLE 16.

Oxygen consumption, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, per individual per day, at different temperatures.*Tectocephus velatus*.

15°	10°	5°
15,02	10,56	2,97
18,80	11,85	9,30
22,83	12,67	4,85
12,56	11,31	4,54
22,00	13,05	4,45
19,76	11,23	3,55
34,78	8,20	5,38
29,70	10,60	5,06
24,58	10,17	7,62
20,97	11,68	7,09
25,62	12,31	5,39

Les résultats de l'analyse de variance des données transformées (fig. 23) sont repris au tableau 17.

TABLEAU 17.

Analyse de variance menée sur les log des consommations d'oxygène reprises au tableau 16.

TABLE 17.

Variance analysis of the log of the oxygen consumption data given in table 16.

	Somme des carrés	d. lib	Carré moyen
Total	2,6360	32	
Effet température	2,2189	2	1,1095 SS
Effet individu	0,1471	10	0,0147 NS
Erreur	0,2700	20	0,0135

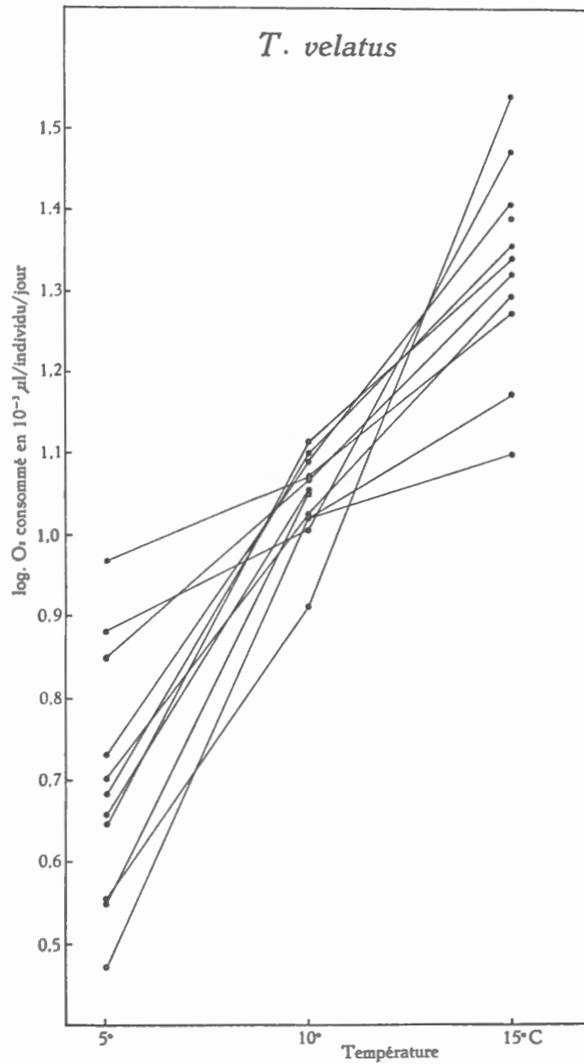


FIG. 23.

Relation entre le log de la quantité d'oxygène consommé et la température. Les points reliés par une droite correspondent aux mesures effectuées sur un même groupe d'individus.

FIG. 23.

Relation between the log of oxygen consumption and temperature. The points joined by a straight line correspond to measurements made on the same group of individuals.

L'équation de la droite de régression de la température sur le logarithme de l'oxygène consommé est

$$Y = 0,3933 + 0,0634 X.$$

L'erreur au coefficient de régression est assez élevée et représente 8 % de ce coefficient. La valeur du Q_{10} est de 4,3.

Parachipteria willmanni VAN DER HAMMEN.

Les observations relatives à cette espèce sont consignées au tableau 18. Les données transformées sont représentées graphiquement à la figure 24. L'analyse de variance menée sur les log des 27 premières valeurs du tableau 18 (tabl. 19) met en évidence un « effet individu » nettement prononcé, bien que les mesures aient porté sur des individus groupés à raison de 2 ou 3 par ludion. Il n'est donc licite de calculer la pente moyenne que sur ces 27 premières valeurs. L'équation de la droite de régression est

$$Y = 1,375 + 0,073 X.$$

TABLEAU 18.

Consommation d'O₂, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, par individu et par jour, à différentes températures.

TABLE 18.

Oxygen consumption, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, per individual per day, at different temperatures.

Parachipteria willmanni.

15°	10°	5°
283	148	91
400	159	58
290	130	46
306	187	75
228	160	52
339	192	64
276	124	46
232	81	36
215	108	30
222	—	—
176	—	—

TABLEAU 19.

Analyse de variance menée sur les log des consommations d'oxygène des 9 groupes de *Parachipteria willmanni* pour lesquels nous disposons de mesures à 15, 10 et 5 °C.

TABLE 19.

Analysis of variance of the log of oxygen consumption of the 9 groups of *Parachipteria willmanni* for which data at 15, 10 and 5 °C are available.

	Somme des carrés	d. lib	Carré moyen
Total	2,7622	26	
Effet température ...	2,4047	2	1,2024 SS
Effet individu	0,2687	8	0,0336 SS
Erreur ...	0,0882	16	0,0056

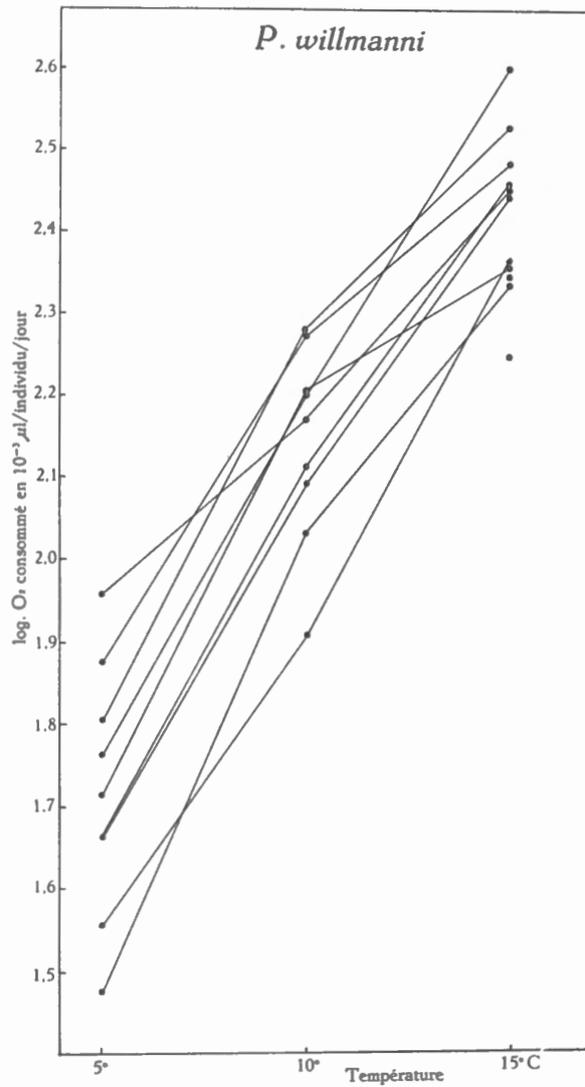


FIG. 24.

Relation entre le log de la quantité d'oxygène consommé et la température. Les points reliés par une droite correspondent aux mesures effectuées sur un même groupe d'individus.

FIG. 24.

Relation between the log of oxygen consumption and temperature. The points joined by a straight line correspond to measurements made on the same group of individuals.

L'erreur au coefficient de pente est assez élevée (8 %) et la valeur du Q_{10} trouvé est 5,4 comprise dans l'intervalle de 95 % entre 7,0 et 4,1. Cette espèce quintuple donc son métabolisme lors d'une élévation de 10° de la température.

Chamobates cuspidatus (MICH.).

Les observations relatives à cette espèce sont consignées au tableau 20. Au départ des données transformées logarithmiquement, on a monté l'analyse de variance du tableau 21 et le graphique figure 25.

La droite de régression a pour équation

$$Y = 0,928 + 0,075 X,$$

$$s_b = 0,0054 = 7,2 \% \text{ de } b.$$

La valeur du Q_{10} est donc de 5,7 comprise à 95 % entre 7,3 et 4,4 et donc aussi élevée que pour *Parachipteria willmanni*.

TABLEAU 20.

Consommation d'O₂, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, par individu et par jour, à différentes températures.

TABLE 20.

Oxygen consumption, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, per individual per day, at different temperatures.

Chamobates cuspidatus.

15°	10°	5°
100	48	17
130	39	19
96	57	23
148	63	18
125	56	20
90	42	17
990	54	19
117	56	24
72	34	—
132	—	—

TABLEAU 21.

Analyse de variance menée sur les log des consommations d'oxygène des 8 groupes de *Chamobates cuspidatus* pour lesquels nous disposons de mesures à 15, 10 et 5 °C.

TABLE 21.

Analysis of variance of the log of oxygen consumption of the 8 groups of *Chamobates cuspidatus* for which data at 15, 10 and 5 °C are available.

	Somme des carrés	d. lib	Carré moyen
Total	2,3809	23	
Effet température ...	2,2787	2	1,1394 SS
Effet individu	0,0479	7	0,0068 NS
Erreur ...	0,0543	14	0,0039

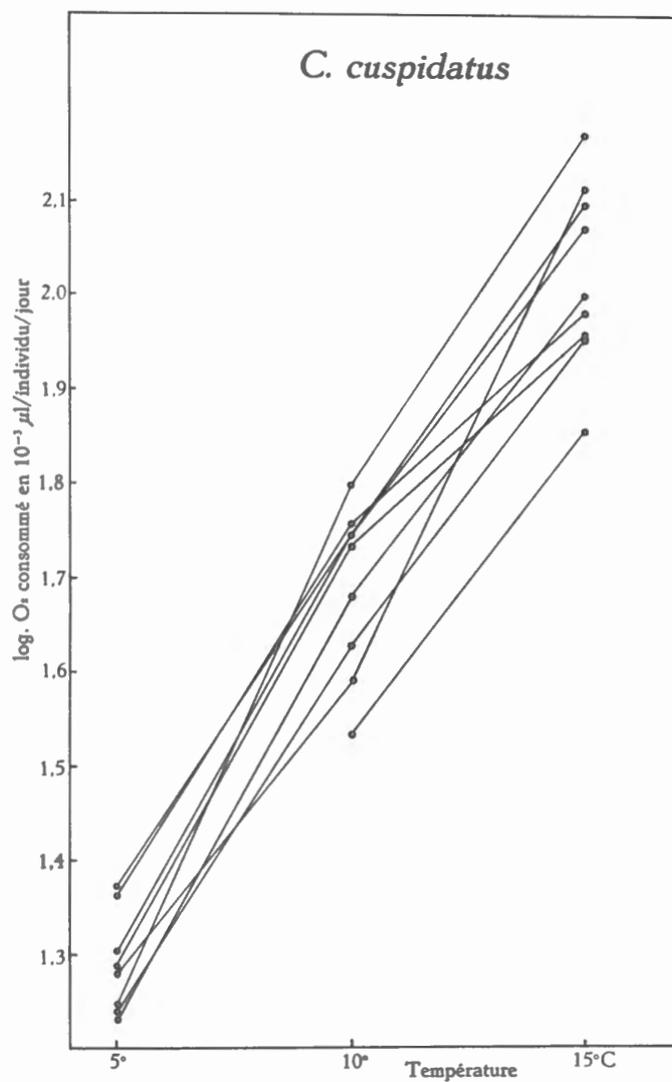


FIG. 25.

Relation entre le log de la quantité d'oxygène consommé et la température. Les points reliés par une droite correspondent aux mesures effectuées sur un même groupe d'individus.

FIG. 25.

Relation between the log of oxygen consumption and temperature. The points joined by a straight line correspond to measurements made on the same group of individuals.

Oribatella quadricornuta (MICII.).

Ainsi qu'il apparaît au tableau 22, le nombre de mesures effectuées sur cette espèce est assez réduit. Cela est essentiellement dû à une difficulté spéciale que nous n'avons rencontrée qu'avec cette espèce : ces animaux, très mobiles, sont capables de monter sur des parois de verre et ont une tendance fâcheuse à aller se noyer dans la gouttelette de KOH située dans le col du ludion.

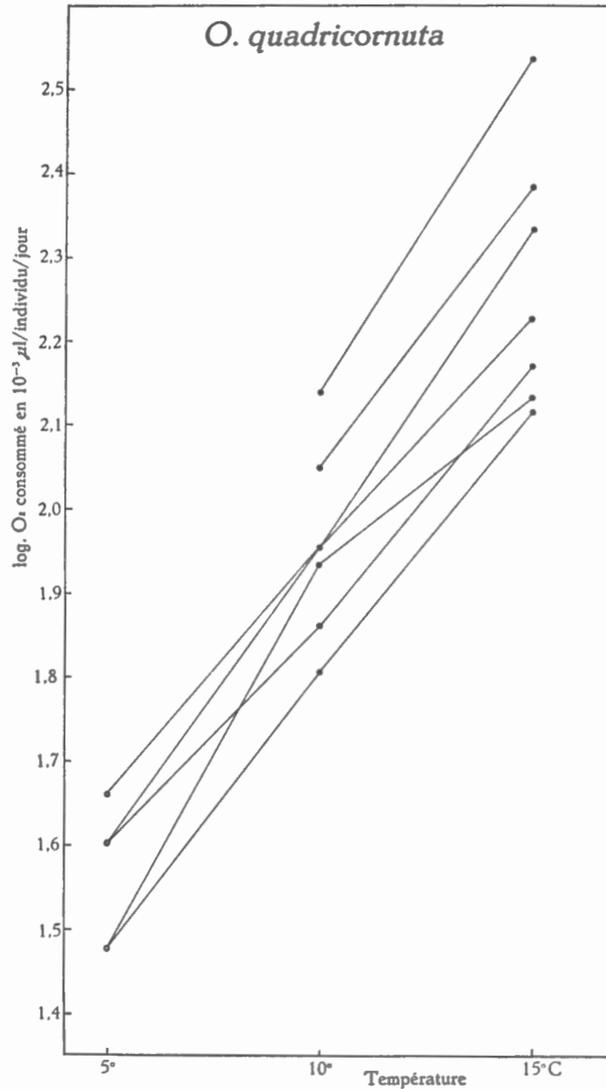


FIG. 26.

Relation entre le log de la quantité d'oxygène consommé et la température. Les points reliés par une droite correspondent aux mesures effectuées sur un même groupe d'individus.

FIG. 26.

Relation between the log of oxygen consumption and temperature. The points joined by a straight line correspond to measurements made on the same group of individuals.

TABLEAU 22.

Consommation d'O₂, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, par individu et par jour, à différentes températures.

TABLE 22.

Oxygen consumption, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, per individual per day, at different temperatures.*Oribatella quadricornuta*.

15°	10°	5°
215	90	46
148	73	40
131	64	30
136	86	30
169	90	40
242	112	—
342	138	—

La figure 26 résume les résultats des mesures effectuées aux différentes températures. La droite approximant l'ensemble des points a pour équation

$$Y = 1,296 + 0,064 X.$$

$s_b = 0,0044 = 7 \%$ du coefficient de pente qui correspond à un Q_{10} de 4,4.

Nanhermannia elegantula BERLESE.

La droite moyenne calculée au départ des données du tableau 23 est reprise à la figure 27 et a pour équation

$$Y = 1,070 + 0,055 X.$$

La valeur du Q_{10} correspondante est 3,6.

TABLEAU 23.

Consommation d'O₂, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, par individu et par jour, à différentes températures.

TABLE 23.

Oxygen consumption, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, per individual per day, at different temperatures.*Nanhermannia elegantula*.

15°	10°	5°
124	97	29
65	43	22
60	31	11
65	33	19
70	50	25
57	36	19
133	80	—
—	37	16

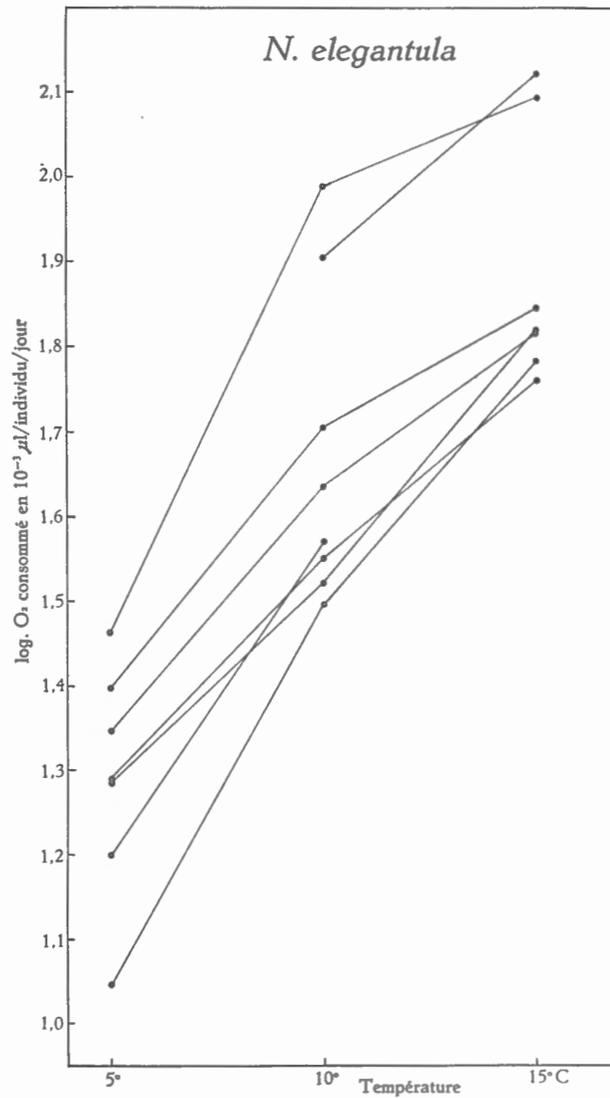


FIG. 27.

Relation entre le log de la quantité d'oxygène consommé et la température. Les points reliés par une droite correspondent aux mesures effectuées sur un même groupe d'individus.

FIG. 27.

Relation between the log of oxygen consumption and temperature. The points joined by a straight line correspond to measurements made on the same group of individuals.

Euzetes globulus (NIC.).

A la figure 28 sont reprises les données consignées au tableau 24. L'équation de la droite calculée au départ des mesures effectuées à 15, 10 et 5° est

$$Y = 2,093 + 0,056 X,$$

correspondant à un $Q_{10} = 3,7$.

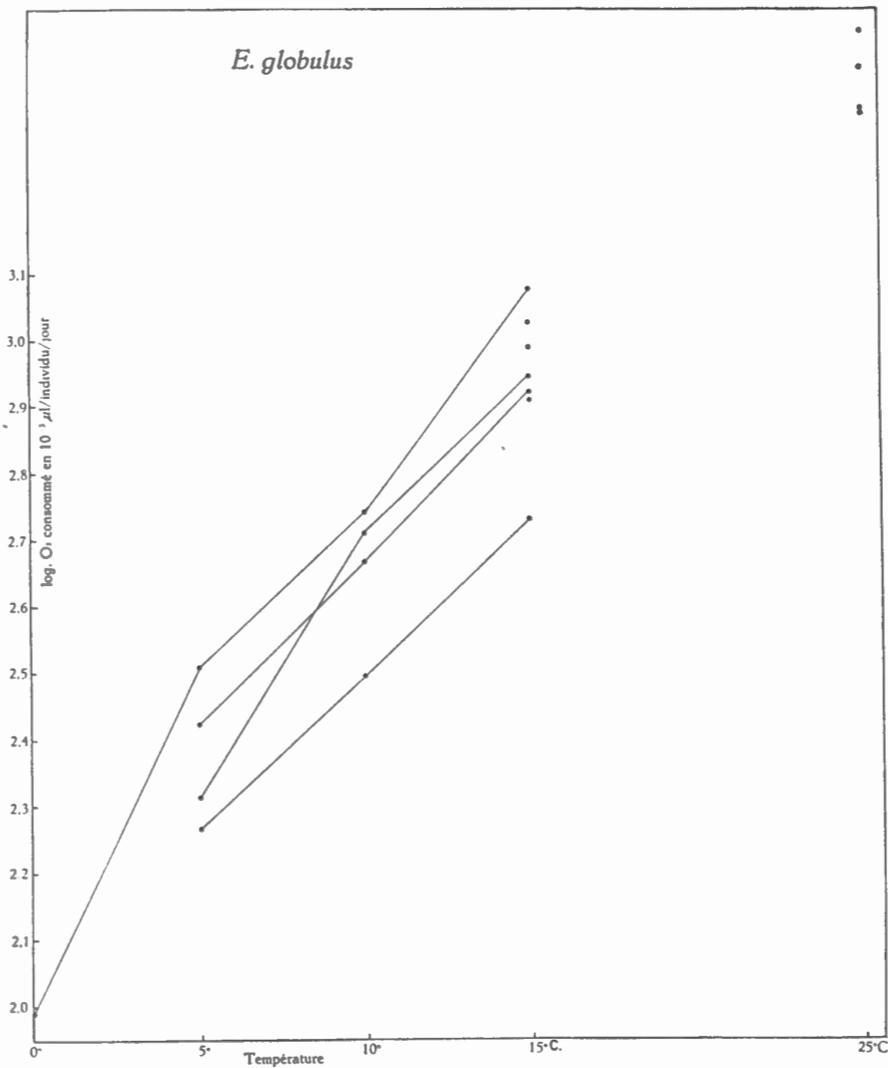


FIG. 28.

Relation entre le log de la quantité d'oxygène consommé et la température. Les points reliés par une droite correspondent aux mesures effectuées sur un même individu.

FIG. 28.

Relation between the log of oxygen consumption and temperature. The points joined by a straight line correspond to measurements made on the same individual.

TABLEAU 24.

Consommation d'O₂, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, par individu et par jour, à différentes températures.

TABLE 24.

Oxygen consumption, $\mu\text{l} \times 10^{-3}$, per individual per day, at different temperatures.*Euzetes globulus*.

25°	15°	10°	5°	0°
—	1.192	549	323	98
—	829	463	265	—
—	876	512	206	—
—	536	312	184	—
—	806	—	—	—
—	974	—	—	—
—	1.061	—	—	—
2.222	—	—	—	—
2.210	—	—	—	—
2.928	—	—	—	—
2.592	—	—	—	—

TABLEAU 25.

Ensemble des résultats observés sur quelques espèces peu fréquentes.

TABLE 25.

Data of oxygen consumption for some less frequent species.

	Consommation d'O ₂ , $\mu\text{l} \times 10^{-3}$ /ind./jour			b
	15°	10°	5°	
<i>Nothrus silvestris</i> NIC.	334	150	71	0,059
	152	102	47	
<i>Pseudotritia ardua</i> (KOCH)	152	60	30	0,068
	191	129	44	
	182	90	36	
<i>Liacarus coracinus</i> (KOCH)	662	279	180	0,057
	688	289	183	
<i>Carabodes marginatus</i> (MICH.)	94	53	30	0,042
	84	39	38	
<i>Carabodes coriaceus</i> KOCH	193	99	50	0,054
	207	144	55	
	142	87	48	
<i>Oppia nova</i> (OUDMS.)	15,31	5,12	4,05	0,058

De plus, nous constatons à l'examen de la figure 28 que les quelques observations faites à 0 et 25° se situent approximativement dans le prolongement de la droite calculée en ne tenant compte que des lectures faites à 5, 10 et 15°. Nous sommes donc en présence d'une espèce dont l'ajustement du métabolisme se poursuit selon un même processus dans un assez large intervalle de température.

Mesures effectuées sur quelques espèces de moindre importance.

Pour une série d'espèces assez peu fréquentes, nous nous sommes borné à ne faire que quelques observations afin de vérifier si le comportement de ces animaux ne s'écarte pas sensiblement des comportements observés jusqu'à présent.

Les observations sont consignées au tableau 25 où est également notée la valeur du coefficient b calculé sur les données transformées.

Tous ces coefficients sont du même ordre de grandeur que ceux précédemment observés. Leur valeur moyenne = 0,057, correspondant à un Q_{10} de 3,7.

B. — ANALYSE GÉNÉRALE.

a) Effet de la température.

Des analyses particulières précédemment menées, il ressort que l'effet de la température sur le métabolisme des Oribatides est extrêmement prononcé. Dans l'intervalle de température compris entre 5 et 15°, il apparaît (tabl. 26) que le coefficient b est assez constant pour les Oribatides étudiés et il semble licite de prendre une valeur de b commune pour toutes les espèces. Cette valeur, calculée sur l'ensemble des données est égale à 0,062. La valeur du Q_{10} mesurée entre 5 et 15° semble donc être de l'ordre de 4.

b) Effet du poids des animaux.

Le poids des animaux a une influence très nette sur la consommation d'oxygène. L'examen du tableau 26 fait apparaître que les coefficients a des différentes espèces sont liés à la dimension des individus.

Nous avons vu que, pour *Steganacarus magnus*, la relation entre la consommation d'oxygène et le poids suit une fonction exponentielle dont la constante estimée est 0,722 (O_2 consommé = $k P^{0,722}$) pour les observations effectuées à 15° et 0,459 pour celles menées à 10°.

Si nous tenons compte des observations faites sur les 16 espèces aux différentes températures, l'exposant de poids pour l'ensemble des mesures est 0,70.

La figure 29 illustre cette relation entre le log du poids et le log de l'oxygène consommé à 15°, calculée au départ des 16 droites de régression dont les coefficients sont consignés au tableau 26.

c) Relation générale unissant l'oxygène consommé à la température et au poids de l'animal.

Si, par analogie avec la loi d'Arrhénius, on calcule la relation supposée linéaire entre le log de l'oxygène consommé et l'inverse de la température absolue, si l'on présume, d'autre part, l'existence d'une relation linéaire entre le log de l'oxygène consommé et le log du poids des animaux, il est possible de définir l'équation multiple unissant ces facteurs. Pour ce calcul, nous avons tenu compte des variations de poids observés chez *Steganacarus magnus*; par contre, les poids des individus des autres espèces sont supposés constants et

TABLEAU 26.

Valeurs des coefficients a et b de l'équation $Y = a + bX$ où

$Y = \log_{10}$ de la consommation d' O_2 , $\mu l \times 10^{-3}/ind./jour$.

$X =$ température en degrés centigrades.

$n =$ nombre d'expériences.

TABLE 26.

Values of coefficients a and b in the equation $Y = a + bX$ where

$Y = \log_{10}$ of O_2 consumption, $\mu l \times 10^{-3}/ind./day$.

$X =$ temperature in $^{\circ}C$.

$n =$ number of experiments.

Espèce	a	b	n
<i>Steganacarus magnus</i> (NIC.)	1,92	0,055	19
<i>Platynothrus peltifer</i> (KOCH)	1,65	0,055	10
<i>Hypochthonius rufulus</i> KOCH	1,27	0,070	9
<i>Oppia subpectinata</i> (OUDMS.)... ..	0,67	0,057	10
<i>Tectocephus velatus</i> (MICH.)	0,39	0,063	11
<i>Parachipteria willmanni</i> V. D. HAM.	1,38	0,073	9
<i>Chamobates cuspidatus</i> (MICH.)	0,93	0,075	8
<i>Oribatella quadricornuta</i> (MICH.)	1,30	0,064	5
<i>Nanhermannia elegantula</i> BERL.	1,07	0,055	7
<i>Euzetes globulus</i> (NIC.)	2,09	0,056	7
<i>Nothrus silvestris</i> NIC.	1,48	0,059	2
<i>Pseudotritia ardua</i> (KOCH)	1,23	0,068	3
<i>Liacarus coracinus</i> (KOCH)	1,94	0,057	2
<i>Carabodes marginatus</i> (MICH.)	1,33	0,042	2
<i>Carabodes coriaceus</i> KOCH	1,46	0,054	3
<i>Oppia nova</i> (OUDMS.)	0,32	0,058	1

égaux aux poids moyens des espèces considérées. De plus, la relation n'a été calculée que sur les mesures effectuées aux températures de 15, 10 et 5° et n'est donc en toute rigueur valable que dans cet intervalle.

L'équation générale ainsi calculée est

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

où

$Y = \log_{10}$ O_2 consommé, $\mu l \times 10^{-3}$ par individu, par jour;

$W = \log_{10}$ du poids en μg ;

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

L'erreur au coefficient du poids est $s_{b_W} = 0,017 = 2,4 \%$ de b_W — erreur cependant nettement sous-estimée, puisque le poids des individus d'une même espèce (sauf pour *Steganacarus magnus*) a été considéré comme constant.

Le coefficient de température est 0,487 correspondant à une énergie d'activation $E_a = 22.400$ cal. L'erreur au coefficient de température est $s_{b_T} = 4,5 \%$.

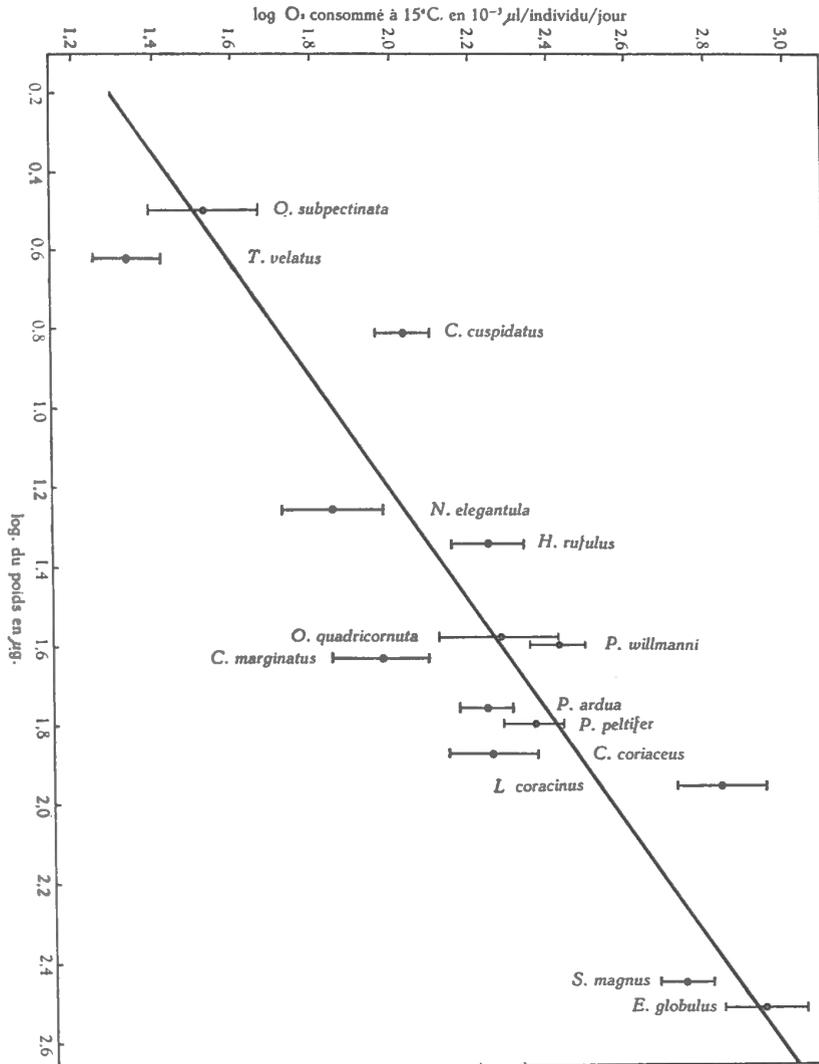


FIG. 29.

Relation entre le log du poids moyen des individus et le log de la consommation d'oxygène à 15° calculé au départ des droites de régression établies pour chacune des espèces. De plus, on a représenté graphiquement l'intervalle de confiance (au seuil 0,95) de l'estimation de l'oxygène consommé à 15°.

FIG. 29.

Relation between the log of average weight of the individuals and the log of O₂ consumption at 15 °C estimated by means of the regression lines calculated for each of the species. The confidence interval (at 95 % level) of this estimation is represented on the graph.

3. — DISCUSSION.

A. — LES MESURES.

Les estimations individuelles de consommation d'oxygène sont entachées d'une erreur difficilement quantifiable.

L'erreur propre à la méthode du ludion est certainement faible (HOLTER, 1943). La constante du ludion peut être estimée avec grande précision. Nous n'avons apporté qu'une seule modification à la technique classique de remplissage : au lieu d'utiliser des

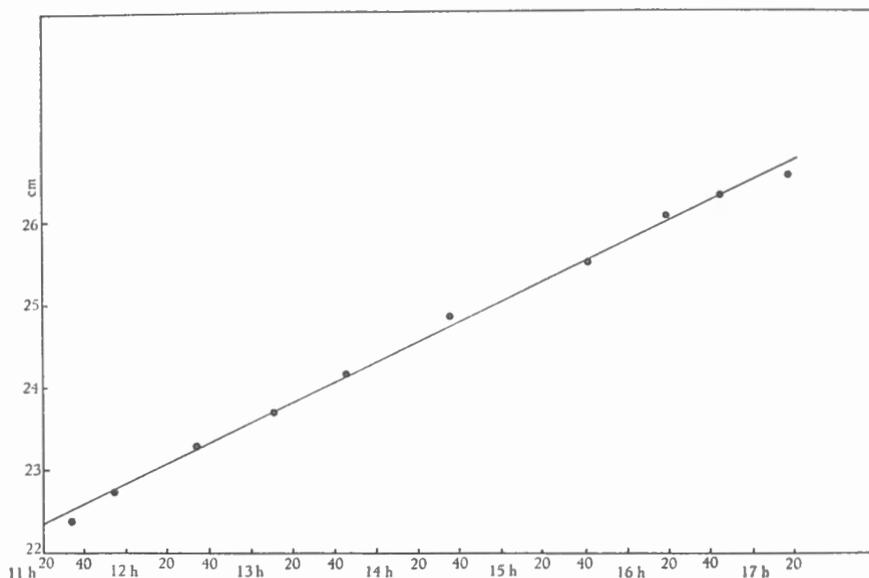


FIG. 30.

Expérience du 12 mai 1960 : Ludion de 23 μ l contenant 2 *Parachipteria willmanni* maintenu à 15° durant 6 heures. La consommation d'oxygène reste constante et correspond à 0,176 μ l O₂ par individu par jour.

FIG. 30.

Experiment of May, 12th, 1960 : 2 *Parachipteria willmanni* in a diver of 23 μ l at 15 °C during 6 hours. The oxygen consumption remains constant and corresponds to 0.176 μ l O₂ per individual per day.

micropipettes calibrées pour introduire l'huile de paraffine et le KOH dans le col du ludion, nous avons préféré conserver au col un diamètre constant sur toute sa longueur et estimer micrométriquement au binoculaire le volume de liquide introduit. Cette méthode, assez grossière, ne peut cependant fausser sensiblement l'estimation de la constante du ludion : celle-ci ne sera modifiée que de 1 % de sa valeur si l'estimation du volume d'huile est biaisée de 33 % ou celle du volume de KOH de 50 %.

D'autre part, pour la plupart des expériences, la consommation d'oxygène s'est maintenue constante en fonction du temps. Les rares fois où un écart à la linéarité a pu être observé, on s'est abstenu de tenir compte des mesures.

Les conditions expérimentales ne semblent pas trop défavorables aux animaux : lorsque les mesures sont effectuées à la même température durant plusieurs heures, la consommation d'oxygène se maintient à une valeur constante, comme l'illustre la figure 30. Une diminution de la consommation d'oxygène en fonction du temps ne se constate qu'après plus de douze heures d'expériences.

Notons enfin que dans le faible espace d'un ludion, les animaux sont susceptibles de se déplacer, mais ne développent cependant qu'une faible activité. Nous avons observé à plusieurs reprises sur *Euzetes globulus* et *Platynothrus peltifer* que, lorsque l'animal est accidentellement placé sur le dos au fond du ludion et ne parvient pas à se remettre en position normale, il agite les pattes sans arrêt : dans ces conditions, ses besoins respiratoires sont plus que doublés.

Nous avons cependant évité de prendre ces mesures en considération afin de rapporter toutes nos observations à de mêmes conditions.

Remarquons aussi que NIELSEN (1949) a effectué des mesures de métabolisme de Nématodes maintenus sous narcose. Mais les résultats de telles expériences sont difficiles à interpréter, les narcotiques pouvant exercer des effets secondaires modifiant le métabolisme des animaux.

De plus, de telles mesures n'apportent que peu de renseignements à l'écologiste pour lequel la notion de métabolisme basal est sans signification.

B. — INFLUENCE DE LA PRESSION PARTIELLE EN OXYGÈNE.

ZEUTHEN (1947) a montré qu'il est possible de calculer la tension d'oxygène dans le ludion lorsque l'on connaît les variations de la pression d'équilibre : à une variation de pression d'équilibre du ludion de 10 cm de Brodie correspond une modification de tension d'oxygène d'environ 1 % d'une atmosphère.

Le manomètre utilisé a une longueur de 1,5 m. Nous avons cependant évité d'exercer sur le ludion une variation de pression dépassant 100 cm, correspondant donc à une variation de tension d'oxygène de 10 %. Dans ces conditions, nous n'avons pu déceler aucun effet des variations de tension d'oxygène et il est probable que dans ces limites, les Oribatides sont insensibles à ces modifications. Étudiant le métabolisme des Nématodes, NIELSEN (1949) est arrivé à des conclusions identiques. BAIR (1955) a d'ailleurs montré que la consommation d'oxygène des quelques Nématodes étudiés par lui reste constante tant que la tension de ce gaz est supérieure à une centaine de millimètres de mercure.

De plus, de nombreux travaux concernant l'influence de la tension d'oxygène sur le métabolisme ont montré que, chez les Insectes (cfr les travaux cités par ROEDER, 1953) ou les Crustacés (cfr les travaux cités par WATERMAN, 1960), la consommation d'oxygène est indépendante de la tension de ce gaz, même lorsque celle-ci varie dans de larges limites.

C. — INFLUENCE DU POIDS DES ANIMAUX.

Ici, comme dans la majorité des travaux cités par ZEUTHEN (1953, 1955) nous avons approximé la relation entre le poids et le métabolisme par la fonction

$$O_2 \text{ consommé} = a P^b.$$

La « loi des surfaces », formulée déjà en 1837 par SARRUS et RAMEAU, exige que le coefficient b soit égal à 0,67; selon la loi de RUBNER (1883), le métabolisme est proportionnel

à la racine cubique du carré du poids : les pertes en calories d'un animal seraient donc proportionnelles à sa surface. Si cette assertion peut se justifier pour les homéothermes, on ne lui trouve à priori aucune justification pour les poïkilothermes.

Pour prédire la consommation d'oxygène, on peut se baser sur la surface des animaux ou sur leur poids. De nombreux travaux ont été menés pour déterminer quelle base de référence fournit le maximum de précision à la prédiction des besoins métaboliques.

ELLENBY et al. (1951, 1953, 1956), par exemple, montrent que pour les prépupes de *Drosophiles*, la consommation d'oxygène est plus nettement corrélée à la surface qu'au poids des animaux. Cependant, l'inverse se produit pour des Ligies (*Isopodes*). Suivant ces auteurs, cela serait dû au fait que toutes les *Drosophiles* comparées sont au même stade de développement, tandis que l'âge des *Isopodes* étudiés est une variable non contrôlée.

WIESER et KANWISHER (1960), étudiant le métabolisme d'un Nématode marin, ont d'ailleurs montré que le coefficient b varie dans de larges proportions selon le stade de développement de l'animal et que pour cette espèce, la surface du corps est loin d'être une meilleure base de référence.

En général, étant donné les difficultés de détermination de surface, seul le poids est pris en considération.

Expérimentalement, on a constaté que le coefficient b est susceptible de varier de 1,0 jusqu'à des valeurs négatives (ZEUTHEN, 1947, 1955). Pour les insectes hémimétaboles, il se situe entre 0,67 et 0,75 (ROEDER, 1953). En ce qui concerne les *Isopodes*, MÜLLER (1943) a trouvé 0,67 pour *Armadillidum pallasii* et pour *Asellus aquaticus*; WILL (1952), 0,65 pour *Asellus aquaticus*, 0,72 pour *Oniscus asellus* et 0,83 pour *Porcellio scaber*; EDWARDS et LEARNER (1960), 0,68 à 0,72 pour *Oniscus asellus*.

La valeur générale de 0,70 que nous avons trouvée pour les Oribatides est donc du même ordre de grandeur que les valeurs observées sur des Insectes ou des Crustacés. Remarquons que les valeurs précédemment citées sont des valeurs propres aux différentes espèces et n'ont jamais été calculées, comme dans notre cas, sur un groupe d'espèces. Nous avons cependant observé pour *Steganacarus magnus*, à 15°, un coefficient de 0,72, valeur assez proche de la valeur générale. De plus, l'examen de la figure 29 montre qu'en première approximation, les Oribatides semblent former à ce point de vue, un groupe assez homogène. Nous rejoignons ainsi les conclusions de WOLVEKAMP et WATERMAN (1960) : « These metabolismsize correlations are not only generally valid intraspecifically but also roughly so interspecifically if the species compared are not too diverse in their systematic positions ». Ceci fut également observé par WEYMOUTH et al. (1944), lors de la comparaison des coefficients b calculés soit sur une espèce (*Pugettia producta*), soit sur un ensemble de 23 espèces de Crustacés marins.

Pour les données de BORNEBUSCH (1930) concernant les petits arthropodes du sol, étudiés à 13°, la valeur du coefficient b est 0,74, valeur remarquablement proche de celle que nous avons observée sur les Oribatides.

Par contre, ENGELMANN (1961) trouve un coefficient de 0,84 pour un ensemble d'Arthropodes comprenant des Oribatides, des Mésostigmates, des Staphylinides, des Carabides et des *Isopodes*. Remarquons cependant que cet auteur a effectué des mesures de consommation d'oxygène sur des Arthropodes du sol à 25°. Cette température est certainement excessive pour les Oribatides, alors qu'elle est mieux supportée par des Staphylinides ou des Carabides. Il est normal, dans ces conditions, que le coefficient b soit surestimé.

TABLEAU 27.
Taux de consommation d'O₂ de quelques Nématodes (NIELSEN, 1949).

TABLE 27.
Rate of oxygen consumption of some Nematodes (NIELSEN, 1949).

N°	Poids moyen µg		Consommation d'O ₂ µl/kg/h
1	0,2	<i>Monhystera vulgaris</i>	1.440
2	0,3	<i>Prismatolaimus dolichurus</i>	1.400
3	0,5	<i>Plectus parvus</i>	1.360
4	1,0	<i>Plectus rhizophilus</i>	1.270
5	1,0	<i>Plectus granulosus</i>	1.130
6	0,5	<i>Tylenchus filiformis</i>	1.110
7	0,4	<i>Aphelenchoides parietinus</i>	1.060
8	5,0	<i>Mononchus macrostoma</i>	1.010
9	0,2	<i>Achromadora dubia</i>	1.000
10	0,6	<i>Rhaviditis monhystera</i>	970
11	3,0	<i>Tripyla setifera</i>	950
12	0,6	<i>Acrobeles ciliatus</i>	920
13	5,0	<i>Mononchus papillatus</i>	850
14	5,0	<i>Mononchus brachyurus</i>	850
15	2,0	<i>Dorylaimus carteri</i>	840
16	0,6	<i>Cephalobus persegnis</i>	810
17	0,8	<i>Cephalobus elongatus</i>	800
18	0,4	<i>Cephalobus nanus</i>	780
19	1,0	<i>Tylencholaimus mirabilis</i>	750
20	56,0	<i>Dorylaimus regius</i>	700
21	13,0	<i>Dorylaimus tritici</i>	675
22	10,0	<i>Dorylaimus obtusicaudatus</i>	670
23	0,7	<i>Rotylenchus robustus</i>	660
24	400,0	<i>Pontonema vulgare</i>	170

Nous avons repris les observations de NIELSEN (1949) concernant la consommation d'oxygène de nombreuses espèces de Nématodes édaphiques (éliminant donc *Pontonema vulgare*, espèce marine). Afin de rendre ces observations comparables aux nôtres, nous avons « recalculé » la consommation d'oxygène par individu et par jour d'après les données de la table 20 du travail de NIELSEN et reprises ici au tableau 27.

Ces résultats, mis en relation avec le poids des animaux en échelle double logarithmique (fig. 31), s'ordonnent suivant une droite dont le coefficient de pente $b = 0,896$. Cette valeur

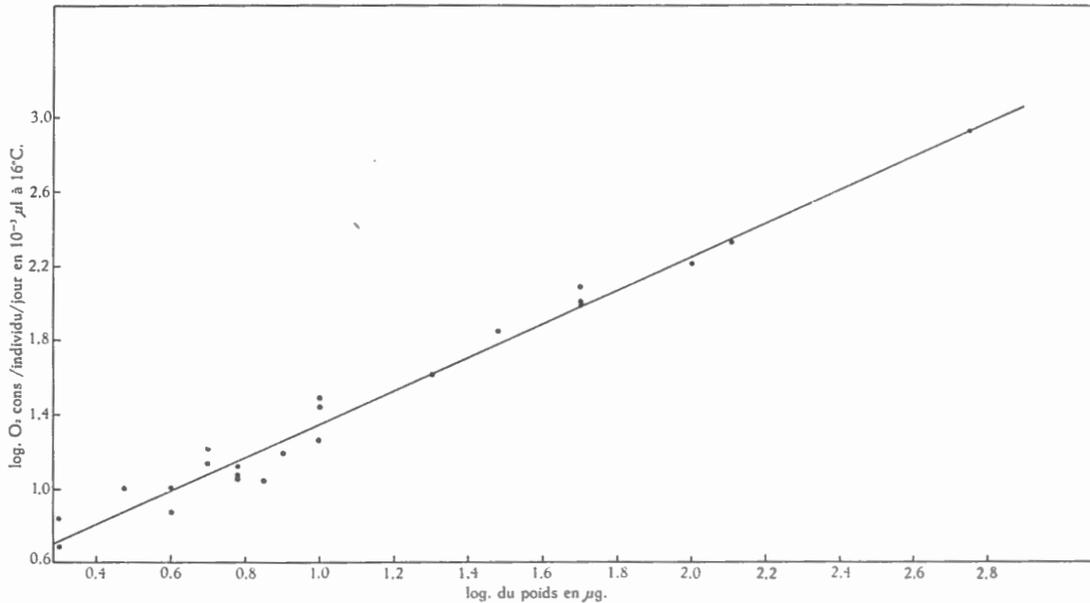


FIG. 31.

Relation entre la consommation d'oxygène et le poids de quelques Nématodes, d'après la table 20 de NIELSEN (1949).

FIG. 31.

Relation between oxygen consumption and weight for some Nematodes, after table 20 from NIELSEN (1949).

est sensiblement plus élevée que celle que nous avons trouvée pour les Oribatides. Notons que l'auteur, à l'examen de ses résultats avait conclu : « For ecological purpose, it is justifiable to establish the following groups with regard to oxygen consumption :

- » *Monhystera*, *Prismatolaimus* using 1.500 ± 200 cc O₂/kg/h at 16°;
- » *Plectus* 1.200 ± 200 ;
- » Other studied species 800 ± 200 ».

L'examen de la figure 31 montre nettement que cette division en trois groupes est arbitraire et que toute généralisation interspécifique doit être faite en tenant compte, avec rigueur, du poids des animaux.

D. — INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE.

La valeur du Q_{10} trouvée sur l'ensemble de nos résultats est de l'ordre de 4. Si, suivant la loi d'Arrhenius, l'action de la température sur le métabolisme est exprimée en termes d'énergie d'activation, nous trouvons une valeur générale de 22.400 cal. Nous sommes donc en présence d'animaux qui, dans les conditions expérimentales auxquelles ils ont été soumis, manifestent une variation extrêmement prononcée de leur métabolisme à toute modification de température. Les valeurs de Q_{10} reprises dans la littérature sont généralement comprises entre 2 et 3, tant pour les Crustacés (WOLVEKAMP et WATERMAN, 1960) que pour les Insectes (ROEDER, 1953). Pour l'extrapolation de ces observations en laboratoire à la consommation

d'oxygène en nature, BORNEBUSCH (1930) pose que le métabolisme de la pédofaune est lié à la température suivant la courbe standard de Krogh, correspondant à un Q_{10} égal à environ 1,7. NIELSEN (1949) accepte également la courbe de Krogh après avoir vérifié qu'une des espèces de Nématodes étudiés présente un Q_{10} de 1,7 dans la zone de température comprise entre 15 et 25°. Dans un travail ultérieur, le même auteur (1961) observe un bon accord entre la courbe de Krogh et la relation métabolisme-température observée entre 5 et 16° sur un Enchytraeide. De même, O'CONNOR (1962) observe sur quelques espèces d'Enchytraeides une valeur de $Q_{10} = 1,8$ dans la zone de température comprise entre 5 et 20°.

Pour les seize espèces d'Oribatides étudiées, nous avons trouvé des valeurs de Q_{10} très élevées. Aussi, faut-il poser la question : Nos observations n'ont-elles pas été systématiquement biaisées ?

Les causes possibles de ce biais doivent donc être passées en revue :

1. Les mesures aux différentes températures ont toujours été effectuées dans l'ordre de températures décroissantes : 15, 10, 5 et 0°. Les observations aux basses températures ont donc été faites alors que les animaux séjournèrent depuis plusieurs heures dans le ludion. Cependant, certaines expériences de longue durée effectuées sur des *Steganacarus magnus* ont montré que le métabolisme de ces animaux se maintenait à une valeur constante durant plus de douze heures : un *S. magnus* mis en observation durant 48 heures à 15° manifestait en fin d'expérience un besoin en oxygène égal à 87 % de ses exigences de départ.

D'autre part, à plusieurs reprises, après avoir fait nos mesures à 15, 10, 5 et parfois 0°, nous avons fait remonter la température jusqu'à 10 ou 15°; nous avons alors laissé les animaux passer la nuit dans le ludion et, le lendemain matin, avons repris des mesures de consommation d'oxygène. Le tableau 28 montre que les mesures effectuées le lendemain ne diffèrent pas considérablement de celles de la veille.

TABLEAU 28.
Voir texte.

Espèce	1	2	3
<i>Euzetes globulus</i>	15 - 10 - 5 - 0	15°	99 %
<i>Liacarus coracinus</i>	15 - 10 - 5 - 0	15°	59 %
<i>Steganacarus magnus</i>	15 - 10 - 5 - 0	10°	98 %
	15 - 10 - 5 - 0	10°	120 %
	15 - 10 - 5 - 0	10°	105 %
	15 - 10 - 5 - 0	10°	89 %
<i>Hypochthonius rufulus</i>	15 - 10 - 5	10°	103 %
	15 - 10 - 5	10°	115 %
	15 - 10 - 5	10°	121 %
	15 - 10 - 5	10°	84 %
	15 - 10 - 5	10°	77 %

1. Températures auxquelles les mesures ont été effectuées.
2. Température à laquelle l'animal a été remis.
3. Pourcentage de la consommation d'oxygène le lendemain par rapport à la consommation enregistrée la veille.