

INTRODUCTION

Bien que consacré à l'écologie des Arthropodes du sol, ce travail s'intéresse plus particulièrement au groupe des Acariens Oribates. Ceux qui liront ce Mémoire seront certainement frappés par son évidente dualité. Aux yeux de l'écologiste, les Oribates ne constituent qu'un matériel, un outil pour l'approche des phénomènes biologiques; pour le zoologue, ils représentent un but et, pourquoi pas, une passion.

Aussi, avant de définir les intentions abordées par nos recherches, nous poserons ici une série de questions destinées à cerner le sens et le contexte de cet ouvrage. Que sont les Oribates, quel est l'intérêt de leur étude et pourquoi constituent-ils un matériel de choix dans l'approche des phénomènes écologiques ? On s'interrogera également sur l'objet de l'écologie et de la biocénétique afin d'en montrer les trois aspects tels qu'ils sont constamment illustrés dans ce Mémoire : la description, la comparaison et la compréhension. Enfin, nous chercherons à montrer que le milieu édaphique représente un cadre excessivement riche à la fois sur le plan zoologique et sur le plan écologique, et peut encore éclairer de nombreux problèmes touchant aux conditions d'existence des êtres vivants.

Pour l'écologiste comme pour le zoologue, cependant, et ce fut une de nos premières préoccupations, le problème initial reste celui de l'identification des animaux.

On nous a déjà reproché de ne pas décrire nous-même les espèces nouvelles trouvées à l'occasion du présent travail et dans d'autres circonstances. Ce n'est certes pas par manque de matériel. Les quelques investigations réalisées dans des sites « méridionaux » de Haute-Belgique ont montré la présence de nombreuses espèces non décrites appartenant aux genres *Passalozetes*, *Nellacarus* et *Scheloribates*. L'actuel travail se poursuivant dans une région dont la faune, apparentée à celle d'Allemagne, est bien connue cependant, a révélé plusieurs espèces nouvelles parmi les genres *Liochthonius*, *Suctobelba*, *Oppia*, *Eupelops*, etc.

Mais, plutôt que de réaliser de mauvaises descriptions, il vaut mieux ne pas en faire. La taxonomie a évolué; aujourd'hui elle exige un apprentissage long et une formation sérieuse.

Les Oribates sont cosmopolites et semblent adaptés à tous les biotopes terrestres. Seuls quelques genres occupent les eaux douces tandis que d'autres vivent dans les zones littorales. Ce sont les seuls invertébrés à vie libre que l'on ait trouvés au-delà du 85° parallèle Sud, s'alimentant et se reproduisant à des températures inférieures à -10°C (voir DALENIUS et WILSON, 1958; WALLWORK, 1965; DALENIUS, 1965).

De telles adaptations se doublent d'une étonnante spécialisation dans le choix du biotope. On trouve certains Oribates uniquement dans les habitations (GRANDJEAN, 1962) ou sur les racines aériennes d'orchidées (DENMARK et WOODRING, 1965); certains sont exclusifs au domaine cavernicole [WILLMANN, 1935; KUNST (1962); LEBRUN, 1967], d'autres encore se cantonnent aux zones battues par les marées (GRANDJEAN, 1935b; SCHUSTER, 1966). Enfin, nec plus ultra de l'originalité, les cavités sécrétrices des élytres de Curculionides de Nouvelle-Guinée sont habitées par des espèces particulières appartenant à une famille et des genres nouveaux (GRESSIT et al., 1966).

A l'examen de semblables adaptations et spécialisations, il découle que l'étude des Oribates ne peut ignorer les aspects écologiques de leur biologie. Des arguments développés par CASSAGNAU et ROUQUET (1962) sur la prééminence des Collemboles comme indices écologiques, nous retiendrons les deux premiers valables pour les Oribates. Ils sont avec les Collemboles les plus nombreux des Arthropodes du sol et se reproduisent presque tout le temps au cours de l'année dès que les conditions microclimatiques deviennent favorables. Pour certains Oribates primitifs on peut avancer également que leur respiration cutanée les rend étroitement dépendants des fluctuations microclimatiques et tout particulièrement des variations d'humidité. Ils doivent être excessivement sensibilisés à toutes variations des conditions de milieu, sinon comment expliquer l'étonnante prolifération de leurs organes sensoriels (solénidions, acanthoïdes, famulus, sensillus, eupathidies, etc.; GRANDJEAN, 1935c et 1961; HUGHES, 1959), dont la fonction précise n'est pas encore connue. D'une certaine manière, s'il nous était permis de caricaturer l'Oribate type, nous dirions que c'est une carapace hérissée d'appareils sensoriels de natures diverses.

L'écologie est certainement la branche des sciences biologiques qui fait le plus appel aux autres disciplines. Elle englobe aussi bien les connaissances issues des domaines morphologiques ou physiologiques que de la taxonomie et de la génétique. Mais, plus encore, le caractère fondamental de l'écologie est qu'elle s'attache à des groupes d'organismes, jamais à des individus. Si donc le physiologiste cherche à dégager des effets particuliers, élémentaires du fonctionnement et du comportement de l'organisme, l'écologiste doit tendre à mettre en évidence les propriétés globales et doit considérer la biologie d'ensembles d'organismes. Ceci suggère la complexité de l'écologie, son aspect synthétique : « milieu — êtres vivants » sont les éléments d'une organisation indivisible. L'écologie sera donc : « l'étude du complexe milieu — êtres vivants considéré comme indissociable. Pour ce faire, elle procède à l'analyse des divers facteurs du milieu, dégage leur action réciproque en vue de synthétiser leurs effets sur les organismes vivants. Elle analyse les réponses de ces derniers, telles qu'elles se passent dans la nature en vue de rechercher leur réaction globale »... « c'est ainsi qu'apparaît le caractère éminemment synthétique de l'écologie, qui dans le cadre des sciences biologiques ambitionne de remonter des effets vers les causes » (J. LEBRUN, 1955).

Si, à l'origine, pas tellement lointaine, par « milieu » des organismes on sous-entendait surtout le milieu physique (l'aspect mésologique), la conception actuelle est bien plus large et plus réaliste. Le milieu d'un groupe d'organismes est non seulement le milieu abiotique mais encore le milieu biotique, c'est-à-dire les autres organismes du groupe et l'interaction de tous les autres êtres vivants qui agissent par modification du milieu, de manière directe ou indirecte. C'est l'essence même de la biocénologie qui envisage en un premier temps la synthèse des influences régissant les groupes d'êtres vivants, en un second temps l'organisation de la biocénose à la fois sur le plan structurel et sur le plan fonctionnel, au niveau du cycle de la matière et de l'énergie (BERTHET, 1964a; PHILLIPSON, 1966). Ces diverses optiques procèdent dans une séquence rigoureusement logique : « Le but de la Biocénologie est la description puis la comparaison des biocénoses et enfin la recherche de leur causalité » (DEBAUCHE, 1958).

L'écologie, car la biocénologie n'en est qu'une étape plus synthétique, peut-elle aussi s'illustrer sur trois fronts : l'écologie descriptive (la connaissance), l'écologie comparative (la synthèse) et l'écologie explicative (la compréhension). La connaissance elle-même comprend deux aspects. Le premier accumule des faits d'observation, c'est la description anarchique où l'on se trouve bientôt noyé dans une abondante information dont la synthèse devient irréalisable. Le second suit une démarche de l'esprit, parcourt un chemin d'idées, qui l'amène inéluctablement aux niveaux supérieurs, ceux de la synthèse et de la compréhension. C'est peut-être la partie la plus délicate de l'écologie et la plus difficile, car en soi elle est illimitée

mais doit se limiter si l'on veut que l'écologie progresse. Souvent critiquée, taxée de se perdre dans les détails sans s'attacher aux problèmes dits fondamentaux, accusée d'inutilité, c'est pourtant le niveau de base de l'écologie, le stade artisanal, puisque, justement, sans connaître on ne peut comparer, sans connaître on ne peut comprendre.

Le milieu édaphique est l'un des plus riches de la biosphère tant sur le plan de la concentration des organismes que sur le plan de leur variété. Sous cet angle double, quelques groupes ont proliféré dans le sol de manière assez spectaculaire; ce sont les bactéries, les champignons, les Nématodes, les Oligochètes (Enchytraeïdes et Lombricides), les Insectes et les Acariens. Ces animaux forment de nombreuses populations très denses et qui remplissent une fonction essentielle dans la formation (pédogenèse), l'équilibre et l'enrichissement organique des sols. Le précurseur en la matière fut certainement DARWIN (1881), qui attira l'attention sur le rôle des vers dans la formation des sols. Alors qu'au début de la pédologie on considérait l'enrichissement humique comme le résultat des seuls facteurs physico-chimiques, puis de l'action combinée de ces facteurs et des micro-organismes, c'est récemment que l'on a admis l'action des animaux dans la fragmentation mécanique des matériaux organiques et plus récemment encore leur influence dans les processus physico-chimiques de l'humification : « Le sol n'influence pas seulement la vie des plantes et le développement des organismes terricoles, mais il est également, dans une très grande mesure, le produit de leur activité » (FRANZ, 1951).

L'intérêt de l'étude de la pédofaune est donc multiple; diagnose et dynamique des sols, biogéographie et écophylogénèse (GHILAROV, 1958a, 1964), et surtout fondements de l'écologie et de la biocénotique sont parmi les points culminants de la pédozoologie.

Le but de notre travail peut se définir en fonction des questions évoquées ci-dessus. Parmi les grands problèmes suscités par l'étude de la faune du sol (et surtout les Oribates) nous avons choisi ceux qui semblaient les plus démonstratifs pour illustrer les influences agissant sur la faune. L'influence du milieu s'exerce non seulement sur l'individu, mais également sur ces réelles entités écologiques que sont la population et la communauté. Selon le niveau investigué, les problèmes soulevés seront différents, mais l'intention restera la même, à savoir déterminer l'influence des conditions de vie, comparer les divers effets qui en résultent et comprendre leurs mécanismes d'action. C'est ainsi que le présent travail se veut d'une part la mise au point de connaissances et de principes, d'autre part une recherche axée sur l'écologie et la biologie des Acariens Oribates en particulier.

Si la première partie de la dissertation s'attache à définir les conditions d'existence de la faune et ses grands traits physiologiques, la suite de l'exposé se situe, quant à elle, sur deux plans distincts mais intimement liés. La deuxième partie, en effet, concerne les populations et leurs propriétés fondamentales, tandis que la dernière partie envisage les peuplements animaux sur un plan plus synthétique; c'est l'étude des communautés qui, comme on le verra, représentent bien plus qu'un ensemble de populations indépendantes, puisqu'elles manifestent des réactions autonomes aux conditions de vie de l'habitat.

Ce Mémoire a été réalisé à l'Université de Louvain dans le Laboratoire d'Ecologie animale que dirige le Prof^r H. R. DEBAUCHE. Depuis huit ans que je travaille sous sa direction, j'ai pu apprécier sa constante attention, ses remarques et critiques pertinentes, ses judicieux conseils et ses encouragements. Le Prof^r P. BERTHET n'a ménagé ni temps ni efforts pour m'apporter son amical et combien précieux concours. Le D^r G. GÉRARD m'a prodigué l'inlassable secours de sa compétence; nos amicales discussions, pour longues, n'ont jamais été inutiles. Le Prof^r H. KOCH a mis aimablement son appareillage à ma disposition tandis que le Prof^r J. MEINGUET m'a permis l'accès au Centre de calcul qu'il dirige. Je lui associe M. P. DUHOUX, qui s'est chargé de la programmation de mes calculs. Les Prof^{rs} J. LEBRUN, R. GERMAIN et J. DE SLOOVER, et feu le D^r T. MARYNEN ont participé à l'élaboration de certaines parties de ce

Mémoire grâce à leurs conseils et suggestions. Les Laboratoires du Service pédologique de Belgique (directeur M. D. STENUIT) se sont chargés de certaines analyses. M. G. GAROT a assumé une part importante de l'illustration grâce à ses remarquables photographies de la mésofaune. La collaboration technique de M^{me} M. HENRY, qui a dactylographié le manuscrit avec compétence, et celle de M. E. JAL, qui a réalisé avec sa maîtrise habituelle les nombreux graphiques et diagrammes, m'ont été très précieuses. Pendant trois ans j'ai bénéficié de la bourse de spécialisation de l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture (I.R.S.I.A.), sans laquelle je n'aurais pu entreprendre ce travail. Je remercie de tout cœur ceux et celles qui ont participé à l'élaboration de cette dissertation. Enfin, « last but not least », je dédie en toute affection ce Mémoire à ma femme, dont l'aide efficace et constante est inestimable.

ÉCOLOGIE ET BIOCÉNOTIQUE DE QUELQUES PEUPLEMENTS D'ARTHROPODES ÉDAPHIQUES

PREMIÈRE PARTIE

Préliminaires : cadre du mémoire.

CHAPITRE PREMIER.

DESCRIPTION ET CONDITIONS DE VIE DES MILIEUX.

Ce travail porte sur trois écosystèmes comprenant six biotopes principaux et six biotopes dépendants.

Les trois écosystèmes sont :

1. Une chênaie à charmes;
2. Une plantation de peupliers;
3. Une prairie de fauche.

Ils ont été choisis selon les critères suivants :

- Unité pédologique : les trois formations sont établies sur le même sol.
- Unité géographique : les placeaux d'étude des deux écosystèmes les plus éloignés sont distants de moins de 400 m.
- Unité topographique : l'ensemble se situe sur un plateau horizontal à l'altitude de 90 m.

Ce sont les couches holorganiques de surface qui, dans chaque écosystème, ont retenu l'attention. Deux niveaux ont été distingués : la couche où s'accumulent les débris végétaux (litière au sens large) d'une part, la couche où s'effectuent la décomposition organique et les phénomènes d'humification (humus *sensu lato*), d'autre part. Cette distinction amène à considérer six biotopes principaux dont les relations avec le sol proprement dit sont de grande importance biologique; il s'agit, à cet égard, de biotopes édaphiques (hémiedaphiques plus précisément), bien qu'ils n'englobent pas l'intégralité de l'édaphon.

Mais cette façon d'envisager l'habitat faunique est bien trop étroite pour un système aussi diversifié et aussi complexe que la chênaie à charmes. S'il s'agit de considérer les divers biotopes, où la faunule qui nous intéresse manifeste, en un cycle interne à l'écosystème, des relations directes ou indirectes avec le milieu édaphique, on serrera mieux la réalité en dressant la liste suivante :

1. Milieux corticoles :

- Xérophile : troncs et écorces secs (A);
- Hygrophile : troncs et écorces humides (B);
- Muscicole : mousses au bas des troncs (C).

2. Milieux lignicoles :

- Souches pourries (D);
- Branches et brindilles au sol (E).

3. Milieux édaphiques proprement dits :

- Mousses terricoles (G);
- Litière (L₁);
- Humus (H₁).

Six biotopes dépendants (ou annexes) s'ajoutent donc à la litière et à l'humus et élargissent l'éventail des possibilités offertes à la faune.

1. SITUATION ET TOPOGRAPHIE.

Les trois écosystèmes sont situés en Moyenne-Belgique sur le territoire de la commune de Hamme-Mille au lieu-dit Val-Duc, le long de la route Louvain-Namur (Km 10). La chênaie à charmes fait partie de la forêt de Meerdael; la prairie est immédiatement adjacente au plateau forestier, à la lisière sud. La plantation de peuplier est une propriété privée ⁽¹⁾, touchant à la prairie. L'ensemble occupe le plateau surplombant la vallée de la Néthen; l'altitude moyenne se situe autour de 90 m. Dans la chênaie, cependant, le terrain amorce une légère pente de 3 à 5° orientée vers le Nord-Est, mais au-delà du plateau où les observations et les prélèvements ont été réalisés.

Les coordonnées géographiques au centre de la prairie sont les suivantes : longitude Est = 4°42'49" (Greenwich) ou 0°20'35" (Uccle); latitude Nord = 50°47'30".

2. CARACTÉRISTIQUES DE LA VÉGÉTATION.

a) La chênaie à charmes.

Ce type forestier fait partie du groupe des chênaies mélangées à humus doux appartenant à la grande forêt mésophile qui recouvre la majeure partie de la forêt de Meerdael. Ces chênaies occupent, d'après DETHIOUX (1959), une place intermédiaire entre la chênaie atlantique (*Quercetum atlanticum*) et la chênaie à charmes médio-européenne (*Querceto-Carpinetum*). Ce sont des forêts naturelles en chêne pédonculé, frêne, érable-sycomore et merisier où sont également introduits le hêtre et le chêne d'Amérique. Le sous-bois est caractérisé par l'abon-

(¹) Nous tenons à remercier vivement M. C. Laurent qui nous a permis l'accès de sa propriété.

dance du coudrier tandis que le charme est sporadique. Le plateau étudié est situé au centre d'une parcelle de la sous-association typique, variante acidocline. Le relevé phytosociologique reproduit ici (tabl. 1), permet une comparaison avec les données publiées par ДЕТНЮХ (*loc. cit.*). Ce type forestier est implanté sur un substrat de limons bien drainés, sol brun ou brun lessivé; il correspond à un milieu fertile et à complexe absorbant saturé, ce qui explique la faible représentation des espèces acidophiles dont on ne rencontre que de petites colonies éparses.

TABLEAU 1. — Relevé phytosociologique relatif à la chênaie.

Le 4 juin 1964 :

Forêt de Meerdael; Hamme-Mille (Val-Duc).

Plateau vers la lisière sud de la forêt.

Lentille limoneuse découpée par un ancien chemin creux.

Légère pente 3-4° N-E.

Taillis sous futaie de chênes.

Strate arborescente, 32 à 34 m. Diamètre 80 à 100 cm, 55-60 %.

Strate arbustive, en cépées 15-16 m, 100 %.

Strate herbacée, assez mosaïquée, 80 %.

Strate muscinale, 1-2 %.

Surface relevée, 300 m².

3.2 <i>Quercus robur.</i>	1.2 <i>Polygonatum multiflorum.</i>
1.1 <i>Fagus sylvatica.</i>	1.2 <i>Dryopteris filix-mas.</i>
1.2 <i>Hedera helix.</i>	+ <i>Stachys sylvatica.</i>
3.3 <i>Corylus avellana.</i>	1.2 <i>Milium effusum.</i>
3.3 <i>Acer pseudoplatanus.</i>	+ .2 <i>Hedera helix.</i>
1.2 <i>Sorbus aucuparia.</i>	+ <i>Melica uniflora.</i>
+ <i>Fagus sylvatica.</i>	1.1 <i>Acer pseudoplatanus</i> pl.
+ <i>Prunus serotina.</i>	+ <i>Senecio nemorensis.</i>
1.2 <i>Lonicera periclymenum.</i>	+ <i>Rubus</i> sp.
+ <i>Quercus borealis.</i>	+ <i>Galeopsis tetrahit.</i>
+ <i>Malus sylvestris.</i>	+ .2 <i>Oxalis acetosella.</i>
+ <i>Carpinus betulus.</i>	+ <i>Quercus borealis</i> pl.
4.5 <i>Lamium galeobdolon.</i>	+ <i>Circaea lutetiana.</i>
2.2 <i>Anemone nemorosa.</i>	+ .3 <i>Catharinea undulata.</i>

N.B. — Dans les relevés phytosociologiques reproduits ici, le premier chiffre indique le coefficient de quantité (abondance-dominance), le second le degré de sociabilité, l'un et l'autre appréciés selon une échelle à cinq classes.

D'autre part, la présence de *Dryopteris filix-mas*, *Ajuga reptans* (manquant dans notre relevé mais disséminée dans le plateau) et *Circea lutetiana* s'explique par le fait que le substrat peut accumuler une forte réserve d'eau utile. La variante acidocline de ce type de chênaie occupe les sols bruns lessivés des plateaux et des pentes douces; le pH de l'horizon humifère ne dépasse pas 5,5. Quelques acidoclines se rencontrent fréquemment : *Lonicera periclymenum*, *Oxalis acetosella*..., *Sorbus aucuparia*.

Effectivement, le plateau étudié rend bien compte de ces caractères généraux.

On se trouve bien en présence d'un humus du type « mull » montrant cependant une certaine orientation vers le « moder », plus acide.

L'importance de l'écran végétal revêt un grand intérêt par son effet d'amortissement des influences externes. On remarquera, sous ce rapport, que le sol est recouvert à raison de 80 % par la végétation herbacée; 20 % seulement de la litière pourrait être directement exposée en été. Le couvert moyen des frondaisons et des végétaux appartenant aux strates intermédiaires, tous à feuilles caduques, atteint 240 %, ce qui souligne la densité du peuplement végétal et le caractère fermé du plateau étudié. Les mêmes constatations avaient été dégagées dans une étude antérieure (1965a).

Touchant les milieux dépendants, la végétation est présente sur les troncs (mousses et lichens corticoles) et sur le sol lui-même (mousses terricoles). Dans le premier cas, il s'agit de *Mnium hornum* recouvrant la base de tous les troncs de chênes. Dans le second cas, il s'agit de *Catharinea undulata*, espèce indicatrice des sols frais; les plages occupées par ce bryophyte sont relativement éparées et ne représentent que 1 à 2 % de la surface explorée.

La litière elle-même retiendra plus longuement notre attention dans un paragraphe suivant.

b) La prairie de fauche.

Cette formation végétale se rapproche assez bien de la prairie fauchée à fromental (alliance *Arrhenatherion elatioris*) décrite par DETHIoux (1959). Voisine des pâturages à « ray-grass » et cretelle, elle s'en distingue par la présence des hautes herbes, la pratique de fauche et l'absence de bétail.

Le plateau choisi pour cette étude est localisé sur un limon à bonne économie en eau. Les observations et les prélèvements fauniques ont toujours été réalisés au centre de la parcelle où la composition floristique est typique (relevé phytosociologique du tabl. 2), alors qu'en bordure apparaissent diverses espèces qui témoignent de l'influence de la forêt.

La superficie totale de la prairie se situe entre 2 et 2,5 ha.

c) La plantation de peuplier.

Bien qu'il s'agisse d'une plantation assez récente, ce milieu héberge une florule abondante et variée (tabl. 3), assez semblable à celle que l'on rencontre dans les peupleraies des sols alluviaux. Cependant, cette plantation est établie sur le plateau et non dans la vallée, sur un sol qui jouit d'une excellente économie hydrique. Cette propriété justifie entièrement l'heureux choix de la spéculation pour la mise en valeur de ce terrain.

TABLEAU 2. — Relevé phytosociologique de la prairie.

Le 4 juin 1964 :

Corne sud forêt de Meerdael (Val-Duc).

Prairie enclavée dans la forêt.

Légère pente : 1-2° N.

Mauvaise prairie de fauche, probablement ensemencée artificiellement autrefois et ayant subi des périodes de pâture.

Sur les bords, en lisière de forêt, elle est partiellement envahie par des plantes silvestres.

Strate supérieure, 80-110 cm; recouvrement, 70 %.

Strate inférieure, 25-60 cm; recouvrement, 100 %.

Surface explorée, 400 m².

2.2 *Heracleum sphondylium*.

1.2 *Festuca pratensis*.

1.2 *Trisetum flavescens*.

1.2 *Arrhenatherum elatius*.

2.2 *Crepis biennis*.

2.2 <i>Poa pratensis</i> .	3.3 <i>Dactylis glomerata</i> .
1.1 <i>Rumex acetosa</i> .	3.3 <i>Holcus lanatus</i> .
1.2 <i>Lolium perenne</i> .	1.2 <i>Ranunculus repens</i> .
2.2 <i>Festuca rubra</i> .	2.2 <i>Anthoxanthum odoratum</i> .
1.2 <i>Lathyrus pratensis</i> .	2.2 <i>Plantago lanceolata</i> .
1.2 <i>Stellaria graminea</i> .	+ 2 <i>Glechoma hederacea</i> .
1.1 <i>Ranunculus acris</i> .	1.1 <i>Taraxacum officinale</i> (s.l.).
2.2 <i>Bromus hordeaceus</i> .	2.2 <i>Veronica chamaedrys</i> .
2.2 <i>Cerastium vulgatum</i> .	2.2 <i>Chrysanthemum leucanthemum</i> .
1.2 <i>Centaurea pratensis</i> .	1.2 <i>Luzula multiflora</i> .
+ <i>Trifolium pratense</i> .	1.1 <i>Equisetum arvense</i> .
+ 2 <i>Hypochoeris radicata</i> .	+ 1 <i>Cirsium arvense</i> .
+ 2 <i>Achillea millefolium</i> .	+ 1 <i>Lychnis flos-cuculi</i> .
1.2 <i>Hypericum perforatum</i> .	+ 2 <i>Agrostis tenuis</i> .
1.2 <i>Lotus corniculatus</i> .	

TABLEAU 3. — Relevé phytosociologique de la peupleraie.

Le 25 mai 1966 :

Hamme-Mille (Val-Duc).

Propriété Laurent.

Plantation de peupliers de 30 ans.

Strate arborescente, hauteur 30 m; diamètre moyen de 30 à 35 m; recouvrement, 75 %.

Strate arbustive, 4 à 5 m; couvert, 85 %.

Strate herbacée supérieure : hautes herbes et ronces, 80 à 100 cm; recouvrement, 70 %.

Strate herbacée humifère, 10 %.

Strate muscinale, 80 %.

5.5 <i>Populus « canadensis »</i> .	+ <i>Athyrium filix-femina</i> .
3.3 <i>Alnus glutinosa</i> .	+ <i>Dryopteris filix-mas</i> .
1.2 <i>Sambucus nigra</i> .	+ <i>Heracleum sphondylium</i> .
2.2 <i>Alnus incana</i> .	+ <i>Scrophularia nodosa</i> .
2.1 <i>Ribes rubrum</i> .	+ <i>Geum urbanum</i> .
+ 2 <i>Corylus avellana</i> .	+ <i>Dryopteris carthusiana</i> .
+ <i>Quercus robur</i> .	+ <i>Lapsana communis</i> .
+ <i>Prunus serotina</i> .	+ <i>Chamaenerion angustifolium</i> .
+ <i>Castanea sativa</i> .	1.2 <i>Hedera helix</i> .
+ <i>Acer pseudoplatanus</i> .	+ 2 <i>Veronica chamaedrys</i> .
+ <i>Fraxinus excelsior</i> .	1.1 <i>Ranunculus repens</i> .
+ <i>Sorbus aucuparia</i> .	+ <i>Equisetum palustre</i> .
+ <i>Prunus spinosa</i> .	+ <i>Epilobium montanum</i> .
+ <i>Rosa canina</i> .	+ <i>Taraxacum « vulgaria »</i> .
+ <i>Acer platanoides</i> .	+ <i>Lotus uliginosus</i> juv.
+ <i>Crataegus monogyna</i> .	+ <i>Rumex acetosa</i> .
+ <i>Ribes uva-crispa</i> .	1.2 <i>Circaea lutetiana</i> .
3.3 <i>Rubus</i> sp. (<i>fruticosus</i> s.l.).	+ <i>Moehringia trinervia</i> .
1.2 <i>Rubus caesius</i> .	+ <i>Stellaria media</i> .
1.2 <i>Rubus idaeus</i> .	1.2 <i>Glechoma hederacea</i> .
1.2 <i>Senecio nemorensis</i> .	1.1 <i>Ranunculus ficaria</i> .
1.1 <i>Galium aparine</i> .	3.4 <i>Catharina undulata</i> .
1.2 <i>Poa nemoralis</i> .	3.2 <i>Brachythecium rutabulum</i> .
2.3 <i>Urtica dioica</i> .	2.2 <i>Eurhynchium swartzii</i> .
1.1 <i>Galeopsis tetrahit</i> juv.	1.2 <i>Fissidens taxifolius</i> .
1.2 <i>Deschampsia cespitosa</i> .	1.3 <i>Eurhynchium</i> cf. <i>striatum</i> .

Il apparaît que cette peupleraie se caractérise par un sol frais à bonne économie d'eau, à « mull » légèrement acide, et à très bonne nitrification.

Le plateau est aussi fermé aux influences externes que l'est celui de la chênaie : le recouvrement des strates supérieures intermédiaires et herbacées atteint 240 %. Comme on le verra ultérieurement, il est utile de préciser que comparativement à la forêt de chênes, la feuillaison est plus tardive tandis que la chute foliaire est nettement plus précoce.

Le strate muscinale comprend cinq espèces de bryophytes essentiellement terricoles, intimement mêlées, qui réalisent un recouvrement très dense (80 %). Selon AUGIER (1966), *Catharinea (Atrichum) undulata* (fréquente sur les terres argileuses) s'accompagne très souvent de *Fissidens taxifolium* (généralement abondante sur les terres argileuses humides et ombragées) qui elles-mêmes forment association avec *Eurhynchium striatum* (caractéristique des terres humides et peu acides). Cette dernière espèce s'allie souvent avec *Catharinea undulata*. Ces trois mousses forment donc un groupement typique des sous-bois argileux et humides. Les deux autres espèces ne font donc pas partie de ce cycle fermé; *Brachythecium rutabulum*, cependant, est probablement nitrophile, ce qui cadre bien avec l'analyse de la végétation phanérogamique.

3. LES COUCHES HOLORGANIQUES DE SURFACE.

En fait, les recherches exposées dans ce Mémoire sont principalement orientées sur la mésofaune ⁽¹⁾ localisée dans les horizons superficiels du sol. Il est important, dès lors, de souligner les caractères marquants des couches holorganiques de surface qui représentent une part importante du stock énergétique de la biocénose. La mesure de l'énergie accumulée est le point de départ de la description des aspects fonctionnels de l'écosystème (WIEGERT et EVANS, 1964).

a) La litière de chênaie (L₁).

L'analyse d'un relevé phytosociologique est insuffisante pour estimer la composition quantitative et qualitative de la litière. Tout au plus, peut-on relever quatre essences principales qui contribuent à la formation du tapis de feuilles : le chêne (*Quercus robur*), le hêtre (*Fagus sylvatica*), le coudrier (*Corylus avellana*) et l'érable (*Acer pseudo-platanus*). Le charme (*Carpinus betulus*), le chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*) et le sorbier (*Sorbus aucuparia*) sont, à cet égard, négligeables. Afin de déterminer l'importance de la chute foliaire et la répartition pondérale des feuilles des principales essences, on les a récoltées lors de la sénescence automnale du 20 août 1963 au 25 janvier 1964.

La quantité totale tombée au sol atteint 433 g/m² représentée par quelque 3.300 feuilles se répartissant comme suit :

Hêtre : 1.250 feuilles par m² (38 %);
 Chêne : 1.100 feuilles par m² (34 %);
 Noisetier : 490 feuilles par m² (15 %);
 Erable : 360 feuilles par m² (11 %);
 Autres essences : 70 feuilles par m² (2 %).

En valeur pondérale, par m², la litière de feuilles mortes est constituée de 159 g pour le chêne (37 %), de 122 g pour l'érable (28 %), de 102 g pour le hêtre (23 %), de 44 g pour

⁽¹⁾ Ou microfaune, ou meiofaune, selon les classifications.

le noisetier (10%) et de 6 g pour les autres essences (1,3%). On remarquera donc que la litière de la chênaie se compose essentiellement (à raison de 99% environ) de quatre espèces. On entrevoit volontiers l'intérêt de ce genre d'information concernant la composition spécifique des litières dans les forêts mélangées. Nul ne doute de l'importance de la nature des litières sur la faunule et on regrettera d'autant plus l'absence de données de ce genre dans la littérature.

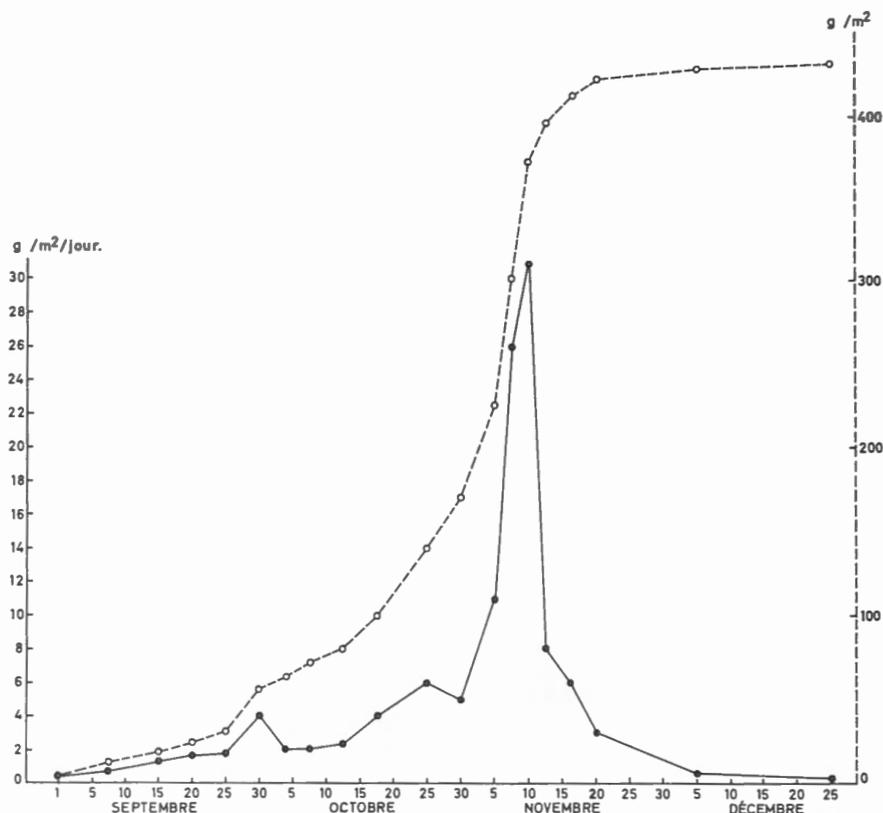


FIG. 1. — Aspects quantitatifs et évolution dans le temps de la chute foliaire de la chênaie.

La chute foliaire elle-même se répartit sur une assez longue période : du début septembre à la fin janvier. La figure 1 donne deux aspects de ce phénomène. Le premier (tracé en pointillé) représente l'évolution temporelle de l'accumulation des 433 g de feuilles par m² au cours de la période d'observation. On remarquera que l'apport de feuilles devient négligeable après la mi-novembre tout en se poursuivant néanmoins jusqu'à la mi-janvier; il ne devient sensiblement important qu'à partir du début d'octobre.

Le second tracé (traits pleins) donne l'intensité et la variation dans le temps de la chute foliaire. Chaque point représente la moyenne journalière du dépôt de feuilles au sol entre deux ou plusieurs relevés successifs. L'intensité est maximale du début au milieu de novembre : en 10 jours (du 1^{er} au 10 novembre) il s'est déposé 200 g de feuilles, soit à peu près la moitié de la litière fraîche.

Ces considérations ne se rapportent qu'à la seule année des observations; elles donnent cependant une estimation valable de l'évolution caractéristique de la chute foliaire, à savoir l'étalement dans le temps et une période d'intensité maximale.

La température, les précipitations et surtout le vent sont les agents qui vont directement influencer le dépôt de feuilles sur le sol. On remarquera à ce propos l'accroissement (plutôt faible) de l'intensité de la chute foliaire se produisant à la fin du mois de septembre lorsque les pointes de vent ont dépassé 15 m/s (54 km/h) (Institut Royal Météorologique de Belgique, Bulletin mensuel, septembre 1963).

Beaucoup plus variable d'une année à l'autre serait la quantité elle-même de feuilles produite. La production végétale peut varier considérablement, le facteur primordial étant la durée d'insolation. Sur des observations étalées pendant 6 ans dans deux chênaies des Pays-Bas, VAN DER DRIFT (1963) relève des chutes foliaires assez variables sans pour autant différer de beaucoup (375 g - 320 g - 400 g - 310 g - 380 g et 380 g/m² et par an pour un sol à « mor »; 350 g - 340 g - 340 g - 310 g - 360 g et 350 g/m² et par an pour un sol à « mull »). Le rapport entre le maximum et le minimum est de 1,16 pour le « mull » et de 1,29 pour le « mor ».

Ce rapport est minutieusement étudié par BRAY et GORHAM (1964), qui analysent un certain nombre d'études portant sur plusieurs années successives. Ainsi, pour les espèces végétales qui nous concernent, ces auteurs rapportent que BRAY (1964) obtient un rapport de 1,8 pour une forêt mélangée à *Acer saccharum* (4 années d'observations). Pour une forêt composée de diverses espèces de chênes, observée pendant 5 ans, ce rapport atteint la valeur de 1,4 (HOLE et NIELSEN, in BRAY et GORHAM, 1964), tandis qu'il est de 1,3 dans une hêtraie d'Allemagne étudiée pendant 7 ans par EBERMAYER (1876).

La valeur obtenue pour la défeuillaison en 1964 (433 g/m², ou environ 210 g de carbone) peut paraître considérable. On admet généralement (OLSON, 1963) que des chutes foliaires représentant 400 g de carbone/m²/an sont très élevées, de 200 à 400 g elles sont élevées, de 100 à 200 g on les considère comme moyennes, de 50 à 100 g elles sont jugées faibles et très faibles en dessous de 50 g (forêts non productives) ⁽¹⁾.

La litière produite dans la chênaie se situe donc dans une classe de production élevée. OLSON (1963) donne un aperçu synthétique de la production foliaire de plusieurs régions, des tropiques aux pôles, indépendamment des essences végétales. Par contre, si l'on se réfère au tableau présenté par BRAY et GORHAM (1964), les forêts naturelles caducifoliées des régions tempérées froides produisent une litière dont le poids moyen est de 320 g de matières organiques par m² (de 220 à 460 g/m² par an). MALDAGUE (1967) donne pour différentes érablières canadiennes étudiées pendant 3 ans, 244 g/m² sur un « mull », 256 g/m² sur un « moder » et 322 g/m² sur un « mor ». Au cours d'une période de 6 ans, VAN DER DRIFT (1963) trouve une valeur moyenne de 350 g/m² par an sur un « mor » et de 330 g/m² par an sur un « mull », tandis que Ovington et Pearsall (1956) font état de 390 g/m² dans une plantation de chênes.

Ces diverses données confirment la valeur relativement élevée, pour nos contrées, de la production de feuilles dans notre chênaie. On a déjà souligné la grande fertilité potentielle de cette forêt et on rappellera la densité élevée du taillis qui participe pour une bonne part au dépôt de feuilles. Si l'on se réfère à la seule strate arborescente, en effet, la chute foliaire ne serait que de 260 g/m² par an environ. La valeur habituellement admise pour les régions tempérées (forêts de feuillus ou de résineux) est généralement comprise entre 200 et 300 g/m² par an (LUTZ et CHANDLER, 1947 in MALDAGUE, 1967; NEF, 1957), parfois un peu plus (370 g/m² pour une forêt de chênes : Ovington, 1962).

(¹) Pour être traduites en g de matières organiques ces valeurs doivent être multipliées par 2.

b) La couche humifère de la chênaie (H₁).

L'horizon humifère des forêts est une des zones de transition parmi les plus riches en matière organique ⁽¹⁾. Sur quelques centimètres à peine, on passe d'un substrat entièrement organique (litière) à un substrat quasi exclusivement minéral (sol proprement dit). Les horizons humifères sont, grâce à leur intense activité faunique, les principaux « lieux géométriques » de la biosphère où l'organique et l'inorganique se mêlent étroitement dans une étape capitale du cycle de la matière. Ainsi que MACFADYEN (1963a) l'a fait justement remarquer, les plus grandes concentrations de vie se réalisent aux frontières où se touchent différentes phases de la matière : air-terre, eau-terre et air-eau.

L'humus de la chênaie se rapporte à un type « mull » tendant vers le « moder ». On rappellera qu'à ce type correspond une acidité faible, les colloïdes formés englobent des molécules relativement petites et ne comprenant qu'une faible proportion de lignine; le rapport C/N est peu élevé (en principe de 8 à 10). L'activité biologique est importante grâce à l'intense développement des Lombrics et des Enchytraeïdes. Les bactéries sont dominantes contrairement aux humus « mor » où les champignons abondent particulièrement. La biomasse animale est généralement élevée, même si l'on ne tient pas compte des Lombrics. A ce type d'humus correspond une litière relativement mince et plus ou moins vite désorganisée. Tel est bien le cas pour le plateau étudié.

c) La litière de la prairie (L₂).

Par « litière », on entend en réalité l'ensemble des débris végétaux qui tapissent la surface du sol de la prairie. Le terme de fanes serait plus judicieux. Il est très difficile d'estimer la quantité de fanes apportée au sol au cours de l'année. Ce dépôt se fait en deux étapes :

- la première se situe au début de l'été et elle est constituée par les résidus de la fauche;
- la seconde, se situant au début de l'hiver, a comme origine, d'une part le flétrissement et la fanaison de la végétation basse ou rampante épargnée par la fauche, d'autre part la fanaison des rejets estivaux et automnaux (regain).

L'apport dû aux résidus de fauche est faible; nos estimations sur ce point donnent de 20 à 45 g/m² (5 mesures effectuées le 4 août 1964), la moyenne étant de 30 g/m²/an. La florule basse et rampante peut être estimée à 50-100 g de matière sèche/m²/an. Le rejet automnal, quant à lui, peut atteindre de 100 à 150 g/m²/an. Au total donc, et par une estimation assez grossière, on peut admettre que la quantité de fanes déposée sur le sol se situe entre 170 et 250 g de matière végétale morte/m²/an. Selon les estimations de LIETH (1962) une prairie à *Lolium* peut produire en une année de 550 à 800 g de matière sèche par m². Il en résulterait que 30 % environ de cette production retournerait au sol.

En fait, dans la prairie que nous avons étudiée, les fanes ne recouvrent pas uniformément le sol; généralement, la « litière » est constituée d'un mélange étroitement intriqué d'une couche de végétation vivante ou en voie de fanaison et de débris organiques morts. Ce mélange est particulièrement bien visible à la base de touffes de graminées.

⁽¹⁾ Pour la facilité de l'exposé, on entend par litière le tapis de feuilles mortes, allant de la couche L (fanés de l'année) jusqu'à la couche F₂ (où la structure foliaire est encore décelable). L'humus englobe la strate des matériaux grumeleux, colloïdes et amorphes, sous-jacente, touchant la tranche minérale. Cette convention vaut pour toute la suite du texte.

d) L'horizon humifère de la prairie (H₂).

L'horizon humifère de la prairie est particulièrement ténu et peu différencié de la rhizosphère elle-même vers le bas, des fanes vers le haut. C'est au niveau de la rhizosphère le plus proche du sol que se concentre cette strate : en cet horizon la matière organique est déjà nettement déficitaire. Le passage entre les fanes et le sol minéral est par conséquent brutal. Seul l'horizon supérieur de la rhizosphère forme transition. Généralement, en dehors des zones où s'accumulent les touffes de hautes herbes, la couche humifère atteint au maximum 2 cm. Encore faut-il préciser que les matières minérales y sont particulièrement abondantes. Dans la suite de l'exposé, on appellera cette couche soit horizon humifère soit couche minéralisée.

e) La litière de la peupleraie (L₃).

Dans la peupleraie, la chute foliaire a été suivie de la même manière que dans la chênaie; les mesures sont également et qualitatives et quantitatives. Dans cet écosystème, le tapis de feuilles n'est formé que d'une seule essence végétale bien représentée. En effet, la chute foliaire représente un nombre de feuilles de 2.500/m² environ dont 1.650 (66 %) proviennent des peupliers. Les autres essences sont peu importantes et principalement représentées par les aulnes (*Alnus glutinosa* et *Alnus incana*) et par le sureau (*Sambucus nigra*).

L'apport de litière au sol représente, l'année de l'étude, un total de 480 g/m²/an de matière sèche (¹). Le peuplier atteint 400 g environ, soit plus de 80 % de l'apport organique foliaire (poids unitaire : 0,2424 g). L'aulne glutineux participe pour 8 % seulement (38 g/m²) à la formation de la litière; les autres essences contribuent de façon assez inégale à l'apport de 42 g/m²/an.

Cette répartition quantitative des diverses essences végétales montre bien le caractère quasi monospécifique de la litière de la peupleraie.

La figure 2 représente l'accumulation temporelle des feuilles sur le sol (g/m²) et l'intensité de la défeuillaison elle-même, exprimée en gramme par mètre carré et par jour pour la période comprise entre deux relevés successifs. A titre comparatif, on a dessiné l'accumulation de la litière telle qu'elle s'est réalisée dans la chênaie (tracé A de la figure 2).

L'intensité de la défeuillaison est, semble-t-il, assez régulière; aucune période ne montre une accélération brutale de la chute des feuilles comme c'est le cas dans la chênaie. Il s'ensuit que l'accumulation se fait de manière assez constante, quasi « linéaire », dans le temps où cette chute revêt, dans la chênaie, une allure « exponentielle » (de la mi-septembre au début de novembre). Cette situation résulte probablement du décalage temporel entre le dépouillement des arbres dans la chênaie et la peupleraie. La sénescence des feuilles de peuplier se manifeste dès la fin de l'été; au moment où les premières gelées accélèrent brusquement le phénomène dans la chênaie, la défeuillaison est presque achevée dans la plantation de peuplier. On remarquera que le décalage temporel du dépouillement des arbres est particulièrement accentué (surtout en octobre) bien que la chute foliaire débute et prend fin à peu près aux mêmes périodes dans les deux écosystèmes. La précocité du dépouillement automnal des peupliers est un élément important dont l'influence se marquera sur les paramètres climatiques de la peupleraie et, partant, sur la faune.

(¹) Il totalisait 420 g environ lors d'une autre estimation en 1967.

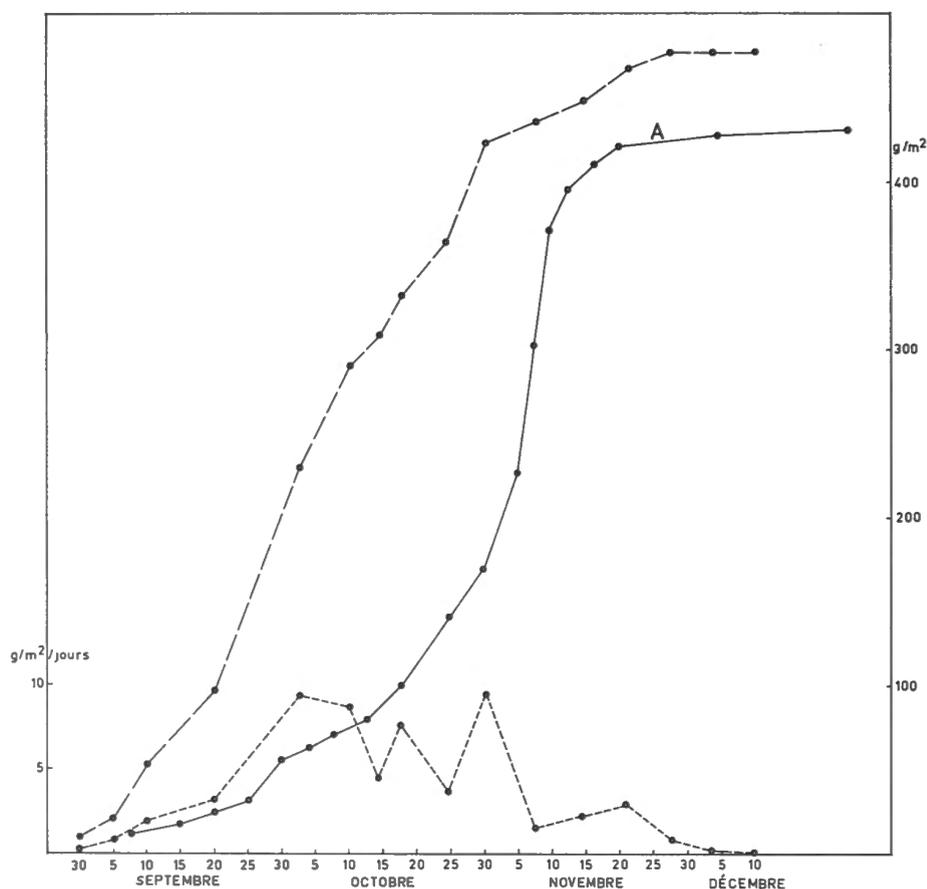


FIG. 2. — Aspects quantitatifs et évolution temporelle de la chute foliaire de la peupleraie.
Le tracé A représente la chute foliaire de la chênaie.

f) La couche humifère de la peupleraie (H₃).

L'horizon humifère se localise en fait en deux groupes de plages bien distinctes. Le premier groupe, qui ne couvre que 20 % du sol, correspond à une couche très mince d'humus du type « mull » qui fait transition entre les feuilles et la « terre ». A la fin de l'été, la litière est quasi désorganisée et consommée; de même, la couche d'humus est presque inexistante. Les matériaux organiques sont peu concentrés et l'activité biologique est profonde. Bien qu'organiquement fort enrichi en surface, le sol ne présente jamais une accumulation de matériaux humiques d'une épaisseur constante, tant la décomposition foliaire y est rapide. Cette observation est fréquente dans les formations forestières dont l'humus est du type « mull » calcique ordinaire, plus de 80 % de la litière est consommée de novembre à avril (WITKAMP et VAN DER DRIFT, 1961). Dans les « sols à mor », par contre, en hêtraie par exemple, à peine 10 % de la litière est désorganisée pendant la même période (HEATH, EDWARDS et ARNOLD, 1964). La qualité de l'essence végétale semble un facteur prépondérant en l'occurrence (BOCOCK et GILBERT, 1957; BOCOCC et al., 1960; HEATH et ARNOLD, 1966).

Le second groupe de plages est occupé par des mousses formant un horizon humifère constant qui recouvre le sol à raison de 80 % environ. Notre intérêt s'est porté sur cet horizon qui n'est pas sans analogies avec la couche humifère de la chênaie. La litière fraîchement tombée se dépose donc directement sur la couche muscinale. La fragmentation mécanique due

aux Macroarthropodes enrichit considérablement les touffes de bryophytes en matières organiques. Les débris de feuilles se mêlant aux brins de mousses forment un tapis continu au sein duquel se déroulent les processus de l'humification particulièrement intensifiés au niveau des rhizoïdes. Les mousses s'accroissent donc continuellement sur un substrat humifère, tandis qu'elles sont recouvertes de feuilles en décomposition pendant la majeure partie de l'année.

Cette situation se rapproche assez bien de celle de la prairie où le vivant et le non-vivant sont aussi intimement liés. Dans la peupleraie, de plus, les mousses humifères semblent jouir des mêmes propriétés microclimatiques que l'humus de la chênaie. Sous cet angle, on en fera la comparaison ultérieurement.

4. QUELQUES ÉLÉMENTS DU PÉDOCLIMAT.

L'environnement de la faune est le résultat de multiples interactions de facteurs climatiques dont certains restent encore très imprécis. Dans la plupart des travaux écologiques, il existe une réelle lacune au niveau mesure des facteurs mésologiques : grandes sont les difficultés de quantifier valablement le microclimat à la même échelle que les prélèvements fauniques.

On soulignera à ce sujet la lucidité des écologistes britanniques qui ont pris pour thème de leur dernière réunion annuelle : « The Measurement of Environmental Factors in Terrestrial Ecology ».

Plus le milieu est hétérogène, plus divers sont les microclimats. Pour certains facteurs de l'habitat, il n'est cependant pas indispensable d'en suivre la variation en fonction de l'hétérogénéité du substrat. Ce serait le cas de la température. A un niveau holorganique donné, quelques mesures individuelles suffiront donc à donner une idée précise du microclimat thermique et si quelques dixièmes de degré différencient deux points du substrat, cet écart est sans doute écologiquement insignifiant.

Il n'en est pas de même pour la teneur en eau, la porosité, la concentration en gaz. En ce qui concerne ces éléments, sur de faibles distances les matériaux édaphiques peuvent accuser des différences considérables. Il importera d'en tenir compte.

D'autres facteurs de l'environnement n'influencent la faunule que selon une loi du type « tout ou rien » ou selon un seuil minimum; tel est le cas de la présence ou de l'absence d'un élément important de type abiotique ou surtout biotique (présence de telle bactérie, de tel prédateur, etc.) qu'il est licite d'extrapoler à l'ensemble du biotope.

a) Le facteur thermique.

Des enregistrements de température ont été réalisés tout au long de la période d'observation en utilisant la méthode de PALLMANN modifiée par BERTHET (1960). Quatre niveaux ont été distingués dans chacun des trois écosystèmes : température à l'air libre à 1,50 m du sol, température au ras du sol, température dans la litière et température dans la couche humifère.

Les relevés sont effectués ordinairement de 15 en 15 jours et les moyennes de température de chaque niveau obtenues à partir de 4 mesures.

Afin de mieux marquer les différences fondamentales entre les trois écosystèmes, les variations annuelles de la température à un niveau donné ont été réunies sur un même graphique.

1. Les variations de température dans la prairie et la chênaie, à 1,50 m du sol, sont reprises à la figure 3. A ce niveau, il y a fort peu de différences entre la peupleraie et la chênaie; tout au plus, le réchauffement de l'air est plus atténué dans la forêt de chênes puisque la feuillaison plus précoce amortit dès le tout début du printemps les effets de l'insolation directe. De même, l'air est moins vite refroidi au début de l'hiver en raison de l'écran des arbres moins vite défeuillé que dans la peupleraie. A part ces différences, la température moyenne de l'air à 1,50 m dans ces deux écosystèmes est sensiblement identique le reste de l'année. Pour cette raison, afin de ne pas surcharger le graphique, seules les fluctuations de température dans la chênaie et la prairie ont été dessinées à la figure 3. La comparaison des

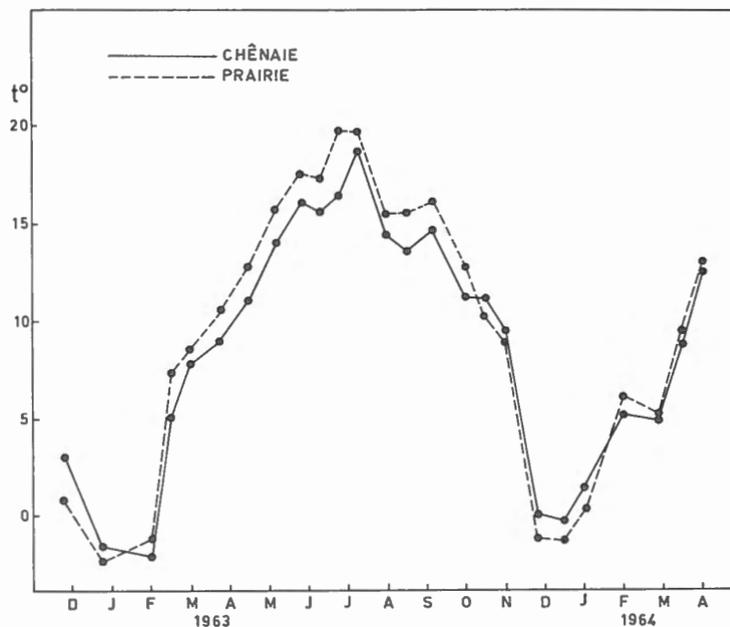


FIG. 3. — Comparaison de la variation annuelle de la température moyenne de l'air à 1,50 m dans la chênaie et dans la prairie.

deux tracés souligne l'effet d'amortissement des influences externes dû au couvert forestier, particulièrement démonstratif en été. Le même phénomène se marque pendant la période hivernale de façon moins accentuée mais assez perceptible.

De même, la figure 4, qui donne les variations de température dans la litière, accentue ces différences. On remarquera, en effet, que l'écart positif en faveur de la prairie se manifeste plus tardivement au printemps 1963, bien que, comme l'examen de la température de l'air à 1,50 m l'avait montré, l'acquisition de chaleur est plus rapide dans la prairie. Le ras du sol, et la litière par conséquent, sont encore sujets à des gelées nocturnes tard dans l'année (jusqu'à la mi-avril au printemps 1963, jusqu'à la mi-mars seulement au printemps 1964) ⁽¹⁾. De là, assurément, provient la différence entre les deux montées de la température vernale.

Au printemps 1963, les gelées post-hivernales, amorties dans la chênaie, ont été ressenties dans la prairie; la température de la litière de la prairie, par conséquent, s'élève

(¹) Bull. mensuel Inst. Roy. Mét. de Belgique (1963-1964).

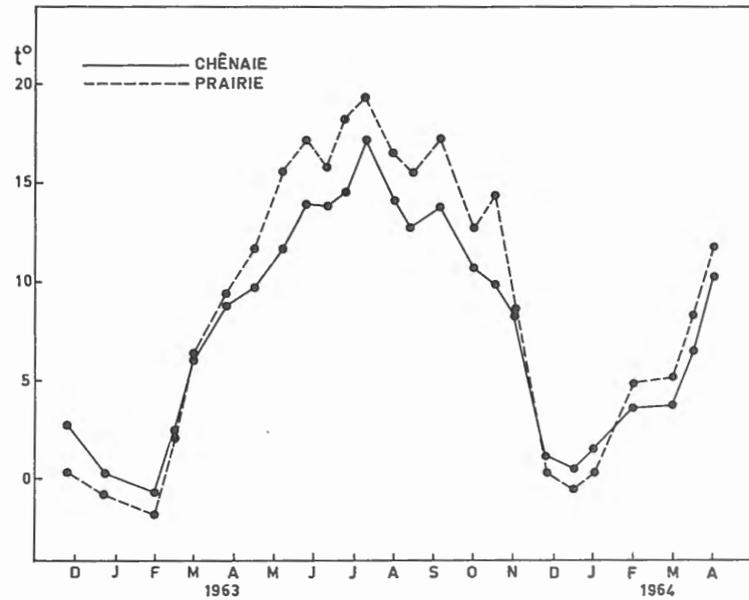


FIG. 4. — Comparaison de la variation annuelle de la température moyenne de la litière dans la chênaie et la prairie.

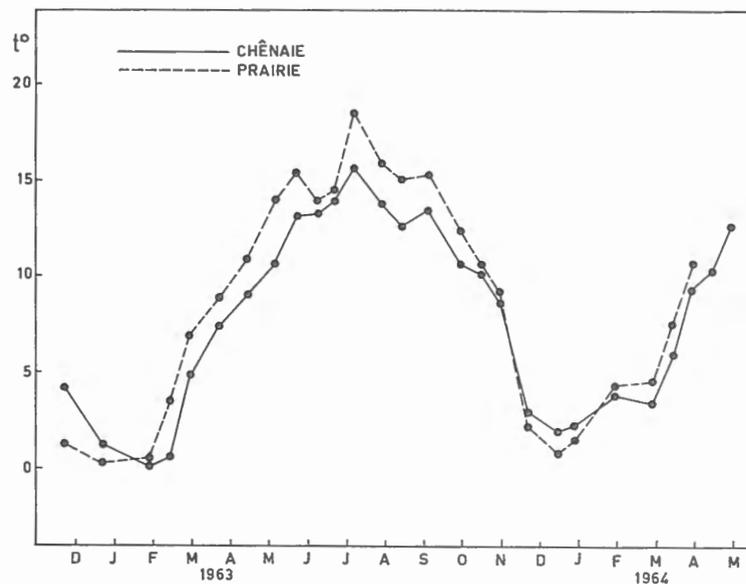


FIG. 5. — Comparaison de la variation de la température moyenne de la couche humifère dans la chênaie et la prairie.

moins vite malgré l'insolation directe qui produit l'échauffement des couches superficielles du sol. Ce dernier effet, lui aussi, s'atténue au fil du temps dans la forêt de chênes.

La figure 5 qui concerne les variations de température affectant l'humus de la chênaie et la couche humifère de la prairie ne fait que répéter ces différences, à un autre niveau toutefois. On remarquera, cependant, que l'humus de la prairie, subissant le réchauffement dû à l'insolation prévernale et protégé des dernières gelées, entre plus vite, comparativement à la couche humifère de la chênaie, dans une phase d'acquisition thermique que la litière manifeste plus tardivement (au printemps 1963 du moins) (¹).

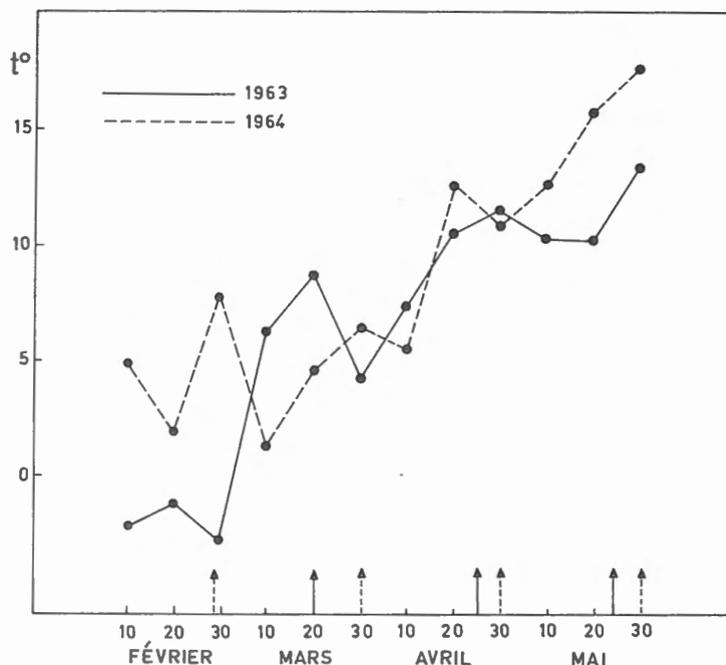


FIG. 6. — Comparaison de la température moyenne (intervalles de 10 jours) entre le printemps 1963 et celui de 1964 (enregistrement de l'Institut Royal Météorologique de Belgique).

Les flèches indiquent les dates des prélèvements de la faune.

Il est intéressant à plus d'un titre de mieux mettre en évidence les différences très importantes de la variation de température entre les printemps 1963 et 1964. La figure 6 reprend les températures moyennes de 10 en 10 jours (le mois de février étant supposé de 30 jours) telles qu'elles sont données par le Bulletin mensuel de l'Institut Royal Météorologique de Belgique. Bien que le niveau de température soit légèrement différent de celui qui règne dans les placeaux étudiés, la comparaison n'en est pas moins valable. C'est aux mois de février et de mai que les différences sont le plus accentuées. En 1963, la fin de l'hiver est normale et le réchauffement de l'atmosphère se marque régulièrement jusqu'à la fin du mois de mai. En 1964, par contre, la période prévernale a été singulièrement chaude, mais, un retour du froid

(¹) Rappelons qu'il s'agit de moyennes établies sur des intégrales de température et que, par conséquent, des différences de quelques dixièmes de degré sont importantes.

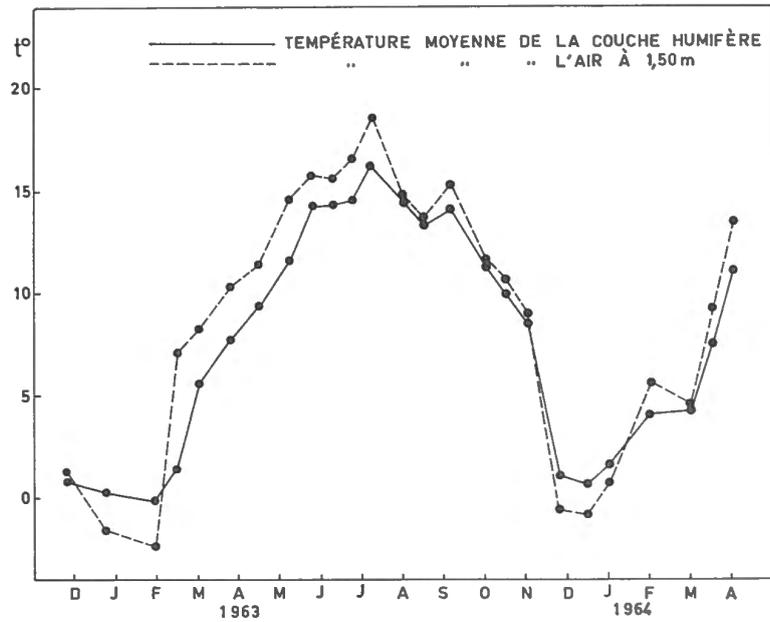


FIG. 7. — Comparaison de la variation annuelle de la température moyenne à deux niveaux dans la chênaie.

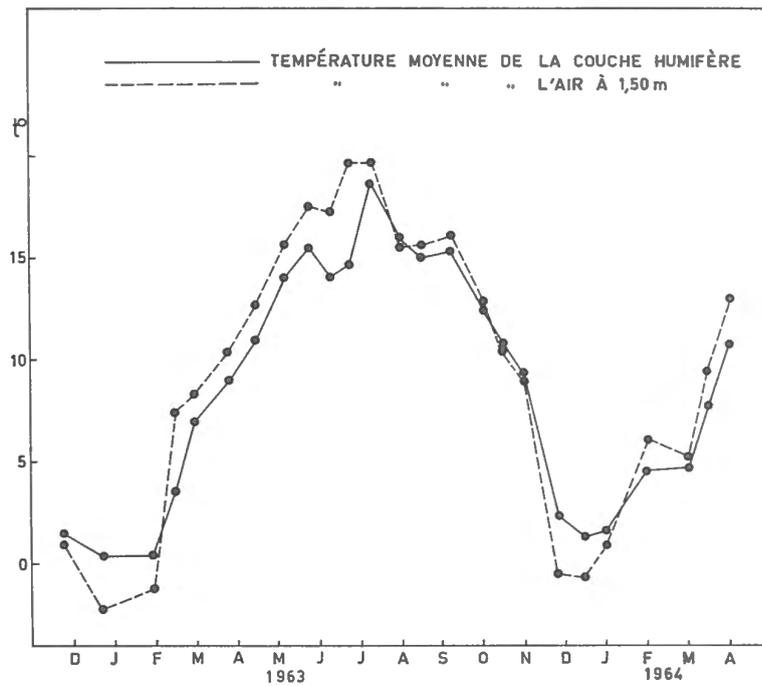


FIG. 8. — Comparaison de la variation annuelle de la température moyenne à deux niveaux dans la prairie.

à la mi-mars a certainement entraîné un choc biotique. Par après, la température atteint des valeurs estivales dès la deuxième décennie du mois de mai. Les prélèvements fauniques réalisés au cours de ces périodes (voir les flèches à la figure 6) montreront, dans quelle mesure, ces écarts ont influencé la phénologie des populations animales (voir le 2^e chapitre de la 2^e partie).

2. Si la comparaison des écosystèmes fournit des indications sur le macroclimat local, l'évolution de la température dans un même site fournit, de son côté, de précieux renseignements sur la valeur du bilan thermique en fonction des diverses strates et propre au « microclimat confiné » (PÉGUY, 1961).

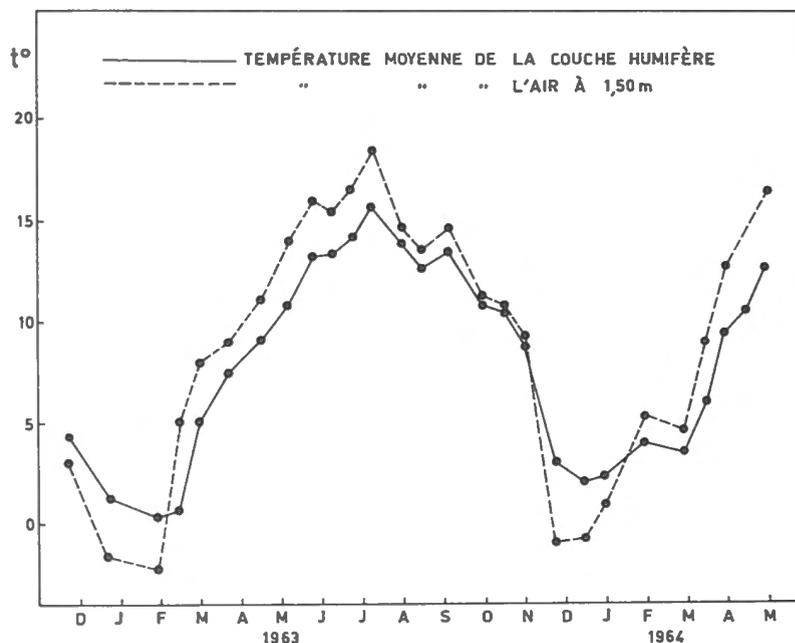


FIG. 9. — Comparaison de la variation de la température moyenne à deux niveaux dans la plantation de peupliers.

Les figures 7, 8 et 9 concernent les variations annuelles de température moyenne pour les trois écosystèmes (température de l'air à 1,50 m et température au niveau de la couche humifère). Les trois graphiques démontrent à des degrés divers des notions classiques et bien connues en microclimatologie, à savoir, la double inversion du gradient thermique avant et après la période hivernale, et le pouvoir tampon des litières minimisant les maxima de température estivale.

Dans le cadre de notre étude centrée sur la pédofaune, il est plus important d'analyser les différences entre la température de la litière et celle de la couche humifère. La figure 10 montre l'évolution des différences de la température moyenne entre les deux couches hologaniques de surface. Lorsque la différence est positive, l'humus est plus chaud que la litière, et inversement. De grands écarts s'observent dans la prairie juste avant la fauche d'une part, à la fin de l'automne lors du plein développement du regain d'autre part. Dans cet écosystème, le déficit de température de la couche minéralisée par rapport à la couche de fanes semble s'accroître régulièrement au fur et à mesure du développement de la végétation herbeuse. Il est normal que l'effet de tamponnement se manifeste avec une efficacité croissante

au fur et à mesure du développement des strates végétales. Dès la suppression de la végétation, les différences se marquent moins nettement, étant donné la ténuité de la végétation épiphytante, avec pour résultat d'égaliser la distribution thermique. Le même phénomène de tamponnement se reproduit lors du recû de la végétation à l'automne. En hiver, les gelées agissent de façon directe sur les fanes, la surface du sol reste malgré tout protégée, aussi bien, semble-t-il, que l'humus de la chênaie.

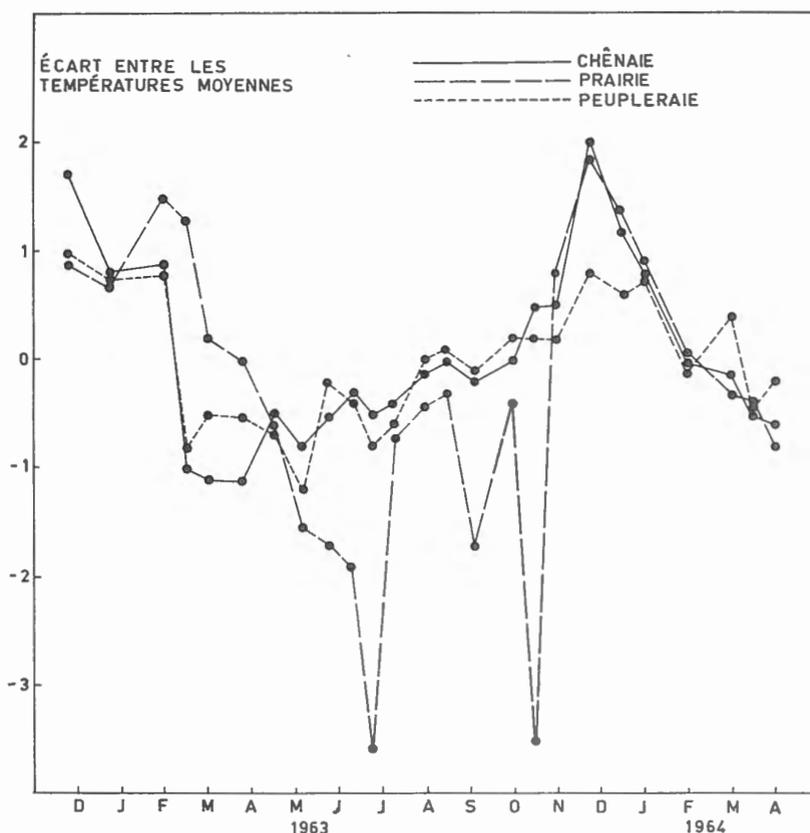


FIG. 10. — Evolution saisonnière de la différence de la température moyenne entre la litière et la couche humifère.

L'abscisse représente l'écart de température selon : t° humus — t° litière.

On aura remarqué que les dernières gelées nocturnes du début de 1963 exercent un effet prononcé en prairie : la couche de fanes est plus chaude que l'humus à partir de la fin d'avril seulement. Dans les deux sites boisés, par contre, l'inversion de la température s'effectue dès la mi-mars déjà. L'écart est plus accentué dans la chênaie vu la feuillaison plus précoce; en hiver, il s'annonce positivement en faveur de l'humus de la peupleraie plus rapidement que dans la forêt mésophile en raison de la chute foliaire hâtive.

Parmi les biotopes que concernent ces recherches, il en est un sur lequel les effets de la température sont particulièrement démonstratifs. Les troncs des arbres, en effet, offrent certaines propriétés microclimatiques très importantes du point de vue thermique. Notre intérêt s'est porté sur la face sud et la face nord des fûts en chênaie, deux situations singulièrement

contrastées. Il va de soi que l'échauffement des troncs dépend de leur orientation, de leur couleur (le cas du bouleau se passe de commentaire) et de leur rugosité. Ce dernier facteur est étroitement lié à la capacité en eau météorique retenue par le substrat ou eau rémanente (DES ABBAYES, 1932).

Les écorces à l'exposition sud représentent un des biotopes où les extrêmes de température sont les plus marqués; non seulement à l'échelle saisonnière mais également journalière, le cycle thermique est étonnamment accentué. Les valeurs suivantes sont très significatives, bien que, lors des deux relevés, la face sud des troncs n'était pas intégralement soumise à l'insolation (tabl. 4).

TABLEAU 4. — Exemples du cycle thermique journalier sur les troncs en fonction de l'exposition.

A. — LE 6 FÉVRIER 1964.

	11 h	14 h	17 h
Température de la face nord	9°	15°	11°
Température de la face sud	10°	25°	13°
Température de l'air	8°	16°	10°

B. — LE 6 JUIN 1964.

	11 h	14 h	17 h
Température de la face nord	17°	20°	15°
Température de la face sud	19°	30°	18°
Température de l'air	18°	21°	16°

En situation découverte, bien que l'arbre soit protégé par son propre feuillage, on peut enregistrer de plus grandes différences encore. TRAVÉ (1963) mesure au mois de janvier à 11 h 30 dans une région montagneuse les températures suivantes sur le tronc d'un érable :

- air : 8,3°;
- écorce ensoleillée : 33°;
- écorce non ensoleillée : 10,1°.

GERLACH (1929) note les valeurs suivantes sur l'écorce de *Picea abies*, la température de l'air étant de 30° : 42° pour la face sud-est, 43° sur la face sud, 47° sur la face sud-ouest, 30° sur la face nord.

Une particularité marquante de ce type de biotope est que le cycle journalier peut offrir de plus grands écarts que le cycle saisonnier lui-même. Selon l'étude de HAARLØV et PETERSEN (1952), le maximum de température de la face sud est atteint vers 14 h au mois de juillet, et vers 17 h 30 pour la face sud-ouest. Cette dernière cependant est celle où les maxima de

température sont les plus élevés (38° au Sud-Ouest et 33° au Sud pour une température de l'air de 17 à 18°). Si, par contre, le sous-bois est particulièrement dense, l'action directe de l'insolation s'atténue et les différences vont en diminuant.

b) Le facteur hydrique.

1° Les précipitations.

La figure 11 montre le régime des précipitations durant la période expérimentale d'après les relevés de la station pluviométrique d'Heverlee. Le tracé A concerne la lame d'eau reçue au sol en situation découverte comme c'est le cas pour la prairie. Les intervalles de temps du

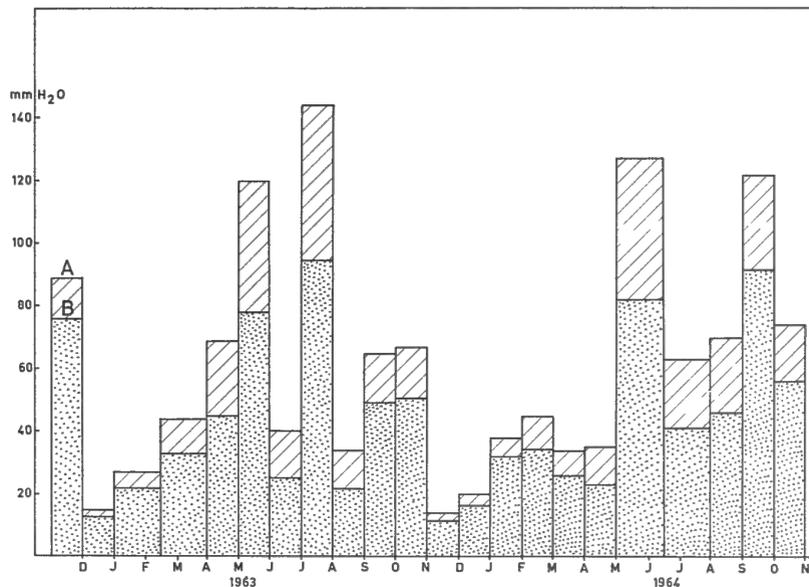


FIG. 11. — Répartition des pluies par périodes séparant les prélèvements.

graphique correspondent aux dates où les prélèvements de la faune ont été réalisés. On remarque que la cote udométrique est très inégalement distribuée au cours de l'année. En 1963, il semble que des périodes déficitaires apparaissent au début de juillet et au mois de septembre. En 1964, ce sont les mois d'avril et de mai qui ont été peu arrosés; on se rappellera que la température était déjà assez élevée lors de cette époque de l'année.

La normale des précipitations annuelles se situe, dans nos contrées, autour de 800 mm d'eau; en 1963, les pluies totalisent 750 mm, valeur proche de la normale. Par contre, en 1964, apparaît un net déficit puisque la pluviosité n'a pas dépassé 650 mm d'eau. Ainsi se précisent déjà les différences fondamentales entre les deux années de l'expérimentation : en 1964, la température moyenne a été supérieure à celle de 1963 tandis que la pluviosité fut déficitaire.

Le tracé B de la figure 11 se rapporte aux deux écosystèmes boisés : peupleraie et chênaie. On considère, en effet, que la quantité d'eau effectivement reçue au sol est directement influencée par l'interception des frondaisons forestières (NOIRFALISE, 1952; GALOUX, 1963). Dans notre cas, en première approximation, nous reprendrons les coefficients d'interception établis par NOIRFALISE (1962) pour des types forestiers semblables aux nôtres. Nous admettrons, par conséquent, que la pluie réellement reçue au sol représente 85 % des

précipitations pendant la période de dépouillement hivernale (mi-novembre à mi-mars), 75 % durant les époques de feuillaison et défeuillaison (mars-avril et octobre-novembre) et 65 % pendant la pleine période d'activité végétative (de mai à septembre). Ce sont ces valeurs corrigées de la cote udométrique qui ont été retenues pour la chênaie et la peupleraie (tracé B de la fig. 11) ⁽¹⁾.

L'écoulement le long des troncs ne représente qu'une atténuation faible et purement locale de l'interception. Un récent travail de POOLE (1962) s'est attaché à déceler l'influence de ce facteur sur les Collemboles de la litière, et à montrer son importance. Précisons, cependant, que contrairement à la règle générale, cet auteur constate que l'humidité des couches organiques et du sol va en augmentant à mesure que l'on s'éloigne du pied des arbres. De même, HAYES (1965), sans préciser l'existence d'un gradient d'humidité le long d'un transect issu de la base des troncs, ne constate aucune différence de densité pour quatre espèces de *Phthiracaroides*.

De toute façon, nos prélèvements n'ont jamais approché la base des troncs à moins de 3 m.

2° Teneur en eau du substrat.

Il est certes hasardeux de confronter l'état d'hydratation de matériaux aussi peu comparables que des litières, des couches humifères, des mousses et des sols minéraux. Le contenu en eau est différent selon la nature du substrat; la capacité en eau de rémanence n'atteint pas le même niveau tandis que le potentiel de rétention dépend de la porosité, par ailleurs fort diverse.

Pour une même teneur en eau, la valeur du pF des matériaux sera très différente. C'est la teneur en eau d'un même matériel qu'il importe par conséquent de comparer. Tout au plus est-il licite de rapprocher des substrats dont les propriétés sont analogues (litières avec litières, mousses avec mousses,...). Un autre point de comparaison possible est la variabilité de l'hydratation entre deux substrats très différents, indépendamment de sa valeur propre.

La figure 12 montre la valeur moyenne de la teneur en eau ⁽²⁾ des 25 unités prélevées à chaque période dans les six biotopes principaux. Les chiffres correspondants représentent la hauteur des précipitations (exprimées en mm) de la période couvrant 8 jours avant la prise des 25 unités. D'une manière générale, les fluctuations dans les trois litières sont concordantes; en effet, les valeurs minimales en avril et juillet 1963 et en avril et en mai 1964 se retrouvent dans les trois biotopes de surface. Ces époques, où la teneur en eau des litières atteint une faible valeur, sont celles-là même dont la pluviosité semblait déficitaire.

On entrevoit de façon assez claire les effets conjoints de la température et des précipitations. Ainsi, bien que 8 jours avant le prélèvement des matériaux en octobre et en novembre 1963 et en janvier 1964 les pluies aient été très faibles, l'hydratation ne semble pas en subir les conséquences. Inversement, en avril et en mai 1964, bien que les valeurs pluviométriques soient assez favorables (13 et 28 mm), l'état d'hydratation paraît déficitaire, en raison de la température estivale régnant à cette époque. A ce moment, le plein développement végétal était loin d'être réalisé, et les caractéristiques de rétention hydrique du sous-bois s'en sont ressenties.

⁽¹⁾ On aurait pu, bien sûr, tenir compte des différences temporelles des feuillaisons et défeuillaisons de ces deux écosystèmes. Ce souci de rigueur, cependant, n'apporterait que peu de modifications aux résultats dégagés.

⁽²⁾ Exprimée par le rapport $\frac{\text{poids d'eau}}{\text{poids frais}} \times 100$.

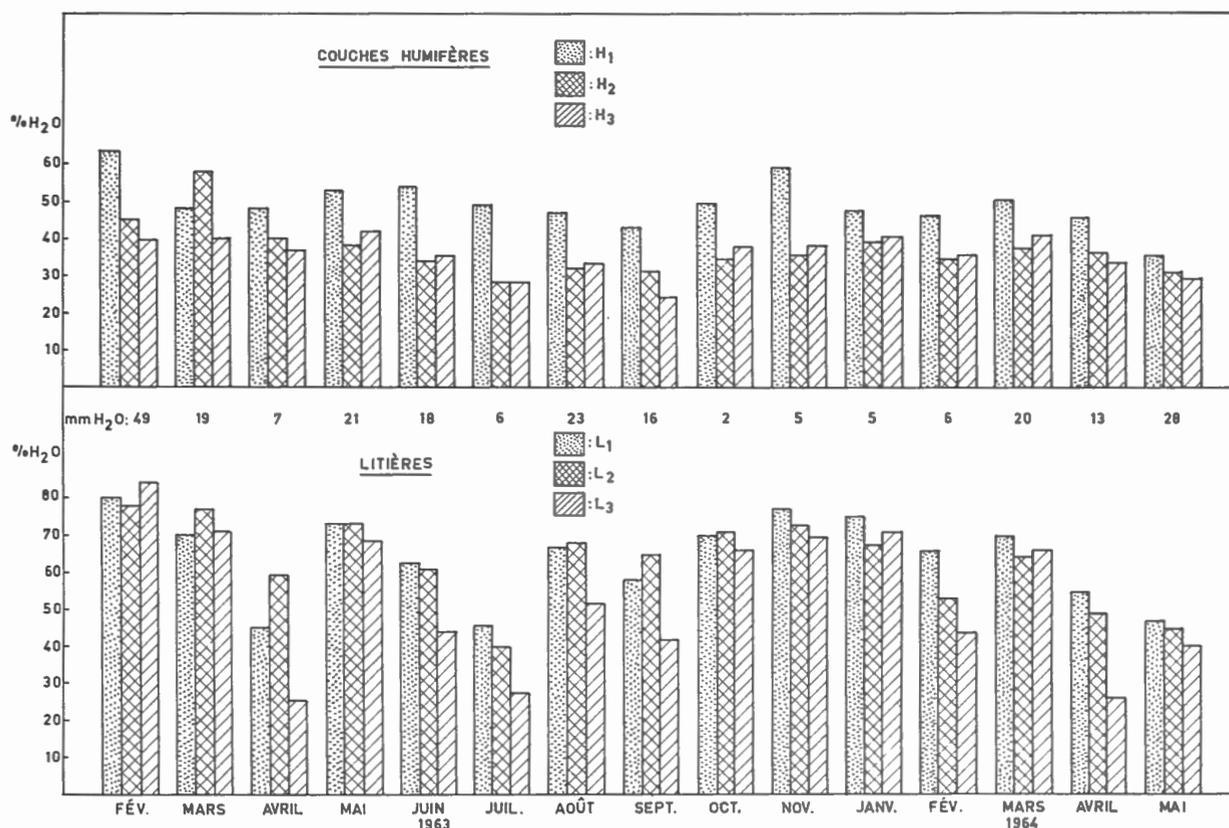


FIG. 12. — Teneur en eau moyenne du substrat dans les 6 biotopes principaux.
L'histogramme du haut concerne les couches humifères, celui du bas les litières.
Les nombres représentent les précipitations (mm d'eau) pendant les 8 jours précédant le prélèvement.

Si l'on envisage la moyenne de la teneur en eau (exprimée par rapport au poids frais) de chacun des 15 prélèvements comme 15 estimations indépendantes (ce qui vu l'intervalle de 30 jours est certainement le cas) on peut en déterminer la variabilité. Le tableau 5 donne les paramètres qui nous intéressent à ce sujet.

TABLEAU 5. — Variabilité annuelle de la teneur en eau du substrat, établie sur 15 valeurs moyennes de l'hydratation.

	Variabilité absolue (Variances)	Variabilité relative (Coefficient de variation)
Litière de la chênaie (L ₁)	129	18 %
Litière de la prairie (L ₂)	128	18 %
Litière de la peuperaie (L ₃)	364	36 %
Humus de la chênaie (H ₁)	42	15 %
Couche humifère de la prairie (H ₂)	53	20 %
Mousses humifères de la peuperaie (H ₃) ...	27	15 %

Le biotope où la teneur en eau des matériaux est la plus variable est assurément la litière de la peupleraie. Les valeurs extrêmes enregistrées sont 25 et 85 %. Aux périodes défavorables, la déshydratation des feuilles de peuplier se marque bien plus nettement que dans la litière de la prairie ou de la chênaie. D'un autre côté, il semble que la variabilité relative de la teneur en eau dans la couche humifère des deux écosystèmes boisés diffère de celle de l'humus de la prairie. L'effet tampon des diverses strates végétales s'y manifeste sûrement avec plus d'efficacité.

L'hydratation des autres biotopes de la chênaie est représentée à la figure 13. Nous disposons de deux estimations de la teneur en eau des matériaux, l'une se rapporte au 8 juin et l'autre au 25 septembre 1964.

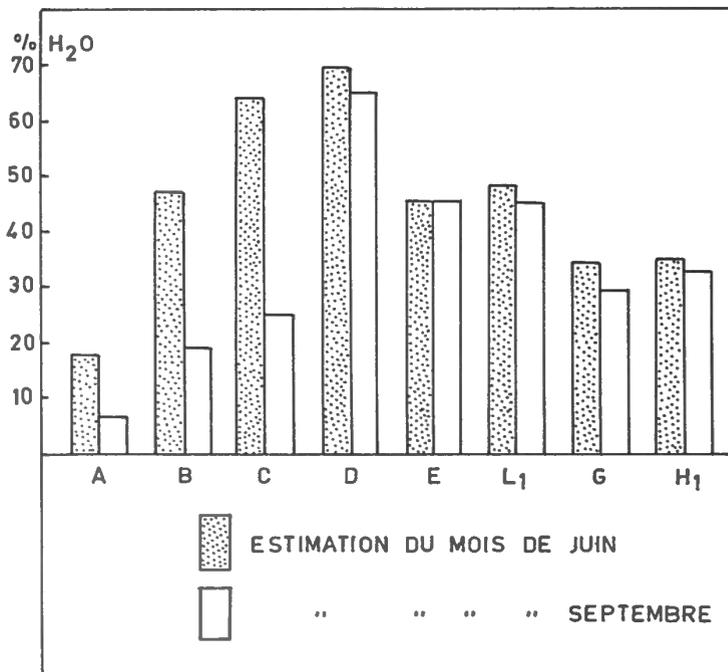


FIG. 13. — Teneur en eau moyenne du substrat dans les biotopes de la chênaie.

Quelques faits importants se dégagent de la confrontation des deux valeurs. Les substrats verticaux (biotopes corticoles : A, B et C) semblent accuser une variation considérable de la teneur en eau. Ils subissent l'influence directe du ruissellement le long des troncs qui inonde les cavités corticales. Par ailleurs, un écoulement rapide se réalise d'autant mieux que l'effet de la gravitation n'est nullement freiné par une capacité de rétention considérable (sauf peut-être dans les mousses dont le couvert est d'ailleurs très faible). L'évaporation, elle aussi, accentuée par l'insolation directe et par l'influence du vent, agit dans un sens défavorable ⁽¹⁾.

Les fortes différences constatées entre les deux estimations pour les biotopes corticoles ont pour origine le fait que lors du premier prélèvement (8 juin 1964) des pluies abondantes

⁽¹⁾ Un avantage résulte cependant de cette situation : tant qu'il persiste de l'eau disponible, l'évaporation maintient en surface, même ensoleillée, une mince couche d'air à degré hygrométrique élevé.

avaient sévi l'avant-veille, la veille et le jour-même, tandis que le prélèvement de septembre couvre une période relativement sèche.

A l'inverse des premiers, les autres biotopes (biotopes lignicoles et épiédaphiques) ne montrent que peu de variations de la teneur en eau entre les deux prélèvements. Le pouvoir de rétention de ces substrats est certainement élevé, et malgré les fortes pluies, le potentiel d'hydratation ne semble pas avoir touché à la saturation, à cause d'un excellent drainage.

5. AUTRES COMPOSANTES MÉSOLOGIQUES.

1. Le pH des couches holorganiques de surface n'est guère très différent d'un écosystème à l'autre par suite de l'identité pédologique foncière des placeaux; les divergences ont une origine purement locale. Quelques mesures de pH (4 précisément, en avril, juin, août et septembre) ont été effectuées au cours de la période d'expérimentation. Dans chacun des six biotopes principaux, le substrat semble légèrement s'acidifier au cours des mois d'été. Ce phénomène, qui n'est pas toujours observable, s'explique par la teneur croissante en CO₂ des couches holorganiques en rapport avec le développement de la rhizosphère et la prolifération des organismes édaphiques (respiration du sol).

Les valeurs moyennes du pH sont les suivantes :

L ₁	5,3,
H ₁	5,4,
L ₂	5,5,
H ₂	5,5,
L ₃	6,0,
H ₃	5,8.

Il est admis que, dans nos contrées, le pH d'un « mull » se situe entre 5,6 et 7,5; les déterminations de la peupleraie s'inscrivent entre ces limites. Le pH des « moders » oscille généralement entre 4,0 et 5,8, valeurs qui cadrent bien avec les observations réalisées dans la chênaie.

Ces caractéristiques rejoignent assez bien les conclusions dégagées de l'étude de la végétation.

Parmi les biotopes dépendant de la chênaie, l'ensemble des mousses terricoles est celui qui offre le plus de relations avec le milieu édaphique proprement dit. Le pH de ce biotope se situe autour de 4,5; c'est, par conséquent, un complexe hémiedaphique très acide, comme la présence de *Catharinea undulata* semblait d'ailleurs l'indiquer.

2. Le rapport C/N des litières est certainement un élément de première importance pour la faune. Il est certain, en effet, que selon la teneur en carbone et en azote des différentes essences végétales, l'évolution et la transformation de la matière organique suivront des voies différentes. Il semblerait, selon WITTICH (1943), que la vitesse de décomposition de la litière est inversement proportionnelle au rapport C/N, et la quantité de litière ingérée par les Collemboles (DUNGER, 1956) et par les Lombrics (LINDQUIST, 1941) est d'autant plus grande que le rapport C/N est petit.

D'une synthèse de recherches relative à la teneur en calcium et au rapport C/N des litières en fonction de l'activité de la faune, NEF (1957) conclut de la manière suivante : « De cet ensemble, on peut tirer les règles suivantes : les litières riches en calcium, à rapport C/N faible (c'est-à-dire à teneur élevée en azote), seront mangées plus activement par les animaux

et tendent à former un mull. Dans les conditions inverses, l'activité de la faune est faible, l'humus formé est mauvais ou en faible quantité ».

Selon DUCHAUFOUR (1965), les espèces végétales dont les feuilles sont caractérisées par un rapport C/N bas ⁽¹⁾, sont dites « améliorantes », elles donnent une litière se décomposant activement (formation d'un « mull actif »).

En fait, au point de vue pédologique, le rapport C/N est un très bon index de l'activité protéolytique et ammonisante, partant, de la vitesse de minéralisation. Au point de vue zoologique cependant, il importe de faire quelques réserves. Il est bien entendu que même si la minéralisation passe pour excellente (rapport C/N très bas), la teneur en matériaux organiques doit également retenir l'attention. Si l'apport organique au sol reste très bas et si l'humus formé contient une forte proportion d'azote, les conditions ne seront pas nécessairement idéales à l'épanouissement d'une faune abondante et variée ⁽²⁾.

Sous ces conditions, il importe donc de considérer simultanément l'apport organique, le taux de matières organiques, le taux d'azote et le rapport C/N. La teneur en bases (Mg et surtout Ca) varie considérablement d'une essence végétale à l'autre et même pour la même espèce d'arbre selon la roche mère. RÜHL (1957) indique que des hêtres plantés sur des sols dont la roche mère est différente donnent des feuilles dont la teneur en calcium varie dans le rapport de 1 à 5. Une telle expérimentation démontre l'obligation de déterminer ce paramètre dans le cadre d'une recherche locale, vu le grand nombre d'animaux édaphiques calcicoles (Lombrics, Diplopodes, Isopodes,...).

Le tableau 6 présente les principales caractéristiques chimiques des biotopes concernés par nos recherches ⁽³⁾. Vu l'importance des données exposées dans ce tableau, il est essentiel de souligner quelques aspects de la composition chimique des matériaux. La litière de la chênaie et celle de la peupleraie semblent disposer du même potentiel initial en carbone et en azote; le rapport C/N est relativement élevé et, selon les normes signalées par BURGESS (1967), semble indiquer une certaine pauvreté en azote. La teneur brute en Ca est assez différente, les feuilles de peuplier étant bien plus riches à cet égard que les feuilles des essences de la chênaie.

Les fanes de la prairie sont nettement moins riches en carbone, en azote et en calcium. La végétation, par sa nature même, engendre une litière dont la composition chimique est différente (la teneur en lignines intervient sans doute pour une grande part). Les trois litières ont un rapport C/N quasi identique; ce fait indique que la richesse relative de la matière première de l'humus est presque équivalente. Les trois couches humifères (H₁ - H₂ - H₃) présentent également un rapport C/N du même ordre de grandeur; cet indice informe, au point de vue strictement pédologique, sur la vitesse de minéralisation. Nonobstant, c'est la quantité elle-même d'azote, en valeur absolue, qu'il importe de considérer. D'une certaine manière, si la vitesse potentielle de minéralisation (mesurée par le rapport C/N) semble la même dans les trois écosystèmes, c'est le débit qui doit retenir notre attention dans l'analyse des peuplements animaux.

En prenant pour base l'apport organique brut au sol, on constate que, par unité de surface, c'est la litière de la peupleraie qui est la plus riche en carbone, en azote et en calcium.

⁽¹⁾ L'orme, par exemple, présente un rapport C/N de 26 (TSURU, 1967); pour le pin d'Écosse, par contre, il est de 91 (WITTICH, 1953).

⁽²⁾ Ce serait le cas des biotopes à faune temporaire (larves de Diptère, par exemple) comme les aulnaies eutrophes. [Selon WITTICH (1961), les feuilles d'aulne, en effet, ont en moyenne un rapport C/N de l'ordre de 16].

⁽³⁾ Analyses effectuées par le Service Pédologique de Belgique.

TABLEAU 6. — Composition chimique des biotopes.

A. — BIOTOPES HÉMIÉDAPHIQUES.

	% C	% N	C/N	% Ca	Apport organique/ m ² /an	C/m ² /an	N/m ² /an	Ca/m ² /an
L ₁	49	1,064	46	0,440	430 g	210 g	4,61 g	1,91 g
L ₂	37	0,700	53	0,215	210 g	80 g	1,47 g	0,45 g
L ₃	50	0,989	51	0,665	480 g	240 g	4,75 g	3,19 g
H ₁	17	0,693	24	0,190	—	—	—	—
H ₂	7	0,308	23	0,095	—	—	—	—
H ₃	12	0,448	27	0,135	—	—	—	—
G	12	0,398	31	0,075	—	—	—	—

B. — BIOTOPES CORTICOLES ET LIGNICOLES.

	% C	% N	C/N
A et B	52	0,146	364
C	43	0,426	100
D	55	0,199	277
E	55	0,316	173

La pauvreté organique de la prairie apparaît sans équivoque, surtout dans l'horizon humifère désigné, à juste titre, comme couche minéralisée (7 % de carbone et 0,308 % d'azote seulement) ⁽¹⁾.

Rappelons que l'analyse de la végétation avait démontré l'existence d'une nette différence de nitrification dans les deux formations forestières, l'une offrant un humus de type « moder », l'autre un type apparenté au « mull ». Dans la peupleraie le rapport C/N de l'humus proprement dit ⁽²⁾ est de 18 (seul paramètre pédologique dont nous disposons pour ce biotope). On comprendra mieux, par conséquent, l'apparente contradiction entre l'analyse de la végétation et la comparaison de la composition chimique des biotopes H₁ et H₃. Les mousses, en effet, tendent à former une accumulation d'humus du type « moder » qui voisine avec le « mull » touchant au sol non recouvert par les bryophytes.

⁽¹⁾ La faible représentation des légumineuses ne justifie pas, à notre sens, une fixation d'azote atmosphérique plus élevée que celle de la chênaie ou de la peupleraie; ce dernier écosystème, étant donné l'abondance des aulnes, serait le plus favorisé à ce point de vue.

⁽²⁾ Le biotope H₃, rappelons-le, est constitué des mousses humifères couvrant le sol de la peupleraie à raison de 70 à 80 %.

On aura remarqué que les biotopes corticoles et lignicoles sont nettement saturés en carbone par rapport à l'azote qui est déficitaire (caractère commun dû à la surabondance du bois). La présence des mousses au bas des troncs (biotope C) atténue un peu le déficit azoté grâce à la concentration protéique due au végétal. De là provient une légère tendance à la formation d'une couche humifère mince à lente minéralisation (C/N=100). Par la présente étude qui vise à définir les conditions de vie des peuplements fauniques, ces caractéristiques sont importantes pour les groupes de Macroarthropodes principalement.

3. Outre le vent (dont l'influence se manifeste sur les biotopes corticoles et les litières), il est encore un facteur important dans les biotopes hémiedaphiques et surtout dans les couches humifères. L'aération et la composition atmosphérique du sol, si elles dépendent de la porosité, sont également sous l'influence de l'activité de la faune et de la flore qui tend à élever la concentration en CO_2 (« activité biologique du sol »).

Un certain antagonisme existe entre l'eau et l'air, après les pluies surtout, lorsque l'engorgement des cavités persiste par suite d'un mauvais drainage (sols à mauvaise structure dans lesquels la porosité non capillaire ou macroporosité est faible). Il peut en résulter un état d'asphyxie se répercutant sur la couche humifère. Dans notre Mémoire de 1965 nous avons fait état de mesures concernant la pression partielle de l'oxygène dans le sol, à 30 cm de profondeur, après une pluie (EGE, 1916). Rappelons que la teneur d'oxygène dans les pores est de 153 mg Hg (158 dans l'air); 6 heures après la précipitation, elle est de 63 mm; passé 12 heures, elle atteint une valeur minimale de 46 mm, pour remonter à 129 mm après 36 heures. Cet état d'engorgement peut se prolonger lors des périodes très pluvieuses. Il se répercutera, de façon fort atténuée cependant, sur la couche humifère. Il s'agit néanmoins d'un état passager auquel les animaux euédaphiques sont probablement adaptés. Les situations les plus favorables pour la faune résultent, par conséquent, d'un compromis entre ces différents facteurs, car si l'eau peut avoir, par excès, une action néfaste, elle est indispensable au maintien de l'humidité relative et de la vie de la biocénose. Dans la plupart des sols, lorsque la masse aqueuse représente 30 % environ du poids des matériaux, l'humidité relative se situe au-dessus de 90 % (THAMDRUP, 1939).

On admet que lorsque la capacité en air d'un sol se situe en dessous de 10 %, l'aération est insuffisante (PENNAN, 1940; DUCHAUFOUR, 1965); la croissance des racines et l'activité faunique sont alors inhibées. De telles situations ne sont pas rares (voir MURPHY, 1955) et surviennent principalement en hiver lorsque l'activité faunique est déjà sérieusement ralentie. Il est donc évident que les principaux facteurs qui conditionnent le comportement des animaux dans un système tel un sol ou un humus sont l'eau, la température, la porosité et l'atmosphère régie par l'équilibre O_2 - CO_2 (COLLIS-GEORGE, 1959; KEVAN, 1965). La teneur en CO_2 de l'atmosphère du sol est bien plus élevée que dans l'air normal. Dans un sol de prairie bien aéré, elle peut atteindre 0,3 % à 5 cm, 1,5 % à 8 cm et 8 % à 1 m (LEBRUN, 1963).

Malgré l'intense dégagement de CO_2 dû à l'activité des organismes, les horizons superficiels du sol (humus) contiennent rarement plus de 3 % de CO_2 . La plupart des auteurs sont d'accord sur ce point (COIFFAIT, 1958; BACHELIER, 1963; COMBER et TOWNSEND, 1964; JACKSON et RAW, 1966, etc.), et sont unanimes pour affirmer que des concentrations de cet ordre n'affectent pas la faune (compte tenu des adaptations telles que la rétention d'une bulle d'air autour du corps comme chez certains Collemboles).

Cependant, le CO_2 est déjà toxique à de faibles concentrations; pour certains Oribates, la dose létale se situe déjà à partir de 1,9 % (MOURS, 1962b). De plus malgré sa vitesse de diffusion rapide, la concentration de ce gaz ne se répartit pas uniformément dans le sol; il est

probable, en effet, que les animaux sensibles à la toxicité du dioxyde de carbone évitent les agrégats de racines ou de micro-organismes.

Cet important facteur mésologique agirait donc de façon permanente comme facteur limitant (sur les espèces sensibles et mal adaptées) et temporairement lors des phases de dégagement très intense de CO₂ ou d'engorgement des cavités édaphiques (le renouvellement de l'air étant notablement ralenti en cas de drainage insuffisant).

6. SYNTHÈSE DES CONDITIONS DE VIE ET IMPÉRATIFS ÉCOLOGIQUES DES BIOTOPES.

1. Comme le précédent exposé s'est efforcé de le démontrer, au sein d'un seul écosystème, la chênaie à charme, se rencontrent des conditions de vie excessivement variées. Indépendamment du macroclimat, les impératifs microclimatiques s'expriment selon des amplitudes très différentes d'après les habitats. De même, le potentiel énergétique, les sources de nourriture et l'espace vital atteignent sûrement des niveaux bien distincts dans chaque biotope.

On peut synthétiser l'ensemble des conditions de vie des biotopes explorés sous forme d'un schéma construit selon trois lignes de force : la richesse en matériaux organiques, l'humification ou la vitesse de décomposition organique et les exigences des conditions locales microclimatiques (température et hygrométrie principalement). La richesse en matériaux organiques, connue avec précision cependant, est répartie selon quatre classes : très élevée (classe 1), élevée (classe 2), moyenne (classe 3) et faible (classe 4). La qualité de l'humification est groupée sous les mêmes appellations, tandis que les exigences abiotiques des habitats nous amènent à les considérer comme peu exigeants (classe 1), moyennement exigeants (classe 2), exigeants (classe 3) et très exigeants (classe 4). Le tableau 7 présente le classement des biotopes selon ces trois critères. Cette hiérarchie peut être résumée en donnant à chaque biotope une valeur égale à la somme des rangs qu'il occupe dans chacun des trois classements. Bien que partiel et fort subjectif, ce rangement contribue à mieux percevoir les aspects favorables ou défavorables des biotopes. Ainsi, on se rend très vite compte que le biotope corticole à l'exposition sud est de loin le moins favorable puisqu'il atteint la cote 9 (1+4+4). Les deux couches holorganiques de surface de la prairie, les écorces humides à l'exposition nord et les mousses terricoles semblent, selon les trois critères choisis, présenter des conditions mésologiques à peu près identiques, assez peu propices. Les biotopes les plus favorisés, à tous points de vue, sont les couches holorganiques de surface de la chênaie et de la peupleraie, avec, étant donné les conditions mésologiques générales, une nette préférence pour la litière et l'humus de la forêt mésophile.

Dans une autre perspective, on se rappellera que les 12 biotopes comprennent, selon le cas, 3 groupements muscicoles, 3 groupements litiérics, 4 groupements humicoles, 3 groupements corticoles et 2 groupements lignicoles. Dans chacun de ces groupements, on peut également préjuger des conditions générales d'existence offertes à la faunule. Ainsi, en ce qui concerne les mousses, par exemple, on distinguera dans un sens décroissant selon notre impression de prospérité de l'habitat, les mousses humifères bien tamponnées (H₃), les mousses corticoles à légère humification (C) et les mousses terricoles pauvres en matériaux organiques (G).

2. On se doit de rappeler quelques traits particulièrement intéressants dégagés de l'analyse des conditions de vie des milieux. Tout d'abord, au point de vue climatique, il n'est

TABLEAU 7. — Classement des biotopes selon trois critères majeurs (voir texte).

Classe	Richesse organique	Humification	Exigences
1	L ₃ -L ₁ -D-E-B-A-C	H ₃ -H ₁ -H ₂	H ₁ -H ₃
2	L ₂	L ₃ -L ₁ -L ₂ -C-G	L ₁ -H ₂ -G-L ₃ -D-E
3	H ₁ -H ₃ -G	D-E-B	L ₂ -C-B
4	H ₂	A	A

pas inutile de souligner encore les écarts thermiques et pluviométriques entre le printemps 1963 et celui de 1964 (voir fig. 6 et 11), les différences entre écosystèmes et entre les diverses strates d'un même écosystème. De même, les divergences de température et d'hydratation des biotopes corticoles contrastent bien avec les conditions de vie des autres biotopes explorés.

Rappelons également, que des litières et humus dont le rapport C/N (et, par voie de conséquence, semble-t-il, la vitesse de minéralisation) est sensiblement identique, présentent un potentiel énergétique et des propriétés chimiques bien différents.

3. Du point de vue physique, les conditions de vie dans les sols (litières et humus y compris) résultent d'un équilibre entre la température, l'eau et l'air. Si le sol humide conduit dix fois mieux la chaleur qu'un sol sec (GEIGER, 1950; DALENIUS, 1962a; COLLIS-GEORGE, 1959), l'oxygène risque de faire défaut lors des périodes d'engorgement hydrique. Si la texture est riche en cavités et larges pores, l'oxygénation sera abondante, mais l'eau peut rapidement manquer. Quel que soit le compromis réalisé dans le biotope, on peut en déterminer le facteur minimum, c'est-à-dire l'élément écologique le plus influent, parce que le plus déficient. Dans les biotopes inondés, l'oxygène est le facteur minimum, la production de la phytocénose (et, logiquement, de la zoocénose) est eutrophe à dystrophe (voir KÜHNELT, 1960). Aucun des biotopes inventoriés dans ce travail ne peut se rattacher à ce type; ce ne sera le cas que temporairement. Le facteur minimum des biotopes humides est la température; c'est le cas de la plupart des biotopes inventoriés, dont la production peut être considérée comme eutrophe à dystrophe. Enfin, les habitats secs ont non seulement une production oligotrophe mais subissent une carence sur deux fronts : l'eau et la nourriture. Telle est la situation des biotopes corticoles.

CHAPITRE II.

QUELQUES ASPECTS TECHNIQUES DE L'ÉTUDE.

1. PRÉLÈVEMENT DE LA FAUNE.

1° Modalités.

Initialement, nous avons prévu de recouvrir une année complète d'observation à raison d'un prélèvement faunique mensuel. Au cours de l'étude, il a été décidé de prolonger la période expérimentale de façon à englober deux années pour la chênaie, une deuxième fois l'époque de prolifération faunique (à savoir le printemps) pour la prairie et la peupleraie.

Ce sont essentiellement les grosses différences mésologiques entre les phénophases prévernale et vernale de 1963 et 1964 (voir chap. I), qui nous ont incité à poursuivre les recensements fauniques. Rappelons encore que des prélèvements ont été réalisés en nombre assez variable (voir chap. III) dans les biotopes annexes de la chênaie, à deux époques de l'année : en mai et en octobre 1964.

Le tableau 8 montre la répartition dans le temps des 20 relevés opérés dans la chênaie (n°s 1 à 42) et des 15 relevés effectués dans la prairie (n°s 43 à 72) et dans la peupleraie (n°s 73 à 102).

En pratique, on a prélevé 25 unités dans chaque biotope (L_1 , H_1 ,...) à chaque temps, ce qui représente un total de 2.550 unités de prélèvement.

Ces 25 unités paraissent assez bien convenir aux buts poursuivis. On peut estimer, en effet, que l'erreur relative à l'estimation de la densité est satisfaisante ($E_d < 30\%$) pour les populations abondantes (plus de 500 individus au m^2) et moyennement agrégées (voir BERTHET et GÉRARD, 1966). Ce calcul se base sur une surface unitaire de 50 cm^2 (voir ci-dessous), ce qui équivaut à l'aire d'une sonde d'un rayon de 4 cm. De plus, le nombre de 25 unités semble constituer un maximum au regard du travail d'identification et de comptage des animaux puisque les diverses répétitions réalisées au cours de l'année nous obligent à trier 2.550 unités de prélèvement.

Ces unités ont en général un volume de 80 à 100 cm^3 ; la surface prélevée oscille donc, selon l'endroit prospecté et l'époque de l'année (ce facteur intervenant surtout pour la litière de peuplier), entre 40 et 60 cm^2 . On admettra que sur l'ensemble de l'année, la surface unitaire est voisine de 50 cm^2 . Dans la prairie, cependant, les échantillons ont été pris au moyen d'une sonde recouvrant 20 cm^2 ; les unités d'échantillonnage oscillent dès lors autour de 40 cm^3 pour l'un et l'autre des deux biotopes explorés (L_2 et H_2).

Pour les trois écosystèmes (chênaie, prairie, peupleraie) les unités ont été prises localement par paire, en ce sens qu'une unité de litière donnée coïncide avec l'unité d'humus sous-jacente. Dans chacun des trois écosystèmes les prélèvements ont été poursuivis dans un plateau dont l'aire fut limitée à 100 m^2 ($10\text{ m} \times 10\text{ m}$).

2° Extraction de la faune.

Au laboratoire, les unités de prélèvement sont pesées puis déposées à l'extracteur Berlese-Tullgren (BERLESE, 1905; TULLGREN, 1918) en vue de recueillir la faune. Après 8 jours, les matériaux sont à nouveau pesés afin d'en déterminer le poids sec indispensable à la connaissance de la teneur en eau.

TABLEAU 8. — Date et numérotation des prélèvements fauniques pour les 6 biotopes principaux.

	L ₁	H ₁	L ₂	H ₂	L ₃	H ₃
20 décembre 1962	1	22	43	58	73	88
24 janvier 1963	2	23	—	—	—	—
25 mars 1963	3	24	44	59	74	89
25 avril 1963	4	25	45	60	75	90
25 mai 1963	5	26	46	61	76	91
25 juin 1963	6	27	47	62	77	92
20 juillet 1963	7	28	48	63	78	93
28 août 1963	8	29	49	64	79	94
30 septembre 1963	9	30	50	65	80	95
29 octobre 1963	10	31	51	66	81	96
29 novembre 1963	11	32	52	67	82	97
24 décembre 1963	12	33	—	—	—	—
28 janvier 1964	13	34	53	68	83	98
28 février 1964	14	35	54	69	84	99
30 mars 1964	15	36	55	70	85	100
30 avril 1964	16	37	56	71	86	101
30 mai 1964	17	38	57	72	87	102
14 juillet 1964	18	39	—	—	—	—
30 août 1964	19	40	—	—	—	—
30 septembre 1964	20	41	—	—	—	—
30 octobre 1964	21	42	—	—	—	—

Les modalités de rendement de l'extracteur du type « dessiccation sur tamis » ont rarement été étudiées pour des matériaux comme des litières, des mousses ou des humus (BERTHET, 1954; MURPHY, 1956a; NEF, 1960 et 1962; KEMPSON et al, 1963). La légèreté et la bonne porosité de ce genre de substrat garantissent une meilleure extraction que pour des sols minéraux proprement dits. Toutefois, nul ne doute que l'extraction soit sélective, et que le rendement sous-estime la densité des petits animaux peu mobiles ou rapidement saisis par la dessiccation vis-à-vis de laquelle ils sont mal protégés. Et cette remarque vaut quelle que soit la nature du substrat traité. Il semblerait même, pour des sols cultivés au moins, que certaines espèces adultes ne soient jamais séparées des matériaux selon les procédés classiques (dessiccation sur tamis ou « high gradient funnels » dérivé de MACFADYEN, 1953, 1955 et 1961) mais bien grâce à de nouvelles techniques (film de graisse : AUCAMP et RYKE, 1964; AUCAMP, 1967). On connaissait déjà un tel comportement pour certains immatures d'Oribates (larves et nymphes lignivores de Phthiracarides).

Il importe encore de formuler quelques autres restrictions : on admet actuellement qu'il faudrait, idéalement, une extraction appropriée non seulement à chaque groupe en général, mais encore à chaque espèce en particulier (MACFADYEN, 1962; KEMPSON, LLOYD et GHELARDI, 1963; AUCAMP, 1967; voir également SOUTHWOOD, 1966). Les litières et matériaux analogues offrent d'incontestables avantages vis-à-vis des sols minéraux : aération et porosité facilitant le déplacement des animaux, étalement aisé des matériaux sur le tamis permettant une augmentation de la surface de collecte, dessiccation plus progressive, etc. Pour certains groupes d'animaux les quantités extraites ne représentent souvent qu'une fraction de l'ensemble. Ces extraits, comme tels, gardent néanmoins leur valeur comparative s'il s'agit de matériaux de même nature.

2. IDENTIFICATION DES ORIBATES.

Les Oribates appartiennent à l'ordre des Cryptostigmates de la sous-classe des Acariens (classe des Arachnides). Actuellement, les grandes subdivisions des Acariens se présentent de la manière suivante (EVANS et al., 1961).

Super-ordre	<i>Acari Anactinochaeta.</i>	Super-ordre	<i>Acari Actinochaeta.</i>
	Ordre 1 : Notostigmata.		Ordre 5 : Cryptostigmata.
	Ordre 2 : Tetrastigmata.		Ordre 6 : Astigmata.
	Ordre 3 : Mesostigmata.		Ordre 7 : Prostigmata.
	Ordre 4 : Metastigmata.		

Les Anactinochètes sont les Acariens dont toutes les soies sont isotropiques tandis que les Actinochètes possèdent deux types de « poils », les solénidions localisés à l'extrémité des pattes et des pédipalpes et les véritables soies dont l'axe est constitué de « chitine » biréfringente, l'actinopiline. Pour des raisons obscures, ce caractère fondamental, relevé depuis longtemps par GRANDJEAN (1935a, 1935c), n'a été implicite dans la classification des Acariens que 25 ans après, par EVANS, SHEALS et MACFARLANE (1961). Depuis, cette classification est universellement adoptée.

Les Oribates sont probablement très anciens. Les rares fossiles existants, découverts dans les ambres de la Baltique (SELLNICK, 1931, in HAMMER, 1965), montrent qu'ils ont très peu évolué depuis l'Oligocène.

Si l'identification des genres est relativement aisée, la détermination spécifique est loin d'être facile, surtout en ce qui concerne les genres *Liochthonius*, *Brachychthonius*, *Oppia* et *Suctobelba*, pour ne citer que les plus riches en espèces. Selon MAYR, LINSLEY et USINGER (1953), la taxonomie passe d'abord par une période de prolifération suivie d'une période de tassement au cours de laquelle les limites des taxons sont à nouveau élargies. A une phase d'analyse poussée succède une étape de synthèse rationnelle. C'est la philosophie même de la systématique. Or, dans l'état actuel, l'étude systématique des Oribates est en pleine phase de prolifération, ce qui rend très délicate la tâche de l'utilisateur, l'écologiste principalement.

Les récents travaux de BALOGH (1961, 1963, 1965) constituent heureusement une remarquable mise au point de l'inventaire générique des Oribates; nous n'avons pas manqué de faire un usage courant de ces publications. Comme ouvrages de détermination spécifique, nous avons utilisé ceux de SELLNICK (1928 et 1960), WILLMANN (1931), PAOLI (1908) (ce dernier pour les genres *Oppia*, *Suctobelba*, *Licneremaeus*, *Fosseremaeus*) et de VAN DER HAMMEN (1952, 1959). Bien entendu, ces travaux datent déjà et sont nettement insuffisants à eux-seuls. Les publications de GRANDJEAN permettent l'identification de nombreuses espèces grâce à la finesse

et à l'ampleur des descriptions. D'autres écrits, portant sur la systématique des Oribates, nous ont permis d'identifier avec précision de nombreuses espèces : nous les citerons dans la liste qui suit, dans la mesure où ils concernent les types reconnus.

Nous remercions vivement le D^r BALOGH (Budapest), le D^r VAN DER HAMMEN (Leiden), le D^r RAMSAY (Nelson) et M. COOREMAN (directeur de laboratoire à l'I.R.Sc.N.B., Bruxelles), qui ont dissipé les doutes que nous avions sur l'identification de quelques espèces.

La liste alphabétique suivante indique la référence de la description originale, précédée du numéro que nous avons attribué à l'espèce. Dans la suite du texte, en effet, nous utiliserons à plusieurs reprises ces numéros dans de nombreux tableaux et figures afin de ne pas alourdir les illustrations (*).

On indiquera, s'il y a lieu, les publications (autres que celles de SELLNICK, WILLMANN et PAOLI) consultées pour l'identification; le cas échéant, enfin, figure le nom du spécialiste auquel nous sommes redevable de l'identification.

1. *Achipteria coleoprata* (LINNÉ, 1758) — 294 — VAN DER HAMMEN, 1952.
2. *Achipteria nitens* (NICOLET, 1855) — 293 — VAN DER HAMMEN, 1952.
3. *Adoristes ovatus* (C. L. KOCH, 1840) — 183 — VAN DER HAMMEN, 1952.
4. *Allogalumna* sp. A — 362 —
5. *Amerus troisi* (BERLESE, 1883) — 169 —
6. *Autogneta willmanni* (DYRDOWSKA, 1929) — 237 — GRANDJEAN, 1960; HIGGINS et WOOLLEY, 1963.
7. *Belba corynopus* (HERMANN, 1804) — 131 — GRANDJEAN, 1936 — Dét. D^r L. VAN DER HAMMEN.
8. *Brachychthonius berlesesi* WILLMANN, 1928 — 16 —
9. *Brachychthonius* cf. *italicus* BERLESE, 1910 — 18 — STRENZKE, 1951.
10. *Brachychthonius jugatus* JACOT, 1938 — 17 —
11. *Camisia spinifer* (C. L. KOCH, 1835) — 70 — SELLNICK et FORSSLUND, 1955.
12. *Carabodes coriaceus* C. L. KOCH, 1836 — 194 — SELLNICK et FORSSLUND, 1953.
13. *Carabodes femoralis* (NICOLET, 1855) — 195 — SELLNICK et FORSSLUND, 1953.
14. *Carabodes labyrinthicus* (MICHAËL, 1879) — 196 — SELLNICK et FORSSLUND, 1953.
15. *Carabodes marginatus* (MICHAËL, 1884) — 197 — SELLNICK et FORSSLUND, 1953.
16. *Carabodes minuscules* BERLESE, 1923 — 198 — SELLNICK et FORSSLUND, 1953.
17. *Cepheus cepheiformis* (NICOLET, 1855) — 144 —
18. *Ceratozetes gracilis* (MICHAËL, 1884) — 310 — VAN DER HAMMEN, 1952.
19. *Ceratozetes mediocris* BERLESE, 1908 — 312 — VAN DER HAMMEN, 1952.
20. *Ceratozetes minimus* SELLNICK, 1928 — 313 — SELLNICK, 1928; RASJKI, 1958 — Dét. D^r J. BALOGH.
21. *Chamobates cuspidatus* (MICHAËL, 1884) — 344 —
22. *Chamobates incisus* VAN DER HAMMEN, 1952 — 346 — VAN DER HAMMEN, 1952.
23. *Chamobates pusillus* (BERLESE, 1895) — 347 — Dét. D^r J. BALOGH.
24. *Cultroribula juncta* (MICHAËL, 1885) — 189 —
25. *Cymbaeremaeus cymba* (NICOLET, 1855) — 271 —
26. *Damaeobelba minutissima* (SELLNICK, 1920) — 135 — GRANDJEAN, 1953c.
27. *Damaeus auritus* C. L. KOCH, 1836 — 126 —
28. *Damaeus clavipes* (HERMANN, 1804) — 128 — GRANDJEAN, 1936.
29. *Damaeus onustus* C. L. KOCH, 1841 — 127 — GRANDJEAN, 1943.
30. *Domitorina plantivaga* (BERLESE, 1896) — 375 — Dét. D^r J. BALOGH.
31. *Eniochthonius minutissimus* (BERLESE, 1904) — 8 —
32. *Eremaeus* cf. *oblongus* (?) C. L. KOCH, 1836 — 162 —
33. *Eremaeus silvestris* FORSSLUND, 1957 — 163 — FORSSLUND, 1957 — Dét. D^r L. VAN DER HAMMEN.
34. *Eremaeus* sp. A — 164 —
35. *Eulohmannia ribagai* BERLESE, 1910 — 61 —
36. *Eupelops acromios* (HERMANN, 1804) — 286 — GRANDJEAN, 1936; MIHELICIC, 1957.

(*) La liste du tableau 13 du présent chapitre, dressée selon l'ordre phylogénique, est ainsi d'un usage plus facile car les numéros de référence spécifique sont classés dans un ordre croissant.

37. *Eupelops occultus* (C. L. KOCH, 1836) — 288 — MIHELIC, 1957 — Dét. J. COOREMAN.
 38. *Eupelops* sp. A — 290 —
 39. *Euzetes globulus* (NICOLET, 1855) — 351 —
 40. *Fosseremus quadripertitus* GRANDJEAN, 1965 — 172 — GRANDJEAN, 1954, 1965a.
 41. *Galumna alata* (HERMANN, 1804) — 353 — GRANDJEAN, 1936.
 42. *Galumna lanceata* OUDEMANS, 1900 — 354 —
 43. *Hermanniella granulata* (NICOLET, 1855) — 108 — GRANDJEAN, 1931b, VAN DER HAMMEN, 1952.
 44. *Hermanniella punctulata* BERLESE, 1908 — 109 — GRANDJEAN, 1931b, VAN DER HAMMEN, 1952 — Dét. D^r J. BALOCH.
 45. *Hermannia gibba* (C. L. KOCH, 1839) — 105 —
 46. *Humerobates humeralis* (HERMANN, 1804) — 333 — GRANDJEAN, 1936.
 47. *Hypochthonius luteus* OUDEMANS, 1917 — 6 — Dét. D^r J. BALOCH.
 48. *Hypochthonius rufulus* C. L. KOCH, 1836 — 7 —
 49. *Liacarus coracinus* (C. L. KOCH, 1840) — 180 — Dét. J. COOREMAN.
 50. *Liacarus xylariae* (SCHRANCK, 1803) — 181 —
 51. *Licneremaeus licnophorus* (MICHAËL, 1888) — 275 — GRANDJEAN, 1931 a.
 52. *Liebstadia humerata* SELLNICK, 1928 — 379 —
 53. *Liebstadia similis* (MICHAËL, 1888) — 378 —
 54. *Liebstadia similis* var. A — 380 —
 55. *Liochthonius hystricinus* (FORSSLUND, 1942) — 13 — Dét. D^r J. BALOCH.
 56. *Liochthonius* sp. A — 14 —
 57. *Liochthonius* sp. B — 15 —
 58. *Malaconothrus* sp. A — 92 —
 59. *Melanozetes mollicomus* (C. L. KOCH, 1840) — 318 —
 60. *Metabelba papillipes* (NICOLET, 1855) — 136 — VAN DER HAMMEN, 1952; VAN DER HAMMEN et STRENZKE, 1953; KUNST, 1961; MORITZ, 1966.
 61. *Micreremus brevipes* (MICHAËL, 1888) — 274 —
 62. *Microtritia minima* (BERLESE, 1904) — 57 — MÄRKEL, 1964a.
 63. *Minunthozetes semirufus* (C. L. KOCH, 1840) — 341 —
 64. *Nanhermannia elegantula* BERLESE, 1913 — 100 — VAN DER HAMMEN, 1952; KUNST, 1956 — Dét. D^r L. VAN DER HAMMEN.
 65. *Nanhermannia nanus* (NICOLET, 1855) — 99 — VAN DER HAMMEN, 1952; KUNST, 1956.
 66. *Nothrus biciliatus* C. L. KOCH, 1844 — 66 — SELLNICK et FORSSLUND, 1955.
 67. *Nothrus palustris* C. L. KOCH, 1840 — 64 — SELLNICK et FORSSLUND, 1955.
 68. *Nothrus silvestris* NICOLET, 1855 — 67 — SELLNICK et FORSSLUND, 1955.
 69. *Ophidiotrichus borussicus* (SELLNICK, 1928) — 306 — GRANDJEAN, 1953d, WOOLLEY, 1967.
 70. *Oppia* ⁽¹⁾ *bicarinata* (PAOLI, 1908) — 216 —
 71. *Oppia clavipectinata* (MICHAËL, 1885) — 224 —
 72. *Oppia (fallax) obsoleta* (PAOLI, 1908) — 218 — Dét. J. COOREMAN.
 73. *Oppia fasciata* (PAOLI, 1908) — 219 — Dét. J. COOREMAN.
 74. *Oppia maritima* (WILLMANN, 1929) — 220 — Dét. D^r J. BALOCH.
 75. *Oppia minus* (PAOLI, 1908) — 222 —
 76. *Oppia neerlandica* (OUDEMANS, 1900) — 213 — VAN DER HAMMEN, 1952.
 77. *Oppia nova* (OUDEMANS, 1902) — 212 — VAN DER HAMMEN, 1952.
 78. *Oppia ornata* (OUDEMANS, 1900) — 217 —
 79. *Oppia (Quadroppia) quadricarinata* (MICHAËL, 1885) — 236 —
 80. *Oppia splendens* (C. L. KOCH, 1840) — 221 —
 81. *Oppia subpectinata* (OUDEMANS, 1901) — 223 —
 82. *Oppia translamellata* (WILLMANN, 1923) — 214 —
 83. *Oppia unicarinata* (PAOLI, 1908) — 215 — VAN DER HAMMEN, 1952 — Dét. D^r J. BALOCH.
 84. *Oppia* sp. A (C. L. KOCH, 1836) — 231 —

(¹) Nous n'avons malheureusement pas appliqué la subdivision du genre *Oppia* proposée par HAMMER (1968). Le travail de cet auteur est sorti de presse au moment où le nôtre allait être déposé à l'impression. Nous en profitons pour remercier M^{me} HAMMER de nous avoir dédié le *Paroppia lebruni*.

85. *Oribatella calcarata* (C. L. KOCH, 1836) — 302 — WOOLLEY, 1967.
86. *Oribatella quadricornuta* (MICHAËL, 1884) — 301 —
87. *Oribatella reticulata* BERLESE, 1916 — 303 —
88. *Oribatula tibialis* (NICOLET, 1855) — 365 —
89. *Oribella paoli* (OUDEMANS, 1913) — 245 — GRANDJEAN, 1953b.
90. *Parachipteria punctata* (NICOLET, 1855) — 296 — VAN DER HAMMEN, 1952.
91. *Parachipteria willmanni* VAN DER HAMMEN, 1952 — 297 — VAN DER HAMMEN, 1952.
92. *Phthiracarus ferrugineus* (C. L. KOCH, 1841) — 40 —
93. *Phthiracarus globosus* (C. L. KOCH, 1841) — 41 —
94. *Phthiracarus piger* (SCOPOLI, 1763) — 39 —
95. *Phthiracarus* sp. A — 48 —
96. *Phthiracarus* sp. B — 48' —
97. *Phthiracarus* sp. C — 48'' —
98. *Pilogalumna tenuiclavus* (BERLESE, 1908) — 360 —
99. *Pilogalumna allifera* (OUDEMANS, 1915) — 361 —
100. *Platynothrus peltifer* (C. L. KOCH, 1839) — 80 —
101. *Porobelba spinosa* (SELLNICK, 1920) — 141 — Dét. D^r J. BALOGH.
102. *Protoribates capucinus* BERLESE, 1908 — 387 —
103. *Punctoribates punctum* (C. L. KOCH, 1839) — 338 —
104. *Rhysotritia duplicata* (GRANDJEAN, 1953) — 55 — MÄRKEL, 1964a — Dét. D^r G. RAMSAY.
105. *Scheloribates confundatus* SELLNICK, 1928 — 382 — VAN DER HAMMEN, 1952.
106. *Scheloribates laevigatus* (C. L. KOCH, 1836) — 383 — VAN DER HAMMEN, 1952.
107. *Scheloribates latipes* (C. L. KOCH, 1844) — 381 — VAN DER HAMMEN, 1952 — Dét. D^r J. BALOGH.
108. *Steganacarus magnus* (NICOLET, 1855) — 34 —
109. *Steganacarus striculus* (C. L. KOCH, 1836) — 35 —
110. *Suctobelba grandis* var. *europaea* WILLMANN, 1933 — 252 — Dét. D^r J. BALOGH.
111. *Suctobelba* groupe *subcornigera* FORSSLUND, 1945 — 251 —
112. *Suctobelba intermedia* WILLMANN, 1933 — 250 — Dét. D^r J. BALOGH.
113. *Suctobelba subtrigona* (OUDEMANS, 1900) — 49 —
114. *Suctobelba trigona* (MICHAËL, 1888) — 248 —
115. *Suctobelba* sp. A — 259 —
116. *Tectocepheus sarekensis* TRÄGÅRDH, 1910 — 207 — KNÜLLE, 1954.
117. *Tectocepheus velatus* (MICHAËL, 1880) — 204 — KNÜLLE, 1954.
118. *Thrypochthoniellus excavatus* (WILLMANN, 1919) — 88 —
119. *Thyrisoma lanceolata* (MICHAËL, 1888) — 242 — GRANDJEAN, 1953b.
120. *Thyrisoma pectinata* (MICHAËL, 1885) — 243 — GRANDJEAN, 1953b.
121. *Trichoribates incisellus* (KRAMMER, 1897) — 323 —
122. *Trichoribates novus* (SELLNICK, 1928) — 324 —
123. *Tritegeus bisulcatus* GRANDJEAN, 1953 — 148 — GRANDJEAN, 1953b.
124. *Xenillus tegeocranus* (HERMANN, 1804) — 186 — GRANDJEAN, 1936; WOOLLEY et HIGGINS, 1966 —
125. *Zygoribatula exilis* (NICOLET, 1855) — 369 —

Cette liste appelle quelques commentaires, principalement en ce qui concerne les espèces indéterminées ou rattachées, sous réserve, à une forme déjà décrite.

4. *Galumna* sp. A (n° 362) : 7 individus recensés en juin dans la prairie. Cet Oribate ressemble assez bien à *Allogalumna neerlandica* VAN DER HAMMEN, 1952, il s'en distingue par la disposition des aires poreuses et par une limite assez visible entre le propodosoma et le notogaster.
32. *Eremaeus* cf. *oblongus* (n° 162) : la description des topotypes de *Eremaeus oblongus* est nécessaire pour valider cet Oribate. L'espèce que nous appelons ainsi est bien différente de *Eremaeus silvestris*.
34. *Eremaeus* sp. A (n° 164) : c'est probablement une nouvelle espèce dont nous n'avons trouvé qu'un seul individu en forêt de Meerdael. Nous en avons récolté trois autres exemplaires dans le même biotope (mousses au pied d'un chêne) dans une forêt de la Gaume.

38. *Eupelops* sp. A (n° 290) : Oribate que nous n'avons pu classer avec certitude dans aucun des groupes proposés par MIHELICIC (1957).
54. *Liebstadia similis* var. A (n° 380) : se différencie de la forme typique par le notogaster piriforme et le sensillus plus court. Le genre *Liebstadia* comprend des espèces polymorphes; néanmoins, la subdivision des deux populations se fait relativement bien et justifie la formation de deux groupes.
- 56, 57, 58, 84, 95, 96, 97, 115. *Liochthonius* sp. A (n° 14), *Liochthonius* sp. B (n° 15), *Malaconothrus* sp. A (n° 92), *Oppia* sp. A (n° 231), *Phthiracarus* sp. A (n° 48), *Phthiracarus* sp. B (n° 48'), *Phthiracarus* sp. C (n° 48''), *Suctobelba* sp. A (n° 259) : appartiennent à des genres, très riches en espèces, devant lesquels l'écologiste demeurera perplexe tant que leur révision systématique ne sera pas entreprise.
111. *Suctobelba* gr. *subcornigera* (n° 251) : c'est une espèce polymorphe dans laquelle de nombreuses variétés peuvent être distinguées.
- 85, 86. *Oribatella calcarata* (n° 302) et *Oribatella quadricornuta* (n° 301) : les avis sont assez partagés sur l'opportunité de reconnaître deux espèces sous le nom *Oribatella quadricornuta* (*sensu lato*). Selon KOCH, soutenu par WILLMANN (1931), deux populations seraient facilement identifiables par le seul critère de longueur du corps; les gros individus (600 à 651 μ) se distinguent également des plus petits (500 à 510 μ) d'après leur distribution géographique (forme méridionale). La petite forme, de plus, se différencie par l'organe pseudostigmatique qui est « keuling verdickt mit stumpfem Ende ». VAN DER HAMMEN (1952) signale que la longueur de ses individus varie entre 465 et 770 μ , ce qui ne fait apparaître, écrit cet auteur, aucune division en deux classes et ne permet pas de dissocier les deux formes d'après la longueur totale du corps. Selon nos propres observations, les deux formes cohabitent très rarement. *Oribatella quadricornuta* se cantonne en général dans les litières, tandis que *Oribatella calcarata* marque une localisation très nette aux biotopes corticoles (voir le 4^e chapitre et la 2^e partie) ⁽¹⁾.

En se basant sur 30 individus collectés dans la litière et 30 individus collectés sur les troncs, il apparaît nettement (voir fig. 14) que la courbe des distributions de fréquence de la longueur du corps est du type bimodal (l'intervalle entre chaque classe est de 16 μ). Les extrêmes sont de 462 à 551 μ pour *Oribatella quadricornuta* (ce qui cadre assez bien avec les valeurs de VAN DER HAMMEN) et de 567 à 664 μ pour *Oribatella calcarata*.

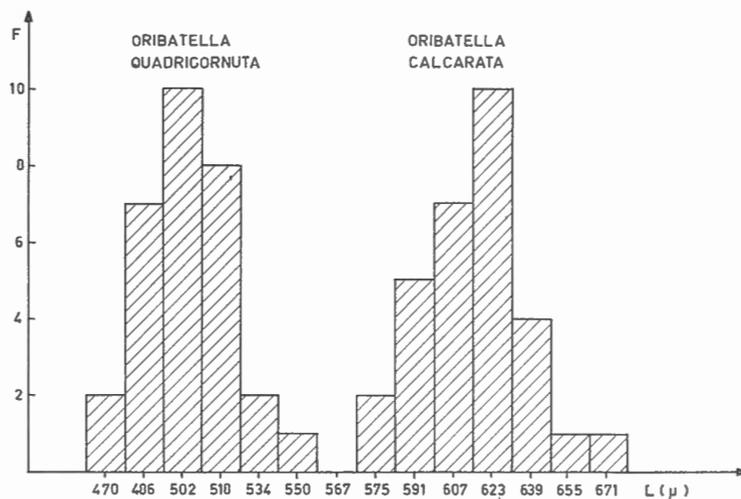


FIG. 14. — Histogramme de fréquence montrant la distribution de la longueur de *Oribatella quadricornuta* et de *O. calcarata*.

⁽¹⁾ Cette distinction écologique est assez manifeste; pour les 20 recensements étalés sur 2 ans, réalisés dans la litière de la chênaie (L_1), nous avons dénombré 30 *Oribatella calcarata* pour 650 *Oribatella quadricornuta*. Dans deux prélèvements d'écorces nues, il y avait 51 *Oribatella calcarata* et aucun *Oribatella quadricornuta*.

3. ESTIMATION DU POIDS DES ORIBATES.

Parmi les problèmes écologiques, l'estimation de la biomasse revêt une importance évidente. Cette notion s'inscrit dans un cadre descriptif d'abord (densité pondérale) permettant la comparaison de peuplements fauniques semblables mais composés d'espèces de poids très différent et dans un contexte plus dynamique ensuite, impliquant les problèmes relatifs au budget énergétique et à la dissipation de la matière organique.

Dans une récente publication (LEBRUN, 1968), nous avons envisagé les relations entre les paramètres biométriques et l'estimation de la biomasse d'une espèce d'Oribate (*Nothrus palustris*).

Par après, s'est posée la question de savoir dans quelle mesure les équations de régression multiples déterminées sont aptes à prédire le poids moyen des stases d'autres espèces appartenant au même genre ou à des genres voisins (superfamille des *Nothroidea*). Rappelons que l'équation déterminée précédemment pour la stase adulte est :

$$\log P = 1,99 \log L + 1,31 \log l - 7,42.$$

Elle peut éventuellement s'utiliser pour évaluer le poids moyen de *Nothrus silvestris* et *Platynocheilus peltifer*. Ces poids, déjà connus par pesées directes (BERTHET, 1964a), sont de 47,2 μg pour *N. silvestris* et de 62,9 μg pour *P. peltifer*, ce qui permet de conjecturer de la précision de la relation. Par application de cette dernière, on obtient un poids de 41,7 μg pour l'un (sous-estimation de 12 %) et de 69,8 μg pour l'autre (surestimation de 11 %). L'accord peut être considéré comme satisfaisant pour l'utilisation à certains types de problèmes écologiques comme les recherches sur la valeur comparative du bilan métabolique et de la productivité d'une communauté, où les autres étapes de l'étude sont également entachées d'une grande imprécision d'estimation (température de l'habitat, oxygène consommé, nourriture absorbée, rendement du tube digestif, etc.).

Cependant, lors de l'étude de la répartition de la biomasse entre les espèces d'une communauté et surtout au sein d'une même espèce (entre les stases), on tirera toujours avantage d'une meilleure estimation du poids moyen. Nous pensons qu'une déviation de 10 % par rapport au poids réel représente le maximum acceptable. Dans ces conditions, il serait avantageux d'établir une équation prédictive du poids englobant le plus grand nombre de formes d'Oribates, et dans la mesure où l'accord ne se réalise pas sous la condition énoncée, de rechercher ensuite plusieurs relations, chacune selon des types morphologiques différents.

1° Equation généralisée.

BERTHET (1967) a déjà proposé une équation de prédiction du poids des Oribates en se basant, d'une part, sur les pesées directes des 24 espèces dont il a étudié l'activité métabolique (1964a) et, d'autre part, sur la longueur et la largeur de ces espèces données dans la littérature. L'équation proposée pour prédire le poids des Oribates est : $\log P = 1,58 \log L + 1,45 \log l - 6,61$. Nous avons reconduit cette équation, en prenant les poids tels qu'ils étaient connus, mais en mesurant nous-même les dimensions des topotypes des animaux pesés par BERTHET (1964a). Il est évident, en effet, que la plupart des Oribates varient de taille suivant les habitats et les contrées. VAN DER HAMMEN (1952), par exemple, a mis en évidence des cas particulièrement démonstratifs (*Nanhermannia nanus*, *Nothrus biciliatus*, *Hermannella*, *Schelorbates*, etc.); cette variabilité est particulièrement marquée chez les Oribates xylophages (COSTESÈQUE et

TABERLY, 1961), même au niveau d'un seul habitat ⁽¹⁾. Bien souvent, en outre (et au premier abord il s'agirait d'une loi généralisable à tous les Oribates sexués), les femelles sont de taille plus grande que les mâles (GRANDJEAN, 1941; SENGBUSH, 1954; TRAVÉ, 1963; POURBAIX, 1968, etc.).

Il était donc nécessaire d'effectuer les mensurations sur des animaux de même provenance, non seulement dans l'espace mais dans le temps.

Les Acariens ont été prélevés dans le même placeau (enceinte des Perruquiers, forêt de Meerdael) et à la même époque (octobre) que BERTHET. Sur 20 individus des espèces choisies, nous avons déterminé la moyenne des deux mensurations principales (L et l). La régression multiple s'est faite sur le logarithme des moyennes; l'équation prédictive du poids subséquente est :

$$\log P = 1,53 \log L + 1,53 \log l - 6,67 \quad (2)$$

Les figures 15, 16 et 17 montrent que la longueur est estimée de la pointe du *gnathosoma* à l'extrémité postérieure de l'*idiosoma* (pour cette nomenclature, voir GRANDJEAN, 1937). La largeur, quant à elle, est généralement déterminée à sa valeur la plus élevée, soit, en vue ventrale, légèrement au-dessus de la plaque anale.

Le tableau 9 indique, d'une part, les 24 espèces adultes dont les mensurations et le poids ont servi à établir la relation générale, et, d'autre part, un certain nombre de formes adultes ou immatures destinées à éprouver l'équation.

Cette relation générale peut donner une évaluation du poids plus ou moins admissible, mais elle ne semble pas correspondre idéalement au but poursuivi. Il est évident que la diversité de format et de facies des Oribates ne permettra jamais d'obtenir une équation bien ajustée, même si l'épaisseur des animaux était prise en considération. Il est indispensable, par conséquent, si l'on veut prédire avec plus de rigueur le poids d'un large éventail d'Oribates à différentes stases, de rechercher l'expression la plus appropriée pour différents types définis selon la morphologie du corps.

2° Equations particulières selon le type morphologique.

Il importe, puisque les seules variables mesurées sont la longueur et la largeur, que la forme générale du corps soit autant que possible proportionnée. Le rapport de ces deux variables n'influence pas la précision de l'estimation; dans un groupe donné, il est cependant essentiel de veiller à l'homogénéité du profil, car l'épaisseur de l'animal n'est pas incluse dans les équations proposées ci-après.

Chaque type morphologique ne recouvre pas nécessairement tous les genres ou espèces voisins. Les affinités systématiques ne sont guère indiquées; seul compte l'aspect général du corps. Pour cette raison, nous citerons, s'il y a lieu, les principaux Oribates se rattachant le mieux au type décrit.

a) Type Achiptériforme.

Forme générale en ovale plus ou moins allongé; profil plan-convexe (fig. 15). Se rattachent à ce type la majorité des espèces des superfamilles *Pelopoïidea*, *Oribatelloïidea*, *Ceratoze-*

⁽¹⁾ La remarque de ces deux auteurs est certes pertinente : nos propres observations montrent que pour *Carabodes femoralis*, entre autres, la longueur de l'adulte peut osciller entre 530 et 710 μ et son poids entre 20 et 60 μ g.

⁽²⁾ Où P est exprimé en μ g, L et l en μ ; il en sera de même pour les équations suivantes.

TABLEAU 9. — Données relatives à l'équation généralisée.

Espèces	A	B	C	D
1. <i>Nanhermannia nanus</i>	571	249	18,1 (1)	16,5
<i>Hypochthonius rufulus</i>	632	316	22,1 (1)	27,7
<i>Eniochthonius minutissimus</i>	358	179	4,4 (1)	4,9
<i>Nothrus silvestris</i>	739	343	47,2 (1)	40,0
<i>Platynocheilus peltifer</i>	826	444	62,9 (1)	69,9
<i>Hermannia gibba</i>	905	531	94,2 (1)	106,0
<i>Ceratoppia bipilis</i>	740	451	64,8 (1)	60,8
<i>Hermannella granulata</i>	750	531	75,3 (1)	79,7
<i>Tectocepheus velatus</i>	307	173	4,2 (1)	3,7
<i>Xenillus tegeocranus</i>	960	600	55,8 (1)	140,2
<i>Cepheus cepheiformis</i>	677	483	58,8 (1)	59,1
<i>Carabodes femoralis</i>	646	383	42,6 (1)	38,4
<i>Adoristes ovalis</i>	649	401	42,8 (1)	41,6
<i>Oribatula tibialis</i>	435	279	14,6 (1)	12,9
<i>Chamobates incisus</i>	351	205	6,5 (1)	5,8
<i>Euzetes globulus</i>	1.174	893	329,9 (1)	350,0
<i>Diapterobates humeralis</i>	727	476	60,9 (1)	64,5
<i>Achipteria coleoptrata</i>	620	406	39,6 (1)	39,5
<i>Oribatella calcarata</i>	623	417	38,1 (1)	42,4
<i>Oribatella quadricornuta</i>	507	321	24,0 (1)	21,6
2. <i>Oppia quadricarinata</i>	220	120	1,3 (1)	1,2
<i>Oppia ornata</i>	275	150	2,2 (1)	2,5
<i>Oppia subpectinata</i>	325	170	3,2 (1)	3,9
<i>Damaeus auritus</i>	1.030	691	195,0 (2)	190,3
<i>Damaeus onustus</i>	1.511	1.018	625,0 (2)	645,3
<i>Nothrus palustris</i>	1.025	611	172,0 (4)	160,0
<i>Nothrus palustris</i> Larve	424	209	9,3 (4)	8,0
<i>Nothrus palustris</i> Proton.	490	232	16,2 (4)	13,0
<i>Nothrus palustris</i> Deuton.	637	311	35,2 (4)	28,9
<i>Nothrus palustris</i> Triton.	825	431	62,8 (4)	66,9
<i>Chamobates schülzi</i>	367	255	8,3 (3)	8,6
<i>Liebstadia similis</i>	503	289	19,4 (4)	16,9
<i>Schelorbates laevigatus</i>	564	348	28,1 (4)	26,7
<i>Parachipteria punctata</i>	572	386	34,8 (4)	31,5
<i>Eupelops</i> sp.	474	328	19,9 (4)	18,7
<i>Carabodes femoralis</i>	626	382	40,7 (4)	36,2
<i>Odonotocepheus elongatus</i>	613	243	21,4 (4)	17,6
<i>Nothrus silvestris</i> N ₂	503	221	15,3 (4)	11,3
<i>Nothrus silvestris</i> N ₃	605	275	27,2 (4)	20,8
<i>Platynocheilus peltifer</i> N ₂	483	227	12,7 (4)	11,0
<i>Platynocheilus peltifer</i> N ₃	693	341	38,5 (4)	35,5
<i>Camisia spinifer</i> ad.	1.023	459	115,0 (4)	139,0
<i>Camisia spinifer</i> N ₂	590	276	24,1 (4)	20,1
<i>Camisia exuvialis</i> N ₂	609	254	25,9 (4)	18,6

Légende.

A : Longueur en μ (moyenne de 20 mensurations minimum).B : Largeur en μ (moyenne de 20 mensurations minimum).C : Poids réel en μg :

(1) BERTHET 1964a;

(2) ZINKLER 1966;

(3) BLOCK 1966b;

(4) pesées effectuées à l'occasion des présentes recherches.

D : Poids (en μg) estimé d'après la relation :

$$\text{Log } P = 1,53 \log L + 1,53 \log l - 6,67.$$

1. Espèces dont les paramètres ont servi à établir la relation.

2. Espèces servant de contrôle.

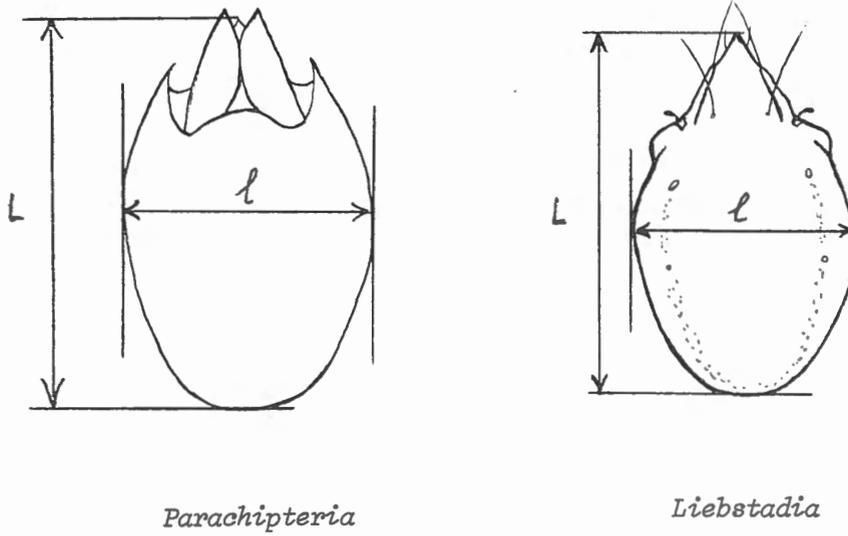


FIG. 15. — Type morphologique Achiptériforme.
L : longueur, l : largeur.

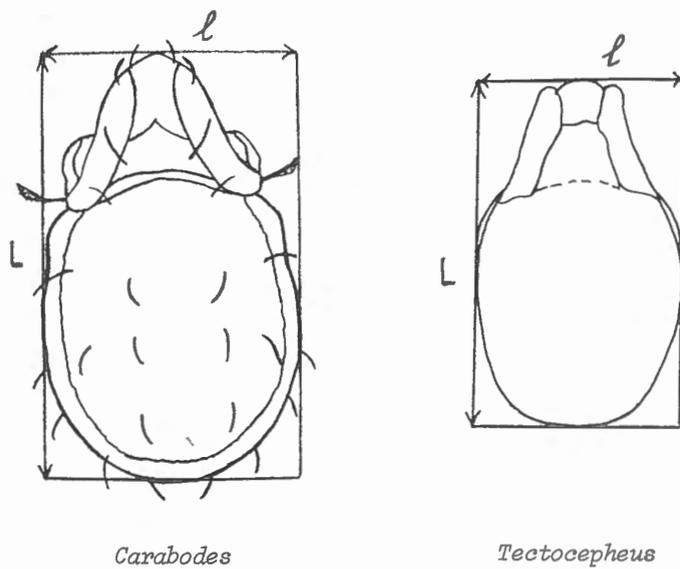


FIG. 16. — Type morphologique Carabodiforme.

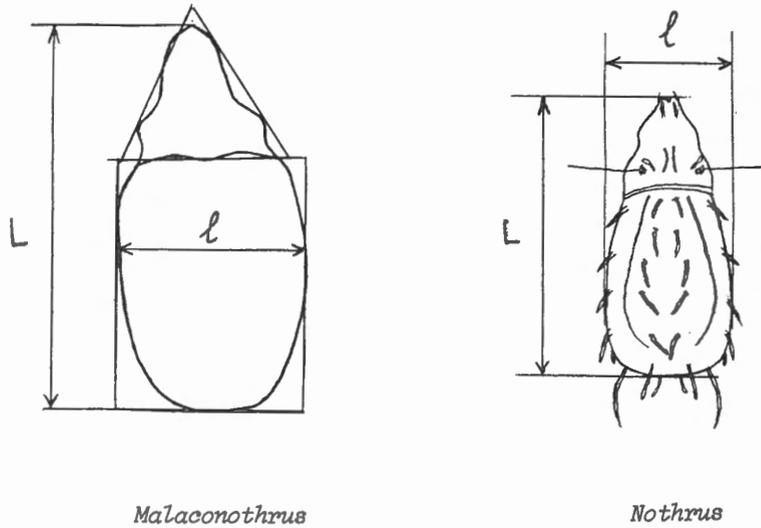


FIG. 17. — Type morphologique Nothroïforme.

toïdea et *Galumnoïdea*, ainsi que les genres *Liacarus*, *Adoristes*, *Liebstadia* et *Schelorbates* parmi les principaux.

Pour ce groupement, l'équation proposée est :

$$\log P = 2,09 \log L + 0,93 \log l - 6,67.$$

L'accord observé est comparé à l'accord de l'équation généralisée (tabl. 10). Quatre autres espèces (dont les paramètres n'ont pas servi à établir la relation) servent de « test » pour éprouver la validité de l'équation. Nous considérons que le contrôle justifie l'acceptation de l'équation proposée. Cette dernière peut se généraliser pour toutes les espèces pouvant se rattacher à ce type morphologique.

b) Type Carabodiforme.

Silhouette assimilable à un rectangle; profil légèrement biconvexe (fig. 16).

Dans ce groupe apparaissent les genres *Carabodes*, *Cepheus*, *Ondontocephus*, *Tectocephus*, *Xenillus*, *Tritegeus*, *Nanhermannia*, parmi les plus fréquents.

Le tableau 11 montre l'accord avec la relation proposée ($\log P = 1,62 \log L + 1,40 \log l - 6,56$) que l'on compare à l'équation généralisée. *Carabodes femoralis* et *Ondontocephus elongatus* servent de contrôle.

c) Type Nothroïforme.

Forme rectangulaire surmontée d'un trapèze; profil rectangulaire surmonté d'un triangle (fig. 17). Ce groupe comprend principalement les genres *Nothrus*, *Camisia*, *Heminothrus*, *Platynothrus*, *Malaco**nothrus*, *Trimalaco**nothrus*, etc., adultes et formes immatures.

Le tableau ci-après (tabl. 12) compare la validité des équations prédictives du poids; pour le présent groupe, la relation est : $\log P = 2,09 \log L + 0,84 \log l - 6,44$.

L'équation est contrôlée par diverses stases appartenant à quatre espèces.

TABLEAU 10. — Données et validité du groupe Achiptériforme.

Espèces	A	B
<i>Adoristes ovatus</i>	42,8 (1)	42,9
<i>Chamobates incisus</i>	6,5 (1)	6,3
<i>Euzetes globulus</i>	329,9 (1)	312,6
<i>Diapterobates humeralis</i>	60,9 (1)	63,7
<i>Achipteria coleoprata</i>	39,6 (1)	39,4
<i>Oribatella calcarata</i>	38,1 (1)	41,7
<i>Oribatella quadricornuta</i>	24,0 (1)	22,6
<i>Chamobates schützi</i>	8,3 (2)	8,3
Espèces test.		
<i>Liebstadia similis</i>	19,4 (3)	18,4
<i>Scheloribates laevigatus</i>	28,1 (3)	27,7
<i>Parachipteria punctata</i>	34,8 (3)	31,5
<i>Eupelos</i> sp.	19,9 (3)	18,3

Légende.

A : Poids réel :

(1) BERTHET 1964a;

(2) BLOCK 1966b;

(3) pesées effectuées à l'occasion des présentes recherches.

B : Poids estimé selon la relation

$$\log P = 2,09 \log L + 0,93 \log l - 6,67.$$

TABLEAU 11. — Données et validité du groupe Carabodiforme.

Espèces	A	B
<i>Nanhermannia nanus</i>	18,1 (1)	18,7
<i>Tectocephus velatus</i>	4,2 (1)	4,1
<i>Xenillus tegeocranus</i>	155,8 (1)	149,2
<i>Cepheus cepheiformis</i>	58,8 (1)	62,3
<i>Carabodes femoralis</i> 1	42,6 (1)	41,8
Espèces test.		
<i>Carabodes femoralis</i> 2	40,7 (2)	38,4
<i>Odontocephus elongatus</i>	21,4 (2)	19,8

Légende.

A : Poids réel :

(1) BERTHET 1964a;

(2) pesées effectuées à l'occasion des présentes recherches.

B : Poids estimé selon la relation

$$\log P = 1,62 \log L + 1,40 \log l - 6,56.$$

TABLEAU 12. — Données et validité du groupe Nothroïforme.

Espèces	A	B
<i>Nothrus palustris</i> larve	9,3 (1)	9,9
<i>Nothrus palustris</i> N ₁	16,2 (1)	14,8
<i>Nothrus palustris</i> N ₂	35,2 (1)	32,5
<i>Nothrus palustris</i> N ₃	72,8 (1)	73,4
<i>Nothrus palustris</i> adulte	172,0 (1)	155,2
<i>Nothrus silvestris</i>	47,2 (1)	48,1
<i>Platynothenrus peltifer</i>	62,9 (1)	70,1
Espèces test.		
<i>Nothrus silvestris</i> N ₂	15,3 (2)	15,0
<i>Nothrus silvestris</i> N ₃	27,2 (2)	26,5
<i>Platynothenrus peltifer</i> N ₂	12,7 (2)	14,2
<i>Platynothenrus peltifer</i> N ₃	38,5 (2)	42,1
<i>Camisia spinifer</i> ad.	115,0 (2)	122
<i>Camisia spinifer</i> N ₂	24,1 (2)	25,1
<i>Camisia exuvialis</i> N ₂	25,9 (2)	25,1

Légende. — Voir Tableau 11, l'équation prédictive étant :
 $\log P = 2,09 \log L + 0,84 \log l - 6,44$.

d) Autres types morphologiques.

Parmi les modèles géométriques susceptibles d'inclure d'autres espèces d'Oribates, on citera encore le type Phthiracariforme (sphérique à ovoïde), le type Damaeiforme (sphère surmontée d'un trapèze) et le type Hypochthoniiforme (forme trapézoïdale surmontée d'un triangle à la petite base, profil laminé en segment de cercle). Ce dernier type peut quasi s'appliquer à tous les Oribates fortement aplatis, puisque l'on cherche, au sein d'un groupe, à minimiser au maximum la variabilité relative de l'épaisseur. Outre *Hypochthonius*, *Eniochthonius* et leurs immatures, on trouvera dans cette catégorie les genres *Licneremaeus*, *Micreremus*, *Cymbaeremaeus*, etc.

3° Discussion et conclusions.

Il apparaît assez nettement que les équations proposées pour les types Achiptériforme et Carabodiforme s'ajustent assez bien avec les conditions imposées (moins de 10 % d'erreur). Leur utilisation ne présente aucune difficulté majeure et la sûreté de l'estimation du poids ne laisse subsister aucun doute.

Le groupe le plus intéressant est sans conteste celui des Nothroïformes puisqu'il réunit adultes et immatures. Le poids des nymphes et de l'adulte de *Platynothenrus peltifer* est assez fort surestimé. La faible épaisseur de cette espèce se manifeste donc nettement : on soulignera encore la nécessité de la relative constance du rapport longueur/hauteur que nous avons postulée. Il n'empêche que, pour cet Oribate, l'écart au poids réel n'atteint pas des proportions inquiétantes.

La validité de l'équation proposée peut être considérée comme satisfaisante, d'autant plus que l'introduction de plusieurs stases réduit la précision de l'estimation. A mensurations égales, en effet, les stases adultes, plus fortement chitinisées que les immatures, seront toujours plus lourdes (le poids spécifique de la chitine est 1,20 — JENSEN et WEIS-FOGH, 1962 — contre 1,01 environ pour le protoplasme). La proportion relativement plus élevée de l'exosquelette chitineux des adultes est difficile à estimer par rapport à celui des stases précédentes. La nécessité de cette estimation n'échappe à personne; le poids de l'animal sera supérieur au poids de la matière vivante qui seule participe au métabolisme. Pour les immatures le poids estimé se rapprochera plus du poids métaboliquement actif, et, par voie de conséquence, à biomasse égale les immatures consommeront plus d'oxygène que les adultes.

Dans les problèmes de métabolisme des populations, l'idéal serait, par conséquent, d'évaluer le protoplasme actif par dosage d'azote, et de plus, dans le cas des Oribates, de doser la chitine. Ce dernier point peut être négligé dans le cas des Lombricides, étudiés de cette manière par BOUCHÉ (1967). Cette façon d'aborder le problème éviterait également les erreurs inhérentes à l'état d'hydratation des tissus.

Peut-être se posera-t-on la question de l'opportunité de ces équations prédictives du poids des Oribates, la méthode la plus valable pour l'estimation de la biomasse restant la pesée directe. Deux possibilités s'offrent par conséquent : d'une part, on dispose d'une dizaine d'équations définies pour un type morphologique donné recouvrant l'intégralité des stases adultes et immatures des Oribates. D'autre part, on peut recourir aux valeurs obtenues par pesées directes. Dans la première éventualité, lors d'une étude sur la biomasse des Oribates dans une série de biotopes, on déterminera la longueur et la largeur moyennes sur un petit nombre d'individus de chaque espèce en répartissant aléatoirement les données sur la période d'observation, ou mieux, en distinguant les habitats et les périodes (éventuelle variation des paramètres dans l'espace ou dans le temps). Dans les mêmes conditions, les micropesées directes en vue d'obtenir les mêmes observations de contrôle de la constance des poids exigent un effort et un temps bien plus considérables, hors de proportion avec le gain de précision somme toute très limité.

On insistera encore sur le fait que l'utilisation du poids moyen d'animaux de provenances différentes est fallacieuse, en raison de la grande variabilité de format propre aux espèces de plusieurs familles d'Oribates. Les exemples qui suivent vont illustrer le danger d'un tel procédé.

Le poids de *Achipteria coleoprata* est de 39,6 μg (BERTHET, 1964a) et fut déterminé sur des animaux de longueur et largeur moyennes de 620 à 406 μ en provenance d'un biotope forestier. Dans un autre biotope étudié par ailleurs (il s'agit de la strate muscinale de la peupleraie), et distant du premier de quelque 2 à 3 km, les paramètres déterminés pour la même espèce sont les suivants : longueur 595 et largeur 386 μ . Les deux estimations de la longueur ressortent de deux populations différentes ($t=2,6$, $P=0,02$). Il s'ensuit que le poids calculé selon l'équation proposée ci-avant est de 34,4 μg , soit 16 % de moins que le poids moyen des individus de la population forestière. Dans le second biotope (H_2), *Achipteria coleoprata* est l'espèce la plus abondante : 17.000 individus par m^2 en valeur annuelle moyenne pour la stase adulte uniquement, ce qui représente une biomasse de 0,57 g/m^2 (pour un poids moyen de 33,4 μg). En se servant du poids moyen des animaux de la forêt, la biomasse estimée serait de 0,68 g/m^2 .

Un Oribate dont le poids semble assez variable, lui aussi, est *Platynothrus peltifer*. MADGE (1964a) indique pour cette espèce un poids de 47 μg et BERTHET (*loc. cit.*) 63 μg (les individus que nous avons nous-même pesés ont un poids moyen de 60 μg). Cette espèce atteint très souvent, dans les litières de forêts, des densités de l'ordre de 10.000 individus/ m^2 ; les

différences dans l'estimation de la biomasse peuvent, dès lors, atteindre des valeurs considérables si l'on fait usage de l'une ou l'autre estimation du poids moyen (630 ou 470 mg/m²). Le cas de *Euzetes globulus* est également assez démonstratif; selon que l'on fait usage du poids moyen estimé par MACFADYEN (1952), soit 250 µg, ou par BERTHET (1964a), à savoir 330 µg, les évaluations de la biomasse sont fort différentes. Pour une densité moyenne de 700 ind./m² seulement, observée en septembre 1964 dans une chênaie humide de Moyenne-Belgique, la biomasse de cet Oribate est de 175 mg/m² ou bien de 231 mg/m² selon le poids retenu. Les auteurs cités ont obtenu ces valeurs par pesées directes et la précision et le soin apportés à cette mesure ne peuvent être mis en doute : c'est là un nouvel exemple de la variabilité d'une espèce provenant de deux territoires différents.

Sur ces bases, le tableau suivant donne l'estimation du poids des 125 Oribates adultes recensés au cours de ce travail (tabl. 13).

4. LE RÉGIME ALIMENTAIRE DES ORIBATES.

Selon la classification de SCHUSTER (1956), basée sur les pièces buccales (rapport *digitus fixus—digitus mobilis*), l'examen du contenu du tube digestif et des élevages en laboratoires, le régime alimentaire subdivise les Oribates en trois grands groupes : les macrophytophages, les microphytophages et les non spécialisés. Le groupe macrophytophage rassemble les Oribates se nourrissant de feuilles en décomposition ou de bois mort; ce sont les véritables saprophages. Les microphytophages s'alimentent de pollen, d'algues, de lichens et surtout de champignons. Par non spécialisés, on entend les Oribates dont soit le régime alimentaire n'est pas établi avec précision, soit la nutrition s'apparente à la fois aux types macrophytophage et microphytophage. Une telle classification postule que le régime alimentaire des Oribates est exclusivement de nature végétale. Depuis longtemps les auteurs ont signalé des cas de nécrophagie (RIHA, 1951; HARTENSTEIN, 1962a), de coprophagie (WALLWORK, 1958) voire de prédation (VITZTHUM, 1943; GRAVES, 1960, etc., voir WOODRING, 1963). Le cas le plus frappant à cet égard, est celui que rapportent ROCKETT et WOODRING (1966b) sur la nématophagie de *Pergalumna omniphagous*. De tels cas ne sont pas nécessairement exceptionnels. En règle générale, cependant, on peut admettre que les Oribates s'alimentent de matériaux d'origine végétale.

Le régime alimentaire attribué à chaque Oribate du tableau 13 est établi par référence aux travaux de RIHA (1951), PAULY (1952), SCHUSTER (1956), WALLWORK (1958 et 1967), SENGBUSCH (1953), MURPHY (1956b), WOODRING et COOK (1962), TRAVÉ (1963), BERTHET (1964a), HARTENSTEIN (1962a, b, c, d, e, f, g), FARAHAT (1966), LUXTON (1966b), et d'autres encore publiés sous forme de notes éparses (WOODRING, GRANDJEAN, etc.) y compris nos propres observations. La classification adoptée est grossière mais suffisante pour une connaissance éthologique globale et pour l'usage que nous ferons de ces données. Enfin, nous inspirant de la récente synthèse de RASJKI (1966) et des travaux cités, les principes suivants peuvent être dégagés concernant l'alimentation des Oribates :

- Les macrophytophages ne consomment que des matériaux préalablement attaqués par les micro-organismes.
- Certaines espèces sont très spécialisées (voir, par exemple, GRANDJEAN, 1946).
- La plupart des espèces seraient sensibles au « goût » de la nourriture.
- Dans le groupe des Ptérogastines, adultes et immatures ont une nourriture différente (SENGBUSH, 1954; WOODRING et COOK, 1962; WOODRING, 1963).

- Les microphytophages s'alimentent surtout de champignons.
 — La plupart des grandes espèces sont macrophytophages.
 — Les *Phthiracaroides* sont habituellement macrophytophages et les *Damaeidea* microphytophages.

TABLEAU 13. — Poids moyen (en µg) et régime alimentaire de quelques Oribates adultes.

	Poids	Régime alimentaire
6. <i>Hypochthonius luteus</i>	18,5 (4)	m
7. <i>Hypochthonius rufulus</i>	22,1 (1)	m
8. <i>Eniochthonius minutissimus</i> ..	4,4 (1)	m
13. <i>Liochthonius hystericinus</i> ..	1,0 (4)	m
14. <i>Liochthonius</i> sp. A ..	1,8 (4)	m
15. <i>Liochthonius</i> sp. B ..	1,3 (4)	m
16. <i>Brachychthonius berlesesi</i> ..	1,0 (4)	m
17. <i>Brachychthonius jugatus</i> ...	1,2 (4)	m
18. <i>Brachychthonius</i> cf. <i>italicus</i> ...	1,0 (4)	m
34. <i>Steganacarus magnus</i>	360,9 (1)	M
35. <i>Steganacarus striculus</i>	60,0 (4)	M
39. <i>Phthiracarus piger</i>	162,1 (1)	M
40. <i>Phthiracarus ferrugineus</i> .	75,7 (1)	M
41. <i>Phthiracarus globosus</i>	90,0 (4)	M
48. <i>Phthiracarus</i> sp. A ..	70,0 (4)	M
48'. <i>Phthiracarus</i> sp. B ..	60,0 (4)	M
48". <i>Phthiracarus</i> sp. C	60,0 (4)	M
54. <i>Rhysotritia duplicata</i>	57,0 (1)	M
57. <i>Microtritia minima</i> ..	5,0 (4)	M
61. <i>Eulohmannia ribagai</i>	20,0 (5)	n.s.
64. <i>Nothrus palustris</i>	172,0 (5)	M
66. <i>Nothrus biciliatus</i>	95,0 (3)	M
67. <i>Nothrus silvestris</i>	47,2 (1)	M
70. <i>Camisia spinifer</i>	115,0 (5)	M
80. <i>Platynothrus peltifer</i>	62,9 (1)	M
88. <i>Trhypochthoniellus excavatus</i> ..	20,0 (3)	m
92. <i>Malaconothrus</i> sp.	14,0 (3)	m
99. <i>Nanhermannia nanus</i>	18,1 (1)	n.s.
100. <i>Nanhermannia elegantula</i>	16,5 (4)	n.s.
105. <i>Hermannia gibba</i>	94,2 (1)	n.s.
108. <i>Hermanniella granulata</i> ..	75,3 (1)	M
109. <i>Hermanniella punctulata</i> .	60,0 (4)	M
126. <i>Damaeus auritus</i>	195,0 (2)	m
127. <i>Damaeus onustus</i>	625,0 (5)	m
128. <i>Damaeus clavipes</i>	180,0 (4)	m
131. <i>Belba corynopus</i>	60,0 (4)	m
135. <i>Damaeobelba minutissima</i>	5,0 (4)	m
136. <i>Metabelba papillipes</i>	17,7 (5)	m
141. <i>Porobelba spinosa</i>	12,0 (4)	m
144. <i>Cepheus cepheiformis</i>	54,3 (5)	M
148. <i>Tritegeus bisulcatus</i> ..	140,0 (3)	M
162. <i>Eremaeus</i> cf. <i>oblongus</i>	35,0 (4)	m
163. <i>Eremaeus silvestris</i> ..	35,0 (4)	m

TABLEAU 13 (suite).

	Poids	Régime alimentaire
164. <i>Eremaeus</i> sp.	20,0 (4)	m
169. <i>Amerus troisi</i>	102,0 (5)	m
172. <i>Fosseremus quadripertitus</i>	1,9 (4)	m
180. <i>Liacarus coracinus</i>	107,2 (5)	M
181. <i>Liacarus xylariae</i>	85,0 (3)	M
183. <i>Adoristes ovatus</i>	42,8 (1)	M
186. <i>Xenillus tegeocranus</i>	155,8 (1)	M
189. <i>Cultroribula juncta</i>	4,0 (4)	n.s.
194. <i>Carabodes coriaceus</i>	75,0 (1)	M
195. <i>Carabodes femoralis</i>	40,7 (5)	M
196. <i>Carabodes labyrinthicus</i>	40,0 (3)	M
197. <i>Carabodes marginatus</i>	42,6 (1)	M
198. <i>Carabodes minusculus</i>	16,0 (3)	M
204. <i>Tectocephus velatus</i>	4,2 (1)	n.s.
207. <i>Tectocephus sarekensis</i>	4,5 (3)	n.s.
212. <i>Oppia nova</i>	1,7 (1)	m
213. <i>Oppia</i> cf. <i>neerlandica</i>	1,8 (4)	n.s.
214. <i>Oppia translamellata</i>	2,1 (4)	n.s.
215. <i>Oppia unicarinata</i>	2,0 (4)	n.s.
216. <i>Oppia bicarinata</i>	1,0 (4)	n.s.
217. <i>Oppia ornata</i>	2,2 (1)	n.s.
218. <i>Oppia fallax</i> var. <i>obsoleta</i>	2,5 (4)	n.s.
219. <i>Oppia fasciata</i>	2,8 (4)	n.s.
220. <i>Oppia maritima</i>	2,1 (4)	n.s.
221. <i>Oppia splendens</i>	3,8 (4)	n.s.
222. <i>Oppia minus</i>	1,0 (4)	n.s.
223. <i>Oppia subpectinata</i>	3,2 (1)	m
224. <i>Oppia clavipectinata</i>	2,8 (4)	n.s.
231. <i>Oppia</i> sp. A	3,1 (4)	n.s.
236. <i>Quadroppia quadricarinata</i>	1,3 (1)	n.s.
237. <i>Autogneta willmanni</i>	4,5 (4)	n.s.
242. <i>Thyrisoma lanceolata</i>	5,5 (4)	n.s.
243. <i>Thyrisoma pectinata</i>	5,0 (4)	n.s.
245. <i>Oribella paoli</i>	5,0 (4)	n.s.
248. <i>Suctobelba trigona</i>	1,2 (4)	n.s.
249. <i>Suctobelba subtrigona</i>	1,3 (1)	n.s.
250. <i>Suctobelba intermedia</i>	2,4 (4)	n.s.
251. <i>Suctobelba</i> gr. <i>subcornigera</i>	2,0 (4)	n.s.
252. <i>Suctobelba grandis</i> var. <i>europaea</i>	8,0 (4)	n.s.
259. <i>Suctobelba</i> sp. A	1,5 (4)	n.s.
271. <i>Cymbaeremaeus cymba</i>	55,0 (4)	m
274. <i>Micreremus brevipes</i>	4,2 (4)	m
275. <i>Licneremaeus licnophorus</i>	1,2 (4)	m
286. <i>Eupelops acromios</i>	50,0 (3)	n.s.
288. <i>Eupelops occultus</i>	45,0 (3)	n.s.
290. <i>Eupelops</i> sp. A	19,9 (5)	n.s.
293. <i>Achipteria nitens</i>	48,0 (3)	n.s.
294. <i>Achipteria coleoprata</i>	39,6 (1)	M
296. <i>Parachipteria punctata</i>	34,8 (5)	m

TABLEAU 13 (suite).

	Poids	Régime alimentaire
297. <i>Parachipteria willmanni</i>	44,0 (3)	n.s.
301. <i>Oribatella quadricornuta</i>	24,0 (1)	n.s.
302. <i>Oribatella calcarata</i>	38,1 (1)	n.s.
303. <i>Oribatella reticulata</i>	15,0 (3)	n.s.
306. <i>Ophidiotrichus borussicus</i>	4,5 (3)	n.s.
310. <i>Ceratozetes gracilis</i>	30,0 (3)	M
312. <i>Ceratozetes mediocris</i>	7,0 (3)	n.s.
313. <i>Ceratozetes minimus</i>	6,0 (3)	n.s.
318. <i>Melanozetes mollicornus</i>	19,0 (3)	n.s.
323. <i>Trichoribates incisellus</i>	16,5 (5)	n.s.
324. <i>Trichoribates novus</i>	50,0 (3)	n.s.
333. <i>Humerobates humeralis</i>	60,9 (1)	m
338. <i>Punctoribates punctum</i>	8,0 (3)	n.s.
341. <i>Minunthozetes semirufus</i>	3,7 (3)	m
344. <i>Chamobates cuspidatus</i>	8,0 (3)	m
346. <i>Chamobates incisus</i>	6,5 (1)	m
347. <i>Chamobates pusillus</i>	15,0 (3)	m
351. <i>Euzetes globulus</i>	329,9 (1)	M
353. <i>Galumna alata</i>	45,9 (5)	n.s.
354. <i>Galumna lanceata</i>	45,0 (3)	n.s.
360. <i>Pilogalumna tenuiclavus</i>	65,0 (3)	n.s.
361. <i>Pilogalumna allifera</i>	59,0 (3)	n.s.
362. <i>Allogalumna</i> sp. A	50,0 (4)	n.s.
365. <i>Oribatula tibialis</i>	14,6 (1)	m
369. <i>Zygoribatula exilis</i>	12,0 (4)	m
375. <i>Domatorina plantivaga</i>	12,0 (3)	m
378. <i>Liebstadia similis</i>	19,4 (5)	n.s.
379. <i>Liebstadia humerata</i>	12,0 (4)	n.s.
380. <i>Liebstadia similis</i> var. A	19,0 (5)	n.s.
381. <i>Scheloribates latipes</i>	16,0 (3)	m
382. <i>Scheloribates confundatus</i>	25,0 (3)	m
383. <i>Scheloribates laevigatus</i>	28,1 (5)	m
387. <i>Protoribates capucinus</i>	10,0 (3)	n.s.

LÉGENDE.

(1) Poids déterminé par BERTHET (1964a).

(2) Poids déterminé par ZINKLER (1966).

(3) Poids déterminé par un des relations proposées.

(4) Poids déterminé par référence à une espèce voisine.

(5) Poids déterminé par pesées directes.

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

5. ÉLEVAGE DES ORIBATES.

Les techniques que nous avons utilisées ont été décrites récemment (LEBRUN, 1968). Rappelons également la synthèse que SENGBUSCH (1963) consacre aux problèmes d'élevage des Acariens, et les notes de GRANDJEAN (1947a, 1948b) sur l'élevage des Oribates. Les principales exigences requises pour obtenir les meilleures conditions de survie des animaux sont le maintien de l'humidité et l'inhibition du développement des moisissures. Ce dernier point peut trouver

une solution aisée en plaçant des animaux fungivores dans les cupules d'élevage, soit des Oribates (*Oppia nova*), soit des Collemboles (ROCKETT et WOODRING, 1966a). Dans le cas où les Collemboles sont élevés avec des Oribates, on veillera à éviter leur trop fort développement et à changer régulièrement les cupules d'élevage. Il semble, en effet, selon des observations réalisées sur des élevages expérimentaux, que la surabondance des Collemboles exerce une action nocive, et sur les Oribates, et sur eux-mêmes. La mortalité des Oribates est nettement accrue. On signalera à ce sujet le travail de USHER et BALOGUN (1966) sur les exudations toxiques de *Onychiurus*. Dans le même ordre d'idées, nous songeons aux observations de WALLACE (1957), qui, pour la même série de placeaux, met en évidence une corrélation négative entre la densité de population de *Sminthurus viridis* (Collembole) en avril avec celle d'octobre. L'auteur justifie ce fait en émettant l'hypothèse que des toxines sont accumulées localement par cet animal. Il en découle qu'au même endroit, si le nombre de Collemboles est élevé au printemps, il sera faible à l'automne, la toxicité locale inhibant le développement des animaux au cours de la saison.

Il est raisonnable de penser qu'il existe un optimum propre aux conditions d'élevage. Le nombre d'individus, la température, l'alimentation, la lumière sont autant de facteurs dont l'expérimentation peut déterminer la « valeur » optimale. Certains de ces aspects seront débattus lors de l'exposé des résultats des élevages de *Nothrus palustris* ⁽¹⁾.

CHAPITRE III

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA FAUNE ARTHROPODIENNE.

Le sol et ses « annexes », on l'a vu, constituent un ensemble d'habitats variés où des conditions de vie multiples et une diversification des microhabitats sont de nature à satisfaire les besoins écologiques de plusieurs groupes animaux. Cette propriété marquante est un des caractères fondamentaux de l'étude biologique des sols.

On peut aborder l'étude pédozoologique par deux voies : par l'analyse approfondie d'un groupe systématique ou par une diagnose plus générale portant sur la majorité des groupes animaux. Dans le premier cas, de nombreux travaux, souvent remarquables, ont donné naissance à des généralisations d'ordre biocénotique très valables bien que basées sur un seul taxon (zoome, BACKLUND, 1945). Sur les Collemboles, on citera les études de AGRELL, 1941; GISIN, 1943; BELLINGER, 1954; CASSAGNAU, 1961; POOLE, 1961, 1962 et 1964; VON TÖRNE, 1965, 1967...

Les Oribates ont été étudiés plus particulièrement par RIHA, 1951; STRENZKE, 1952; SCHUSTER, 1955; KLIMA, 1956; PSCHORN-WALCHER et GUNHOLD, 1957; MIHELICIG, 1958; KARPINEN, 1958 et 1962; MÄRKEL, 1958 et 1963; WALLWORK, 1959; DALENIUS, 1960, 1962a, 1962b et 1963; RASJKI, 1961 et 1967; TARRAS-WAHLBERG, 1961; HARTENSTEIN, 1962a; POPP, 1962; KRIVOLUTSKY, 1962; BECK, 1963; TRAVÉ, 1963; MORITZ, 1963 et 1965; BERTHET, 1964a; IBARRA et al., 1965; LIONS, 1965; BLOCK, 1965, 1966a et 1966b; MADGE, 1965b, RAFALSKI, 1966; LUXTON, 1966a et 1967, etc.

(¹) Recherches qui seront publiées ailleurs.

D'autres travaux, plus vastes encore, portent sur plusieurs groupes systématiques, généralement les Acariens et les Collemboles (HAMMER, 1944; WEIS-FOGH, 1948; HAARLØV, 1960), parfois sur presque tout l'ensemble des Arthropodes (BORNEBUSH, 1930; FORSSLUND, 1943; DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1951; VAN DER DRIFT, 1951; MACFADYEN, 1952 et 1954; BELFIELD, 1956 et 1967; DUNGER, 1958; DAVIS, 1963...).

Il n'est pas dans notre intention de donner une liste exhaustive de l'ensemble des travaux sur la pédofaune. On se doit cependant de signaler les études consacrées aux autres Arthropodes tels les Insectes (COIFFAIT, 1962; VOLZ, 1962; SCHRØTZ-CHRISTENSEN, 1965; POPP, 1966; MURDOCH, 1966), les Myriapodes (EDWARDS, 1958; POPP, 1965; ANGLADE, 1967) et les Isopodes (PARIS et PITELKA, 1962; WIESER, 1962; PARIS, 1963).

Dans la présente étude on s'est attaché à un groupe bien particulier : les Oribates, pour lesquels les déterminations ont été réalisées jusqu'au niveau spécifique. Cependant, l'analyse porte également sur plusieurs Ordres d'Arthropodes, dont la liste suit (tabl. 14), et qui recouvre l'essentiel de la faune édaphique tel qu'il est coutumier de l'envisager (KÜHNELT, 1955*b*; KEVAN, 1955*a* et 1955*b*; LEWIS et TAYLOR, 1967).

Pour la majorité des Ordres, on a pu déterminer jusqu'au rang spécifique les espèces les plus communes. Ainsi, on a mis en évidence quelques types spécifiques parmi les plus abondants, les autres étant regroupés en un lot unique, indéterminé.

TABLEAU 14. — Liste des groupes animaux recensés.

A. — ARACHNIDES.

1. Pseudoscorpions.
2. Opilions.
3. Aranéides.
4. Acariens :
 - a) Mésostigmates :
 - Gamasides,
 - Liroaspinés,
 - Uropodins;
 - b) Métastigmates;
 - c) Cryptostigmates (Oribates);
 - d) Astigmates (Acariidés);
 - e) Prostigmates (Thrombidiiformes).

B. — CRUSTACÉS.

1. Isopodes.

C. — MYRIAPODES.

(Diplopodes et Chilopodes).

D. — INSECTES.

1. Collemboles.
2. Diploures.
3. Protoures.
4. Thysanoures.
5. Dermaptères.
6. Coléoptères.
7. Trichoptères.
8. Diptères.
9. Hyménoptères.
10. Thysanoptères.
11. Hémiptères.

L'étude se fonde sur une récolte de plus d'un million d'individus animaux, ce qui rend compte de la part statistique importante de l'analyse. Le détail propre à chacun des groupes systématiques figure au tableau 15 où seuls les groupes largement représentés ont été repris.

TABLEAU 15. — Détail numérique propre aux principaux taxons.

1. Aranéides	2.578
2. Acariens Gamasides	37.584
3. Acariens Uropodins	63.588
4. Acariens Prostigmates	83.907
5. Acariens Oribates	549.180
6. Isopodes	3.370
7. Myriapodes	3.477
8. Insectes Collemboles	263.671
9. Insectes Ptérygotes	17.672
	1.025.027

N.B. — Ces chiffres n'ont aucune valeur comparative tels quels. Certains groupes animaux, en effet, ont été exclus des comptages après 12 prélèvements, tandis que d'autres ont été dénombrés pendant 24 mois (Oribates et Collemboles).

Les valeurs concernent à la fois adultes et immatures.

Comme on le peut constater par comparaison avec la liste précédente (tabl. 14), certains groupes animaux ont été délibérément écartés, étant donné leur faible participation à l'ensemble faunique recensé dans les biotopes étudiés (Opilions, Pseudoscorpions, Métastigmatés, Acariidés, Protoures, etc.).

1. MÉTHODES.

1. Dans le but de décrire et de différencier les biotopes, il est opportun de mettre en évidence la participation de chaque groupe animal au sein de la faunule. Ce processus implique deux phases majeures.

1° On établira d'abord les proportions relatives des taxons pour chaque milieu dont le total faunique sera ramené à 100.

2° Partant de ces proportions, il sera facile de voir les différences et les similitudes entre habitats en se basant sur l'abondance relative d'un quelconque groupe animal.

Dans les deux cas, le problème posé est fondamentalement différent; dans le premier la question soulevée est la suivante : étant donné un milieu, quels groupes animaux y sont les mieux représentés ? Dans le second cas elle s'écrit comme suit : étant donné un groupe animal, dans quel milieu est-il le plus abondant ? A l'occasion de ce diagnostic, on partira des groupes taxonomiques au sens le plus large pour les détailler éventuellement au fur et à mesure que des conclusions se dégagent.

2. On se posera le problème de quantifier les relations existantes entre plusieurs séries de valeurs. Plus précisément, on cherchera à comparer des tableaux de densités relatives de

groupes animaux dans plusieurs habitats et à montrer dans quelle mesure les entités systématiques apparaissent ou non selon la même importance relative pour l'ensemble des milieux étudiés.

L'utilisation des méthodes statistiques non paramétriques en écologie est assez peu répandue (GHENT, 1963; LLOYD, 1963; GREIG-SMITH, 1964; LEBRUN, 1965a; SOUTHWOOD, 1966; CANCELA DA FONSECA, 1968). Le coefficient de concordance W de KENDALL (1962) (voir l'ouvrage de SIEGEL, 1956) permet la mesure des relations au sein de plusieurs rangements de variables de leur « reliabilité ». Cette méthode non paramétrique découle du coefficient de corrélation r_s de SPEARMAN (1904). Pour déterminer l'association entre k catégories de rangement de N entités, on établit au préalable, et ce pour chaque entité, la somme R_j des rangs assignée par chacune des catégories (ou classes). La somme des carrés des déviations observées par rapport à la moyenne des R_j ($S R_j/N$) est obtenue par la relation :

$$s = S (R_j - R_j \text{ moyen})^2.$$

Le coefficient se déduit de :

$$W = \frac{12s}{k^2 (N^3 - N)}. \quad (\text{A})$$

Comme nous l'avons signalé, W est étroitement relié au coefficient de corrélation de rang r_s .

Selon KENDALL (1962) en effet, cette statistique est liée au coefficient de concordance par la valeur moyenne des C_k^2 ⁽¹⁾ paires de rangement pouvant donner un coefficient de corrélation de rang $\left(r_s \text{ moyen} = \frac{kW - 1}{k - 1} \right)$. On peut tester la valeur observée de W en déterminant sous H_0 (l'hypothèse nulle implique qu'il n'y a pas concordance entre les N séries de rangs) la probabilité associée à l'éventualité d'une valeur plus élevée de W . Le rejet ou le non-rejet de l'hypothèse nulle se fera au moyen du test chi-carré [$\chi^2 = k(N-1)W$] avec $N-1$ degrés de liberté; l'expression (A), en effet, est approximativement distribuée comme l'est le chi-carré, lorsque N est supérieur à 7.

2. RÉSULTATS ET DISCUSSION.

1. Pour donner une première vue panoramique des répartitions animales, trois groupes seulement (Collemboles, Acariens et autres Arthropodes) seront analysés selon les critères exposés ci-dessus. L'examen du tableau 16 montre qu'en vue globale les habitats étudiés, par ailleurs fort différents (voir chap. I), semblent héberger chacun de ces trois groupes d'animaux en proportions sensiblement équivalentes. Néanmoins, cette similitude n'est qu'apparente. Ainsi, bien que l'ensemble des Acariens occupe une répartition relative du même ordre de grandeur, les Collemboles et les autres Arthropodes se répartissent différemment selon le biotope. Les Collemboles sont relativement plus abondants dans les écorces sèches, les branches au sol et la couche minéralisée de la prairie. Ces trois milieux sont ceux où la décomposition organique est la moins prononcée; manque de matériaux humigènes sur les écorces sèches, phénomènes saproxyliques peu actifs dans le bois fraîchement tombé au sol et prédominance des éléments minéraux dans la rhizosphère de la prairie sont les motifs qui justifient cette lenteur du cycle biogène. La sécheresse relative de ces habitats s'ajoute à cette situation peu

(¹) Nombre de combinaisons de k classes prises deux à deux.

favorable dans les deux habitats forestiers. On reviendra sur la question en analysant les rapports entre Acariens et Collemboles.

Les autres Arthropodes, représentés principalement par des Macroarthropodes, sont les mieux répartis dans les trois milieux les plus riches en matériaux organiques où, *a priori*, la fragmentation des déchets organiques est le mieux réalisable. Les feuilles de peuplier, plus tendres que celles du chêne, du hêtre et de l'érable dans la litière de chênaie (voir chap. I), hébergent le plus grand nombre relatif de Macroarthropodes. La litière de chênaie, par contre, est mieux peuplée que les branches mortes qui s'y mêlent. On remarquera que les biotopes arboricoles n'hébergent que peu de Macroarthropodes. Connaissant le régime macrophytophage (litière principalement) de la majorité des représentants de ce groupe, cette constatation n'appelle aucun commentaire nouveau.

TABLEAU 16. — Densité relative des groupes animaux.

	A	B	C	D	E	L ₁	G	H ₁	L ₂	H ₂	L ₃	H ₃	
Collemboles	33,8	29,7	20,7	24,7	34,2	23,3	23,8	17,8	22,9	44,5	22,7	21,3	319,4
Acariens	65,3	69,4	78,8	73,4	61,9	72,1	74,0	80,0	74,6	53,7	70,7	76,2	850,2
Autres Arthr. ...	0,9	0,9	0,5	2,0	3,9	4,6	2,2	2,2	2,5	1,8	6,6	2,5	30,6
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	

2. La répartition proportionnelle de la faunule est détaillée dans le tableau 17 où l'on indique la participation centésimale des groupes animaux les plus importants à la densité totale de chaque biotope. Cette matrice de pourcentage sert de base à l'application du coefficient de concordance de KENDALL testé selon la méthode indiquée plus avant. La valeur de ce coefficient W est de 0,85 à laquelle correspond un χ^2 de 91,9 ($P < 0,01$, pour 9 d.l.). La répartition relative des groupes animaux montre une étroite concordance. Ce sont donc les mêmes groupes animaux qui sont numériquement les plus importants dans chacun des biotopes.

Il est certes utile de préciser que nous avons préjugé une influence des biotopes sur les peuplements animaux, influence qui se manifeste d'abord par un effet sélectif. Cette manière de considérer les répartitions animales est plus valable, croyons-nous, que d'admettre que ce sont les groupes animaux qui choisissent eux-mêmes leur habitat. En d'autres termes, l'influence mésologique est plus déterminante que l'action propre des animaux sur leur habitat, au moins en ce qui concerne les peuplements édaphiques. Une espèce ou un taxon, en effet, n'agiront sur le milieu que dans la mesure où celui-ci englobe les éléments nécessaires à l'implantation préalable de l'animal. Il n'est donc pas question, par conséquent, de la réussite de l'adaptation, mais bien de la présence ou de l'absence du groupe animal considéré.

Dans chaque milieu, par conséquent, ce sont les mêmes groupes animaux qui sont les plus abondants. Malgré des différences fondamentales entre les biotopes étudiés, cette constatation, bien que peu ordinaire, est normale car c'est surtout du point de vue quantitatif qu'apparaissent des différences parfois énormes. Les méthodes de rang ne mettent en lumière

TABLEAU 17. — Densité relative des principaux groupes animaux.

	A	B	C	D	E	L ₁	G	H ₁	L ₂	H ₂	L ₃	H ₃
Collemboles	33,8	29,7	20,7	24,6	34,2	23,3	23,8	17,8	22,9	44,5	22,7	21,3
Oribates	46,8	55,4	57,4	9,9	27,6	50,7	54,9	66,3	62,7	22,9	54,0	62,3
Gamasides	0,8	0,3	0,5	3,0	9,5	3,8	3,3	4,1	4,4	4,9	3,1	2,2
Uropodinsés	0,3	0,1	0,3	0,7	1,0	5,8	1,2	4,4	5,1	17,5	1,7	1,2
Prostigmates	17,4	13,2	20,7	59,9	23,8	11,8	14,7	5,3	2,4	8,5	12,0	10,5
Insectes divers	0,44	1,12	0,08	1,43	3,04	2,32	1,90	1,15	1,78	0,95	1,43	0,54
Coléoptères	0,14	0,26	0,11	0,18	0,24	1,04	0,12	0,36	0,51	0,52	0,51	0,42
Myriapodes	—	0,04	0,02	0,30	0,27	0,25	0,18	0,15	0,13	0,24	1,78	0,74
Isopodes	—	—	0,02	0,02	0,37	0,60	0,03	0,29	—	—	2,16	0,69
Aranéides	0,36	0,04	0,16	0,02	0,07	0,35	0,01	0,12	0,07	0,06	0,71	0,13
	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

que des différences d'ordre de grandeur. Pour les Isopodes, par exemple, malgré le fait que ces animaux ne représentent jamais plus de 2,2% de l'ensemble de la faune, ce groupe, comme on le verra plus loin, est caractéristique d'un seul habitat. En effet, classé presque toujours en dernier rang pour le coefficient W, sa représentation varie cependant du simple au centuple selon le milieu.

La répartition de ces groupes animaux a été représentée d'une autre manière à la figure 18 où chaque secteur d'un cercle est proportionnel à son abondance (densité relative). A une exception près, ce sont les trois taxons suivants dont la densité relative est la plus élevée : Oribates, Collemboles et Prostigmates. Les Oribates sont les plus abondants dans 9 des 12 milieux, les Collemboles dans 2 et les Prostigmates dans un seul. Dans les deux couches holograniques de la prairie (L₂ et H₂), les Uropodinsés sont plus nombreux que les Prostigmates (voir fig. 18).

Dans les milieux épiédaphiques et hémiedaphiques (L₁, H₁, L₂, H₂, L₃, H₃, E et G), les Gamasides atteignent un pourcentage déjà appréciable et prennent la quatrième place par importance de densité. En densité relative, les autres groupes animaux sont très faiblement représentés.

Cette interprétation démontre bien l'homogénéité évidente de la répartition proportionnelle de la faune au sein de chaque biotope.

Une remarque importante doit être émise dès à présent : l'étude statistique de la matrice des proportions du tableau 17 par le test χ^2 (homogénéité de proportions) démontre une très faible probabilité de bon accord entre les densités. Les grands nombres manipulés ici justifient le fait que selon cette méthode une dissimilitude paraîtra hautement significative numériquement parlant, mais sans pour autant montrer une discordance d'ordre biologique. C'est pour cette raison majeure que nous avons choisi le coefficient W de KENDALL qui est un coefficient de concordance et non d'identité.

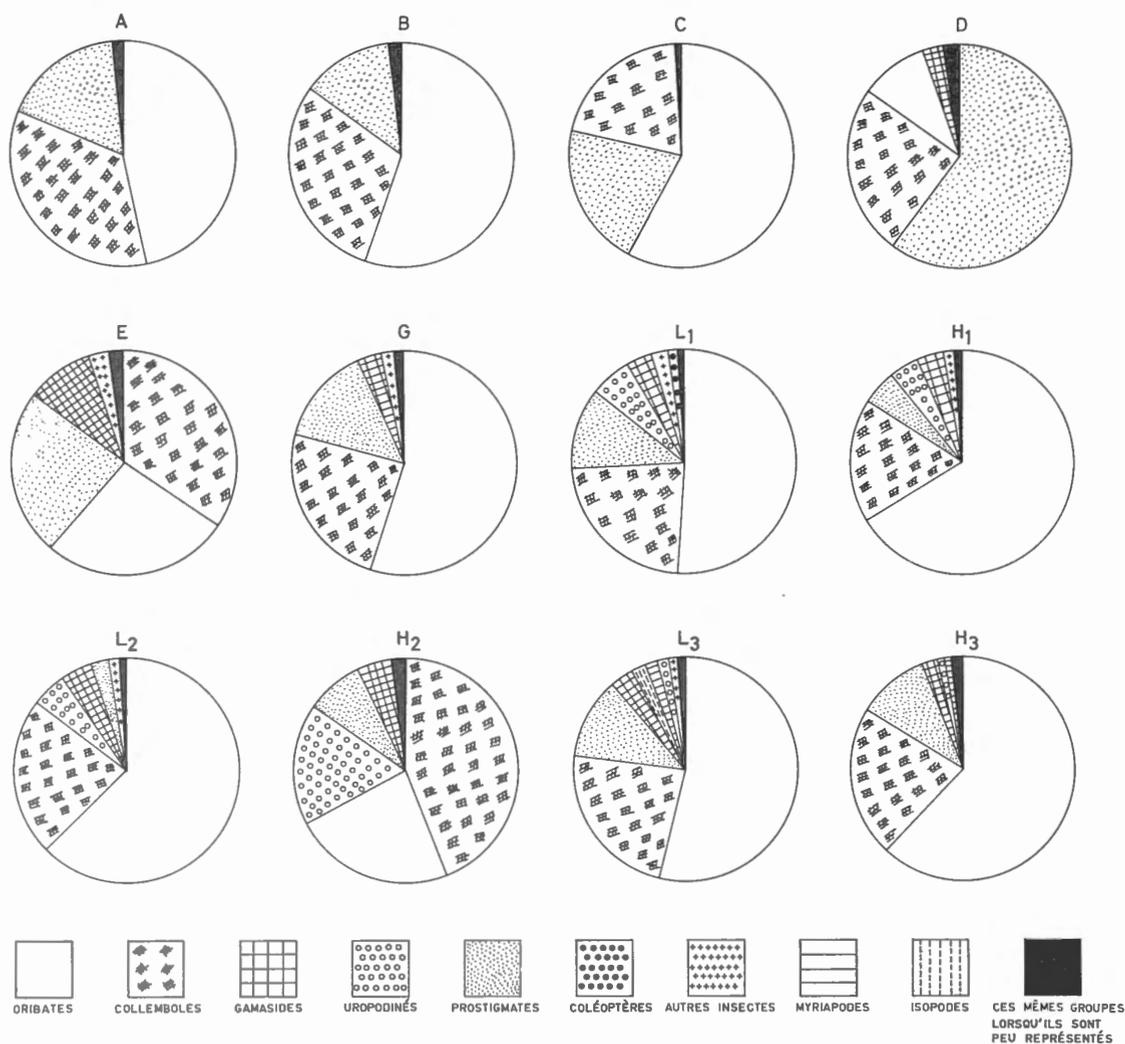


FIG. 18. — Répartition (basée sur les densités relatives) des principaux groupes animaux dans chaque biotope.

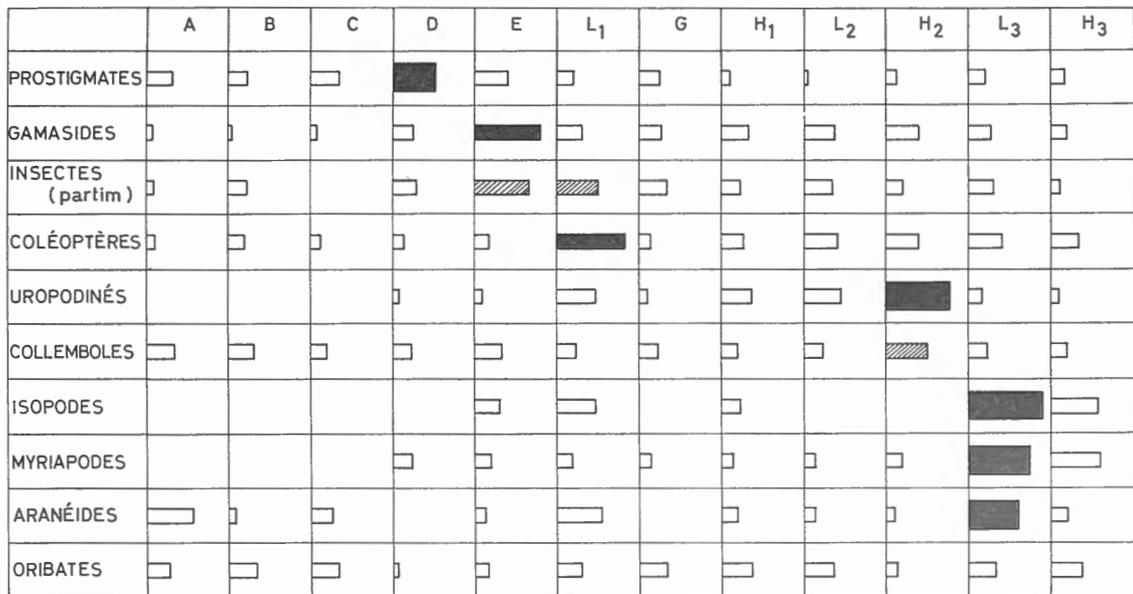
3. Comme il a été indiqué au début de ce chapitre, la deuxième question à élucider est la suivante : étant donné un groupe animal, dans quel habitat est-il relativement le plus abondant ? Par là, on recherche les taxons caractéristiques d'un biotope, donc d'un ensemble de conditions de vie particulières.

Le premier commentaire concerne le test de concordance effectué sur les répartitions de chaque groupe animal entre les douze biotopes. La valeur calculée de W est de 0,11, à laquelle correspond à un χ^2 de 11,6 ($0,3 > P > 0,2$ pour 9 d.l.). Par conséquent, l'inverse serait surprenant, il se dégage une nette discordance dans la manière dont les dix groupes taxonomiques se répartissent : ils se localisent manifestement à certains biotopes.

Il est important de signaler ici que ce mode de raisonnement accorde la même importance à chaque entité systématique indépendamment de sa densité. On met

ainsi sur un même pied la comparaison de groupes dont l'importance numérique réelle peut différer considérablement (jusqu'à 100 fois plus). Cette conception est voulue : n'importe quel taxon peut effectivement indiquer des conditions de vie particulières quelle que soit son importance numérique absolue.

La lecture du tableau 17 étant malgré tout malaisée, on a représenté ces résultats graphiquement, par le dessin de surfaces proportionnelles à l'importance des groupes animaux dans les douze biotopes (voir fig. 19), indépendamment de leur densité absolue. On retiendra non seulement les groupes zoologiques qui par leur abondance caractérisent un biotope en particulier, mais aussi ceux qui peuvent donner des indications sur leur habitat préférentiel par leur absence dans certains milieux.



□=5%

FIG. 19. — Répartition proportionnelle des principaux groupes animaux entre les biotopes. En supposant qu'un même nombre d'animaux ait été prélevé dans chaque biotope, la figure montre comment 100 individus d'un groupe quelconque se distribuent entre les différents milieux.

a) Les Prostigmates, on le voit, sont particulièrement abondants dans les souches pourries. Rappelons que cet habitat constitue un complexe saproxylique où l'activité microbienne et microfaunique est particulièrement intense. D'après la littérature les Prostigmates sont en majorité prédateurs, mais leur biologie est trop mal connue pour que l'on puisse généraliser cette affirmation; dans une même famille, voire même au sein d'une même espèce, à différentes stases, on peut trouver des formes carnassières aussi bien que pollinivores ou phytophages. Il semblerait (TRAVÉ, 1963) que ce sont les représentants de la famille des *Bdellidae* qui soient les plus voraces : « animaux rapides et munis de chélicères puissants, les Bdelles font grand carnage de Collembolés et il n'est pas rare de les voir sectionner un *Xenylla* en deux parties » (TRAVÉ, 1963). Les Prostigmates sont constitués d'individus généralement de petite taille. On peut se demander, par conséquent, et en admettant le régime carnivore de la majorité des familles, si leurs proies ne sont pas constituées par la microfaune abondante dans les complexes saproxyliques : Tardigrades, Protozoaires, Rotifères et Nématodes, qui

constituent les victimes les plus appropriées à la taille de ces Acariens. Soulignons la grande quantité d'eau qui gorge le vieux bois pourri des souches (voir chap. I), condition propice au bon développement et à l'épanouissement des organismes semi-aquatiques (hydrobiontes) cités ci-devant.

Les Gamasides, quant à eux, sont franchement prédateurs et particulièrement voraces, nous avons pu l'observer. Animaux spécialement mobiles, ils se nourrissent de Collembolés et de formes immatures d'Acariens dont ils ne mangent que les parties les plus tendres (abdomen). On a observé un *Pergamasus*, mis au jeûne pendant une huitaine de jours, se nourrir de plusieurs larves de *Nothrus palustris* (Oribate) en quelques heures, ne laissant que les parties fortement chitinisées (pattes, coxae, gnathosome...) (1).

Les Gamasides sont relativement plus nombreux dans les branches au sol. Parmi les douze biotopes étudiés, il semble bien que ce soit celui-ci qui leur convienne le mieux. Un certain nombre de formes immatures d'Oribates ont un régime alimentaire xylophage : *Carabodidae*, *Phthiracaroidae* (voir GRANDJEAN, 1939b, 1940, 1945); ce sont des stases habituellement inactives et immobiles, ce qui les rend vulnérables malgré la protection de la logette creusée dans le bois. Il est possible que la présence de ces immatures, comme celle des larves xylophages d'Insectes, exerce un pouvoir attractif sur les Gamasides.

Les Insectes Ptérygotes (Coléoptères exclus) occupent également les branches mortes dans la litière et la litière elle-même en plus grande abondance relative que dans les dix autres habitats. Si dans le premier de ces milieux, ce sont les larves xylophages qui sont bien représentées, dans la litière, par contre, on ne trouve que des larves détriticoles : Trichoptères (*Encyoclea pusilla* uniquement), Diptères (*Bibionidae*, *Chironomidae* et *Tipulidae* surtout). Les connexions entre ces deux biotopes (litière et branches au sol) sont bien mises en évidence par LLOYD (1963) qui montre que la densité de la macrofaune s'élève en litière lorsque le temps est plus froid. Lorsque la température monte, par contre, les Macroarthropodes migrent vers le bois mort.

Les Coléoptères, particulièrement nombreux dans la litière de la chênaie, sont représentés par les *Ptiliidae* (*Acrotrichis*) quasi exclusivement. Ce sont des animaux détriticoles, de taille voisine de 1 mm, très actifs et dont le rôle dans la fragmentation de la litière est sûrement fort important vu leur densité élevée (550 individus adultes par m² en moyenne annuelle). Les *Elateridae* (larves) et les *Staphylinidae* (adultes et larves) ne sont pas fort nombreux dans ce biotope bien qu'ils atteignent une densité déjà appréciable (100 et 110 individus par m² respectivement).

Dans la couche minéralisée de la prairie (H₂), deux groupes atteignent une importance relative élevée : les Uropodinés surtout et les Collembolés dans une moindre mesure. On étudiera plus loin les relations quantitatives qui peuvent associer ces deux groupes animaux dans les biotopes hémiedaphiques (litières et humus).

Certains Macrophytophages (Isopodes et Myriapodes en partie) abondent surtout dans la litière de peuplier, milieu où l'apport organique exogène est le plus aisément attaquant. On a déjà souligné ce fait précédemment; on mettra cependant l'accent sur l'observation qui ne fait ressortir l'abondance relative de ces deux groupes animaux dans les seuls biotopes forestiers, litière et humus plus précisément. Ce sont deux groupes hémiedaphiques, détriticoles pour la plupart, dont les déplacements sont généralement conditionnés par la présence des matériaux fraîchement tombés au sol (*Oniscoïdea* et *Diplopodes*, RAW, 1967).

Les recensements ont montré que les Chilopodes (généralement carnivores) sont numériquement dominants dans la chênaie, tandis que les *Diplopodes* (phytophages en

(1) Recherches qui seront publiées ailleurs.

majorité) sont plus nombreux dans la peupleraie. Les Glomérades forment l'essentiel des Diplopodes de la peupleraie où ils occupent surtout la litière. Selon BACHELIER (1963), ils tendent à se confiner plus en surface et marquent généralement une nette préférence pour les litières rapidement décomposables. De plus, il est généralement admis que les Diplopodes sont surtout abondants dans les « mull ». Ces trois points correspondent bien aux observations réalisées comme aux conditions mésologiques propres à cet habitat.

Les Chilopodes, dominants en chênaie, sont surtout représentés par les Lithobiidés généralement abondants dans les sols bruns sous forêt, ce qui s'accorde bien avec nos constatations. Cependant, la densité totale des Chilopodes demeure faible (200 individus au m²). Les représentants de cet Ordre sont de loin plus abondants dans les sols de forêts de conifères (NEF, 1957) ou dans les prairies où SALT et al. (1948) en ont dénombré plus de 600 au m².

On aura donc remarqué que la litière de peupleraie est particulièrement riche en Isopodes et Diplopodes et que les Coléoptères et les larves d'Insectes abondent dans celle de la chênaie. VOLZ (1962), dans une étude sur les couches holorganiques de surface de sols forestiers, distingue, parmi d'autres, deux groupes de communautés qui offrent d'évidentes analogies abiotiques et fauniques avec celles qui nous intéressent. D'une part, des sols alluviaux dégagés, enrichis en humus (type « mull »), où dominent Isopodes, Diplopodes et larves de Diptères. D'autre part, les sols avec une couche organique relativement épaisse dans laquelle les Coléoptères et les larves d'Insectes sont très abondants.

Ajoutons encore que les Diplopodes et Isopodes préfèrent de loin les terres et les litières riches en calcium. Nos observations semblent bien correspondre à cette règle puisque, on l'a vu au chapitre I, la teneur en calcium de la litière de peuplier est nettement plus élevée que celle de la chênaie (3,19 g contre 1,91 g au m²). Les motifs justifiant l'influence du calcium sur les Diplopodes ne sont pas encore bien connus. Selon BLOWER (1955), l'ion calcium limiterait la perméabilité épidermique; l'endosmose est ainsi ralentie, phénomène particulièrement favorable lors des périodes de plus grande susceptibilité à l'inondation, à savoir au moment de la ponte et des mues (BLOWER, *loc. cit.*). La « saveur » des feuilles a été mise en corrélation avec la teneur en calcium (RAW, 1967). Cependant, ainsi que SATCHELL (1967) le fait remarquer, corrélation n'implique pas causalité, et il est très probable que d'autres facteurs agissent sur le « goût » et l'appétence du matériel végétal (azote, polyphénols...).

Les *Araneidea*, groupe peu abondant, sont également les plus prospères dans la litière de la peupleraie.

b) Outre le fait que certains groupes d'animaux sont mieux représentés dans quelques milieux, on remarquera cependant que certains d'entre eux sont quasi ou totalement absents dans d'autres.

Soulignons à ce sujet que les Gamasides et les Coléoptères sont pauvrement représentés dans les milieux corticoles (A, B et C). Les Uropodinés ne sont présents de façon appréciable que dans la prairie, où ils atteignent une participation importante, et dans la chênaie (litière et humus) d'une manière moins nette.

Les Isopodes, on l'a déjà vu, ne se présentent que dans les litières et l'humus des deux biocénoses forestières comme dans les branches tombées au sol. La prairie (L₂, H₂), les biotopes corticoles (A, B et C), le complexe saproxylique (D) et les mousses terricoles (G) en sont pratiquement dépourvus. Les Myriapodes, quant à eux, sont inexistantes dans les communautés corticoles surtout. Le manque de matériaux organiques humifiables justifie, à notre sens, la répartition particulière de ces deux groupes animaux.

On notera encore l'absence virtuelle d'Aranéides dans les souches pourrissantes, d'une part, et dans les mousses terricoles, d'autre part. Les Oribates apparaissent déficitaires dans

TABLEAU 18. — Densité (nombre d'individus au m²) des principaux groupes d'Arthropodes dans les six biotopes principaux.

	L ₁	H ₁	L ₂	H ₂	L ₃	H ₃
Collemboles	16.000	19.600	14.500	48.400	5.000	26.500
Oribates :						
immatures	19.200	25.600	30.200	10.200	5.700	37.700
adultes	17.900	54.500	10.400	10.700	6.600	36.300
total	37.100	80.100	40.600	20.900	12.300	74.000
Gamasides	2.700	4.600	2.600	5.800	650	2.700
Uropodinsés	3.900	5.400	3.200	25.600	400	1.500
Prostigmatés et autres Acariens	8.800	6.400	1.600	10.300	2.900	11.300
Insectes	2.400	1.700	1.350	1.750	460	1.050
Myriapodes	150	110	70	330	450	700
(Diplopodes)	40	20	20	150	360	600
(Chilopodes)	110	90	50	180	90	100
Isopodes	470	320	—	—	530	800
Aranéides	230	130	55	80	200	160

quelques milieux où ils sont supplantés par un autre groupe d'Acariens, les Prostigmatés dans les souches (D), les Uropodinsés dans la couche minéralisée de la prairie (H₂). Ce même fait se remarque de façon moins démonstrative dans le biotope lignicole au sol (E) où les Gamasides sont relativement bien représentés et où les Oribates le sont pauvrement. Il s'agit, certes, d'un phénomène de compensation que favorisent les conditions du milieu; on remarquera en outre que les trois biotopes où se réalise cet équilibre en Acariens sont assez particuliers : les deux groupements lignicoles, d'une part, le milieu organiquement le moins riche, d'autre part. C'est une hypothèse souvent énoncée que l'abondance des Oribates va de pair avec la haute teneur du milieu en matériaux organiques. En effet, les Oribates auraient tendance à préférer les sols très humides et particulièrement ceux qui contiennent une forte proportion de matériaux organiques (STRENZKE, 1952; KÜHNELT, 1955a; BALOGH, 1958; BLOCK, 1966a; RYKE et LOOTS, 1967, etc.).

DHILLON et GIBSON (1962) ont montré que dans une ancienne prairie, les Oribates sont peu abondants voire pratiquement absents. Ces auteurs supposent que la sécheresse relative du sol et le peu de matériaux organiques (8 % seulement) sont à l'origine de la faiblesse numérique de ces Acariens. Par contre, dans la même ancienne prairie, et ceci est à mettre en regard avec le phénomène de compensation dont nous parlions ci-avant, les Thrombidiiformes (Prostigmatés en majorité) représentent plus de 50 % de la faune des Acariens.

4. Jusqu'à présent, l'analyse des peuplements d'Arthropodes reposait, à juste titre, sur la comparaison des densités relatives. Il est cependant possible d'exprimer les résultats préliminaires en valeur absolue pour les biotopes qui s'y prêtent en raison du mode de prélèvement (L₁ - H₁ - L₂ - H₂ - L₃ - H₃). Le tableau 18 présente la densité moyenne annuelle

des groupes animaux envisagés. Les valeurs coïncident assez bien avec les données de la littérature (voir, par exemple, NEF, 1957; MOREAU, 1965; BURGES et RAW, 1967, etc.); ainsi, elles apportent une importante contribution à la connaissance des densités animales dans les couches holorganiques de surface de certains types d'écosystèmes de nos contrées.

En ce qui concerne les Oribates, on aura constaté qu'ils présentent une densité de 117.000 individus en chênaie, 86.000 en peupleraie et 61.000 en prairie. D'une manière générale, les sols forestiers contiennent de 50.000 à 300.000 Oribates au m² (voir BORNEBUSCH, 1930; FORSSLUND, 1936; VAN DER DRIFT, 1951; EVANS et al., 1961; NEF, 1957; GALOUX, 1957; CRAGG, 1961; KEVAN, 1965, etc.). Il est très rare de trouver moins de 50.000 Oribates au m² dans les litières de forêt; à notre connaissance, hormis des conditions de vie très particulières, nous ne voyons que les recensements de GASDORF et GOODNIGHT (1963) qui font état d'une densité d'Oribates vraiment faible (23.000/m²), analogue à ce qu'on rencontre habituellement dans les prairies.

Peu d'auteurs se sont vraiment interrogés sur les causes des différences de densité. L'opinion généralement répandue est que, en conditions normales, c'est-à-dire en régime hydrique et thermique non déficient et sans carence d'oxygène, c'est le stock alimentaire (litière surtout) qui détermine le nombre des consommateurs. Dans notre travail de 1965, nous avons dénombré une moyenne annuelle de 85.000 Oribates pour un site analogue à celui de notre étude actuelle mais où la densité du couvert végétal était bien inférieure.

Les prairies, quant à elles, dépassent rarement des densités de 50.000 Oribates (habituellement 20.000 individus au m² : SHEALS, 1957; BLOCK, 1965, etc.). La prairie étudiée ici montre donc une richesse assez étonnante. Lors de la description des milieux nous avons insisté sur l'état d'abandon de cet écosystème rudéral. La production végétale n'est que peu détournée par l'homme (une seule fauche annuelle et pas de bétail). Il en résulte un état très favorable pour la « microfaune » qui a pu développer des populations à fortes densités.

DEUXIÈME PARTIE

Critères analytiques des peuplements : écologie des populations.

AVERTISSEMENT.

Par définition, la population est un ensemble d'individus appartenant, en principe, à la même espèce et occupant le même habitat. La population possède un certain nombre de propriétés fondamentales. Dès lors, après avoir précisé que la population implique une unité morphologique, physiologique, génétique et écologique, il faut nuancer l'appartenance des individus à une même unité taxonomique (espèce). Nous avons introduit par ailleurs le terme de sous-population (LEBRUN, 1968) répondant ainsi à une nécessité. Il est incontestable que, pour des animaux à stases, l'unité fonctionnelle (morphologique, physiologique et écologique) de l'espèce est déraisonnable. Seules les propriétés démographiques (taux de natalité, taux de mortalité, distribution de l'âge et taux de croissance) sont applicables à l'ensemble de l'espèce et à cet ensemble uniquement. Les autres propriétés fondamentales des populations [densité, dispersion (dispersal) et distribution (distribution pattern)] sont passibles d'être définies aussi bien au niveau de la sous-population qu'au niveau de la population elle-même.

Cette deuxième partie du Mémoire situe le peuplement des Arthropodes édaphiques à l'échelle de la population. Nous avons énoncé les principales caractéristiques de cette entité écologique; l'une d'elle, cependant, souvent oubliée car elle s'intègre dans la définition même de la population, mérite d'être soigneusement étudiée : l'habitat occupé par l'espèce. Certes, la faune édaphique occupe le sol, mais la distribution verticale des animaux est loin d'être uniforme; nous abordons cet aspect de l'écologie des Oribates édaphiques dans le premier chapitre. D'autre part, si l'édaphon forme une part importante de l'écosystème, ses rapports avec les biotopes épiédaphiques et aériens sont incontestables. Afin de recouvrir l'intégralité du cycle fermé de la chênaie à charmes, écosystème riche et varié, nous ne pouvions nous limiter aux seules couches holorganiques de surface. Le chapitre IV présente, dans une perspective synécologique, la répartition des différentes espèces d'Oribates dans les biotopes de la chênaie. Au point de vue écologique, la connaissance des lieux occupés préférentiellement par les espèces constitue un important acquis qu'il serait regrettable de négliger, l'inventaire des faunes demeurant le premier outil de la biocénologie.

Connaissant l'habitat occupé par la population, se pose alors la question du nombre d'individus qui la constitue; la densité numérique (nombre d'individus par unité de surface) représente la propriété fondamentale première de la population. L'étude des variations de densité des espèces d'Oribates les plus abondants est abordée dans le deuxième chapitre. L'ensemble des problèmes touchant aux variations temporelles ou spatiales des propriétés de la population constitue ce qu'on appelle la dynamique des populations. Dans ce même

chapitre, nous abordons, en plus de la phénologie spécifique à proprement parler, quelques traits marquants de la dynamique des populations d'Oribates.

Au sein d'une même population, c'est la sous-population adulte qui attire, habituellement, l'attention. Omettre les immatures, dans une perspective dynamique, revient à omettre une source riche en informations. Le troisième chapitre a traité à une part importante de la dynamique spécifique : le rapport adultes immatures et sa signification; on s'est également posé la question de savoir si certaines propriétés de la sous-population adulte sont applicables aux autres sous-populations, entre autres la variation temporelle de la densité, la distribution verticale et la localisation à un habitat préférentiel.

Les Oribates édaphiques ne présentent pas d'adaptations spectaculaires en relation avec leur habitat. Cependant, on tentera de voir dans quelle mesure, dans un point de vue statistique, la spécialisation des formes peut être mise en rapport avec les exigences du milieu (chap. V, § 1). De même, on cherchera à définir, dans la mesure du possible, les facteurs mésologiques susceptibles d'influencer les populations (chap. V, § 3). Enfin, en complément essentiel de la plus importante caractéristique des populations, la densité numérique, on abordera un aspect plus fonctionnel des peuplements animaux par le biais de la densité pondérale. La masse vivante des populations permet, par un changement d'optique, une autre définition de son importance au sein de la communauté (chap. V, § 2). Nous verrons dans quelle mesure il est possible de concilier ces deux points de vue.

CHAPITRE PREMIER.

DISTRIBUTION VERTICALE DES ORIBATES ENTRE LES COUCHES HOLORGANIQUES DE SURFACE.

1. ÉTAT DE LA QUESTION.

Ce chapitre envisage un aspect important de l'écologie des populations d'Oribates. En effet, si l'on peut garantir avec certitude dans quelle couche holorganique une espèce tend à se localiser, il devient dès lors possible de mieux entrevoir d'autres traits de l'écologie de ces populations. Notre analyse ne repose que sur la distribution verticale de la faune entre les deux couches holorganiques superposées telles que définies au chapitre I de la première partie. Ces deux couches représentent en fait une épaisseur variable de 4 à 6 cm selon la saison. Elles couvrent entièrement la zone où se consomme le potentiel énergétique et alimentaire contenu dans la matière organique morte. Il n'est pas surprenant, dès lors, de constater que 90 % au moins des Microarthropodes se localisent au niveau de cet horizon organiquement très riche. Les sols naturels de prairie et de forêt montrent une faune plus localisée en surface que les sols cultivés ou remaniés. Plus précisément, dans les sols non modifiés des régions tempérées, la majorité des Acariens et des Collemboles (aussi bien en espèces qu'en individus) est concentrée dans les couches supérieures du sol et dans la litière. Ce modèle semble universellement le même pour les prairies, les forêts et les bruyères (DHILLON et GIBSON, 1962; AGRELL, 1941; SCHALLER, 1949; VAN DER DRIFT, 1951; MAC FADYEN, 1952; DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1951).

Ces références comme les données reproduites au tableau suivant, prouvent qu'il est licite de restreindre l'étude des Arthropodes édaphiques aux seules couches hologaniques de surface. Ajoutons que dès lors, la faunule habitant les premiers centimètres du sol constitue ce qu'il est coutumier d'appeler l'hémiédaphon (JACOT, 1940) vivant dans la litière et dans l'humus (tabl. 19).

TABLEAU 19. — Quelques données relatives à la distribution verticale des Microarthropodes édaphiques.

Biotope	Groupe animal intéressé	Proportion récoltée à la profondeur indiquée	Proportion récoltée de 0 à 5 cm de profondeur	Profondeur maximale prospectée	Références
Ant Mound Sud.	Microarthropodes (Acarions et Collembolés principalement).	55 % (0-1 cm)	85 %	9 cm	HAARLØV, 1960
Ant Mound Nord.	Idem.	85 % (0-2 cm)	94 %	9 cm	Idem.
Pâturage.	Idem.	60 % (0-3 cm)	67 %	60 cm	Idem
Taillis (litière et sol).	Idem.	78 % (0-3 cm)	86 %	60 cm	Idem
Sol tropical.	Ensemble de la faune édaphique.	80 % (0-2,5 cm)	—	?	MEYER et MALDAGUE, 1957
Bruyère naturelle.	Microarthropodes.	85 % (0-3,4 cm)	—	27 cm	MURPHY, 1953
Ancienne prairie naturelle.	Collembolés.	86 % (0-2 cm)	94 %	15 cm	DHILLON et GIBSON, 1962
Idem.	Acarions.	36 % (0-2 cm)	54 %	15 cm	Idem
Pinède, mois de janvier.	Oribates.	43 % (0-2 cm)	67 %	35 cm	LIONS, 1966
Idem, mois de février.	Idem.	63 % (0-2 cm)	87 %	35 cm	Idem
Sol caillouteux.	Idem.	64 % (0-2 cm)	84 %	35 cm	LIONS, 1965
Quatre prairies.	Acarions et Collembolés.	76 %-79 % 87 % et 91 % (0-4 cm)	—	12 cm	WOOD, 1967b
Tourbières.	Acarions.	80 % à 90 % (0-3 cm)	—	6 cm	BLOCK, 1966b
Litière de sous-bois.	Oribates.	98 % (0-10 cm)	84 %	?	NIEDEBALA, 1967

En général, lorsque la faune semble être moins concentrée dans les couches superficielles, le fait est dû soit à la grande épaisseur des couches hologaniques (pinèdes étudiées par LIONS, 1966), soit à l'abondance, en profondeur, d'un groupe particulier (*Rhodacaridae* dans la prairie étudiée par DHILLON et GIBSON, 1962).

Il est évident que la distinction faite entre couche supérieure et couche inférieure correspond à des différences mésologiques fondamentales. Elles ne sont cependant pas aussi tranchées dans tous les biotopes. Néanmoins, à partir du moment où une espèce s'implante

avec succès dans un site, elle y manifestera la même tendance à se localiser soit en surface, soit en profondeur comme dans les autres habitats qu'elle occupe.

Il est certes utile de rappeler les différences mésologiques concernant les deux couches holorganiques de surface. Le tableau ci-après résume les caractéristiques propres à chacune des strates. Au seul point de vue des matériaux organiques, la couche supérieure (litière au sens large) est constituée de débris bruts, peu altérés et en voie de fragmentation mécanique et chimique. La couche inférieure (humus *sensu lato*) est formée de matériaux déjà fragmentés mécaniquement et chimiquement mêlés aux constituants minéraux du sol avec néo-formation de matières humiques et possédant une structure colloïdale propre (tabl. 20).

TABLEAU 20. — Principales différences écologiquement importantes entre le niveau supérieur et le niveau inférieur des couches holorganiques de surface.

Facteurs importants du milieu internes ou externes	Action exercée — Aspects favorables ou défavorables	
	En couche supérieure (Litière <i>sensu lato</i>)	En couche inférieure (Humus <i>sensu lato</i>)
Température.	Influence directe.	Tamponnement efficace.
Eau.	Dessiccation aisée.	Eau liée aux colloïdes humiques — Eau de capillarité.
Humidité atmosphérique.	Risque de dessiccation.	H.R. voisinant presque toujours la saturation.
Insolation et luminosité.	Évaporation directe.	Évaporation réduite.
Porosité et espace vital.	Semi-obscurité.	Obscurité.
Oxygène.	Facilité de déplacement en surface.	Déplacements dépendants de l'espace disponible.
Précipitations atmosphériques.	Ventilation aisée.	Ventilation dépendante de la porosité.
Vents.	Teneur en gaz = atmosphère.	Risque d'asphyxie par l'eau en cas de mauvais drainage.
Acidité.	Entraînement des animaux par ruissellement.	Concentration en CO ₂ élevée.
	Entraînements des animaux.	Engorgement et asphyxie possibles.
	Variable selon le lessivage.	Action nulle.
		Sensiblement constante.

Dans les deux écosystèmes forestiers considérés, l'humus est du type « moder » : la zone écotonique entre la litière et l'humus est mince et ténue. La distinction des faunules propres aux deux couches n'en sera que plus facile. Pour opérer cette distinction, nous avons utilisé la densité relative plutôt que la densité absolue selon l'expression suivante :

$$DV = \frac{Dr\ CI}{Dr\ CI + Dr\ CS}$$

où par DV on entend le taux de distribution verticale, par Dr CS la densité relative dans la couche supérieure et par Dr CI la densité relative dans la couche inférieure. On voit que, si la population n'était représentée qu'en litière, ce taux tomberait à zéro; il atteindrait l'unité

dans le cas inverse. Pour la facilité, on multipliera le taux par cent, ce qui pour une valeur donnée de cet indice signifie le pourcentage d'individus d'une espèce occupant la couche inférieure en supposant que les deux couches soient habitées par un nombre égal d'Oribates divers. La principale raison de l'utilisation des densités relatives est la grande différence d'habitabilité existant entre litière et humus. Pour un prélèvement de même surface ou de même volume, la comparaison du nombre d'individus peut accuser de fortes différences. On comprendra aisément que dans le cas où la richesse intrinsèque d'une couche est trop grande par rapport à son homologue, il serait difficile de déceler la tendance des espèces à se localiser à l'une plutôt qu'à l'autre. La notion d'espace vital acquiert ici une grande importance. Dans les quatre premiers centimètres des sols bruns forestiers, chaque Microarthropode disposerait en moyenne de 100 mm² de microcavités et microgaleries (HAARLØV, 1955, 1959). Pour le site étudié par cet auteur, la surface disponible en litière proprement dite (de 0 à 1 cm) serait moins grande que dans la couche de fermentation et d'humus (de 1 à 2,5 cm).

Un autre avantage de l'utilisation du taux de distribution verticale proposé par référence à la densité relative est qu'il permet ainsi la comparaison de sites dont la structure et la morphologie des différentes couches hologaniques, trop particulières, rendent la comparaison des densités absolues très inopportune.

2. RÉSULTATS ET DISCUSSION.

Les tableaux qui suivent montrent à quelle couche se localisent les espèces d'Oribates les mieux représentées dans les recensements de la chênaie (tabl. 21), de la prairie (tabl. 22) et de la peupleraie (tabl. 23). Dans les trois écosystèmes le nombre d'espèces dont la densité est suffisamment élevée pour permettre le calcul de l'indice représente environ la moitié de l'effectif (47/89 en chênaie, 21/54 en prairie et 28/50 en peupleraie).

D'après la valeur de l'indice de distribution verticale (DV) nous avons déterminé cinq catégories d'espèces :

- | | |
|--|---|
| 1. Espèces litiéricoles | 0 < DV < 20 (représentation symbolique : voir fig. 23). |
| 2. Espèces pseudo-litiéricoles | 20 < DV < 40 (id.). |
| 3. Espèces indifférentes | 40 < DV < 60 (id.). |
| 4. Espèces pseudo-humicoles | 60 < DV < 80 (id.). |
| 5. Espèces humicoles | 80 < DV < 100 (id.). |

Selon cette classification, le nombre d'espèces appartenant à chacune de ces catégories a été établi; l'analyse simultanée de ces valeurs est intéressante à plus d'un titre. La figure 20 compare la répartition des espèces, selon ces cinq catégories, dans les trois écosystèmes. On dégage ainsi trois modèles particuliers : en chênaie apparaît une nette prédominance des espèces litiéricoles, les formes humicoles sont par contre majoritaires dans la peupleraie tandis que les catégories intermédiaires caractérisent la prairie. Si l'on envisage l'apport de débris végétaux au sol, on peut considérer la peupleraie comme monospécifique (pure litière de peuplier); la litière de chênaie, on l'a vu précédemment (chap. I de la 1^{re} partie), est mélangée et composée essentiellement des feuilles mortes de cinq essences dont trois au moins atteignent une importance pondérale très grande. Le caractère fugace de la litière est nettement plus accentué dans la plantation de peuplier que dans la chênaie; l'apport sérotinal est intégralement décomposé dès la fin de l'été. Ces différences caractéristiques des placeaux forestiers expliquent certainement la représentation inversée de la répartition verticale des Oribates. Il est assez frappant, en effet, de préciser que dans la chênaie, les espèces litiéricoles constituent 35 % et

les humicoles 22 % de l'effectif spécifique de la communauté; dans la peupleraie, par contre, apparaissent 34 % d'humicoles pour 21 % de litiécoles. On remarquera encore que la catégorie la moins représentée est celle des pseudo-humicoles en chênaie (12 %) et celle des pseudo-litiécoles en peupleraie (7 %). La cassure qu'indiquent ces minima démontre bien la stratification de la faunule en fonction des deux couches hologaniques.

Il ne paraît pas en aller de même dans la prairie où les espèces strictement de surface ou de profondeur ne représentent que 12 % du total (4 % de litiécoles et 1 % d'humicoles). Cette situation est probablement en rapport avec la fauche des herbes qui perturbe le biotope, entrave le dépôt d'une couche appréciable de fanes et expose plus directement la surface du substrat durant tout l'été. On ne perdra pas de vue, en effet, les variations de température enregistrées en surface (en été principalement) et le faible pouvoir de tamponnement thermique de la strate herbacée (1^{re} partie, chap. I). Il n'est pas étonnant, dès lors, de constater que

TABLEAU 21. — Distribution verticale des principales espèces d'Oribates de la chênaie mesurée par l'indice DV.

Espèces	DV	Espèces	DV
<i>Carabodes marginatus</i>	2,0	<i>Tectocepheus sarekensis</i>	43,0
<i>Oribatella quadricornuta</i>	5,0	<i>Hypochothonius rufulus</i>	44,0
<i>Damaeus auritus</i>	5,8	<i>Tectocepheus velatus</i>	45,5
<i>Chamobates cuspidatus</i>	7,1	<i>Suctobelba subcornigera</i>	45,2
<i>Damaeus onustus</i>	7,9	<i>Phthiracarus ferrugineus</i>	53,2
<i>Oppia ornata</i>	10,3	<i>Nanhermannia nanus</i>	54,2
<i>Brachychthonius berlesei</i>	12,2	<i>Oppia subpectinata</i>	55,4
<i>Achipteria coleoprata</i>	13,7	<i>Steganacarus striculus</i>	62,1
<i>Xenillus tegeocranus</i>	13,7	<i>Suctobelba subtrigona</i>	64,6
<i>Chamobates incisus</i>	14,6	<i>Oppia quadricarinata</i>	72,4
<i>Brachychthonius italicus</i>	15,0	<i>Nothrus silvestris</i>	72,6
<i>Phthiracarus globosus</i>	15,4	<i>Ophidiotricus borussicus</i>	74,3
<i>Platynothenrus peltifer</i>	16,0	<i>Rhysotritia duplicata</i>	78,5
<i>Minuthozetes semirufus</i>	16,7	<i>Suctobelba trigona</i>	81,8
<i>Liacarus coracinus</i>	17,3	<i>Ceratozetes gracilis</i>	83,0
<i>Hermannia gibba</i>	18,0	<i>Cultroribula juncta</i>	85,0
<i>Steganacarus magnus</i>	22,0	<i>Oppia nova</i>	86,4
<i>Liochthonius hystericinus</i>	22,5	<i>Oppia translamellata</i>	88,0
<i>Phthiracarus piger</i>	23,1	<i>Malaconothrus</i> sp.	91,0
<i>Hermannella punctulata</i>	26,0	<i>Oppia fallax</i> var. <i>obsoleta</i>	93,2
<i>Euzetes globulus</i>	27,2	<i>Oppia bicarinata</i>	94,4
<i>Nothrus palustris</i>	28,7	<i>Autogneta willmanni</i>	97,5
<i>Eniochthonius minutissimus</i>	33,6	<i>Eulohmannia ribagai</i>	98,1
<i>Suctobelba intermedia</i>	37,9		

TABLEAU 22. — Distribution verticale des principales espèces d'Oribates de la prairie mesurée par l'indice DV.

Espèces	DV	Espèces	DV
<i>Trichoribates incisellus</i>	20,2	<i>Achipteria coleoprata</i>	58,0
<i>Damaeus auritus</i>	25,0	<i>Galumna alata</i>	61,0
<i>Eupelops</i> sp.	32,0	<i>Oppia clavipectinata</i>	64,9
<i>Liochthonius</i> sp. A	35,0	<i>Brachychthonius berlesesi</i>	67,0
<i>Liebstadia similis</i> var. A	37,7	<i>Brachychthonius jugatus</i>	71,0
<i>Nothrus palustris</i>	39,0	<i>Tectocephus sarekensis</i>	72,1
<i>Scheloribates laevigatus</i>	46,1	<i>Oppia nova</i>	77,3
<i>Liebstadia similis</i>	46,6	<i>Suctobelba subtrigona</i>	79,4
<i>Oppia fasciata</i>	52,9	<i>Oribella paoli</i>	85,1
<i>Metabelba papillipes</i>	54,6	<i>Ceratozetes gracilis</i>	96,0
<i>Liebstadia humerata</i>	57,0		

TABLEAU 23. — Distribution verticale des principales espèces d'Oribates de la peupleraie mesurée par l'indice DV.

Espèces	DV	Espèces	DV
<i>Oribatella quadricornuta</i>	9,0	<i>Oppia clavipectinata</i>	62,4
<i>Platynothrus peltifer</i>	13,0	<i>Brachychthonius berlesesi</i>	63,4
<i>Liebstadia similis</i>	13,7	<i>Liochthonius</i> sp. B	63,7
<i>Liebstadia similis</i> var. A	13,9	<i>Tectocephus sarekensis</i>	74,1
<i>Liochthonius</i> sp. A	15,0	<i>Oribella paoli</i>	75,5
<i>Damaeus auritus</i>	17,4	<i>Suctobella trigona</i>	80,0
<i>Scheloribates laevigatus</i>	32,0	<i>Oppia nova</i>	83,2
<i>Achipteria coleoprata</i>	33,8	<i>Tectocephus velatus</i>	85,2
<i>Nothrus palustris</i>	47,2	<i>Hypochthonius luteus</i>	86,7
<i>Pilogalumna tenuiclavus</i>	49,0	<i>Oppia fallax</i> var. <i>obsoleta</i>	89,3
<i>Punctoribates punctum</i>	51,1	<i>Ceratozetes gracilis</i>	90,0
<i>Hypochthonius rufulus</i>	51,4	<i>Suctobelba subtrigona</i>	91,3
<i>Nothrus silvestris</i>	60,1	<i>Galumna alata</i>	92,3
<i>Oppia fasciata</i>	60,2	<i>Quadroppia quadricarinata</i>	95,2

l'indice de distribution verticale des quatre principales espèces de la prairie (*Liebstadia similis*, *Scheloribates laevigatus*, *Metabelba papillipes* et *Oppia fasciata*) oscille aléatoirement au cours de l'année selon les conditions mésologiques sans marquer une tendance saisonnière (fig. 21 et 22).

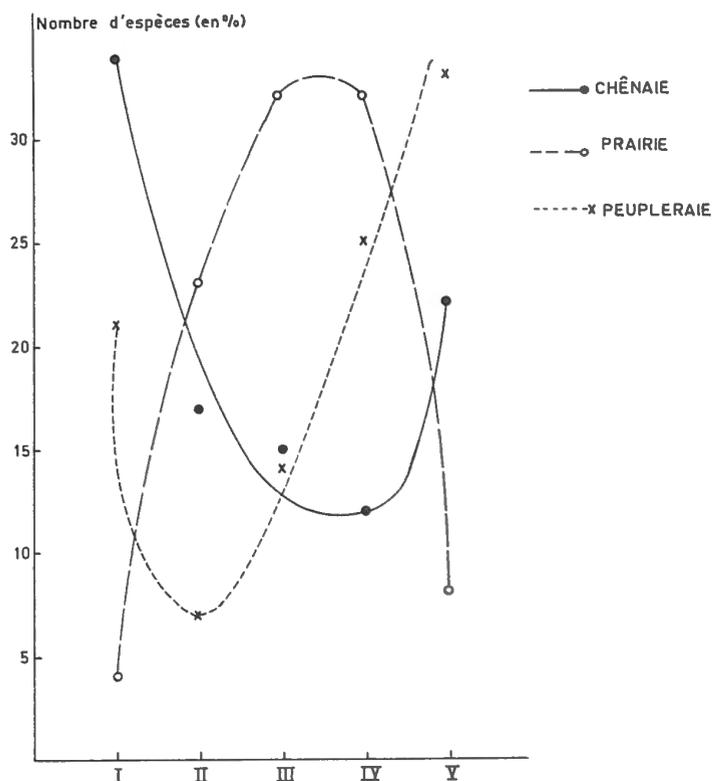


FIG. 20. — Répartition des espèces dans chacune des catégories délimitées selon la valeur de l'indice DV.

- I : espèces litiécoles.
- II : espèces pseudo-litiécoles.
- III : espèces indifférentes.
- IV : espèces pseudo-humicoles.
- V : espèces humicoles.

En ordonnée : la proportion d'espèces se répartissant dans les 5 catégories.

Nous nous rendons parfaitement compte que ces résultats ne peuvent être généralisés au départ de trois biotopes seulement. Aussi, pour confirmer ces vues, et appuyer cet essai de caractérisation des couches hologaniques par certaines espèces, avons-nous fait appel aux recensements couvrant un cycle annuel selon les informations disponibles au Laboratoire d'Écologie animale. Huit autres milieux forestiers ont été considérés, portant à onze le nombre d'habitats envisagés. Ils ont été numérotés de la façon suivante :

- I. — Chênaie *Querceto-Carpinetum convallarietosum* (LEBRUN, 1965a).
- II. — Chênaie *Querceto-Carpinetum* sous-association typique-acidicline (la présente étude).
- III. — Prairie *Lolieto-Cynosuretum cristati* (la présente étude).
- IV. — Peupleraie apparentée aux forêts alluviales (la présente étude).
- V. — Chênaie *Quercetum sessiliflorae* (ELSEN, 1965).
- VI. — Chênaie *Querceto-Carpinetum convallarietosum* (ELSEN, 1965).
- VII. — Chênaie *Querceto-Carpinetum convallarietosum* (ELSEN, 1965).
- VIII. — Chênaie *Querceto-Carpinetum convallarietosum* (SMEETS, 1968).
- IX. — Chênaie *Querceto-Carpinetum Stellarietosum* (SMEETS, 1968).
- X. — Chênaie *Querceto-Carpinetum Stachyetosum* (WIBO, 1967).
- XI. — Chênaie *Querceto-Carpinetum convallarietosum* (WIBO, 1967).

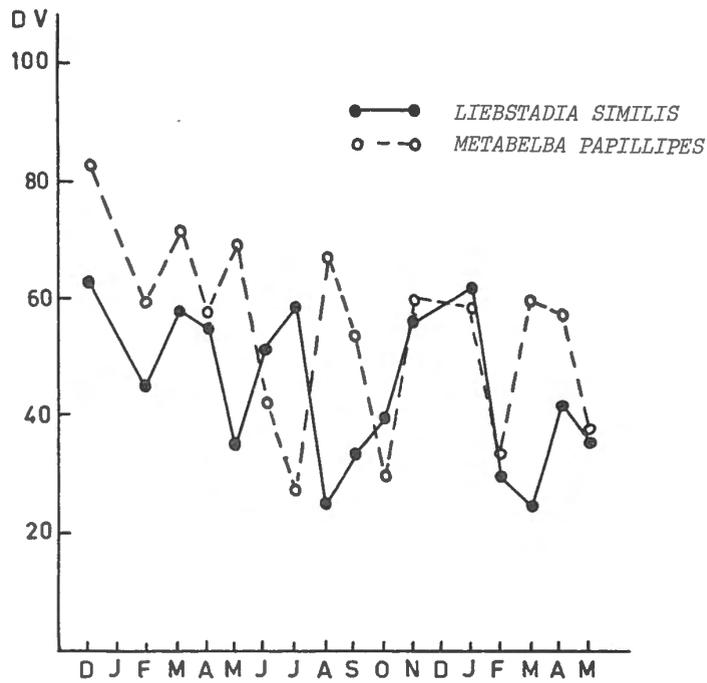


FIG. 21. — Variation annuelle de l'indice DV pour deux espèces types de la prairie.

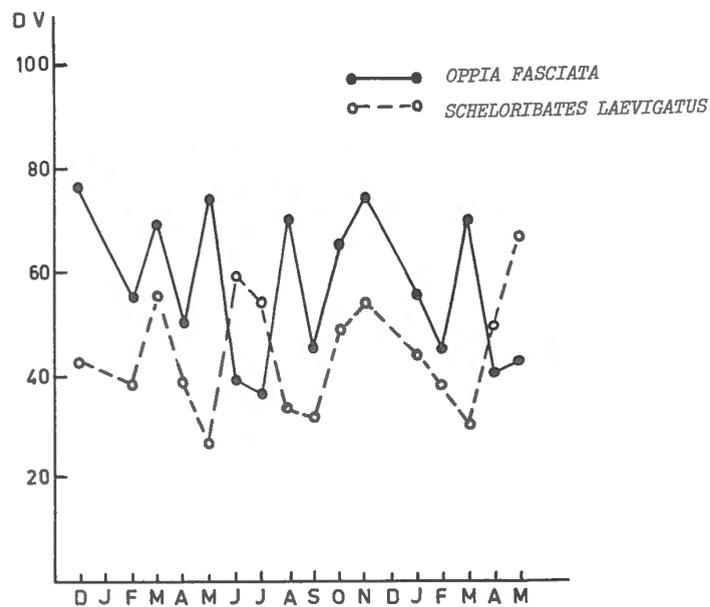


FIG. 22. — Variation annuelle de l'indice DV pour deux espèces types de la prairie.

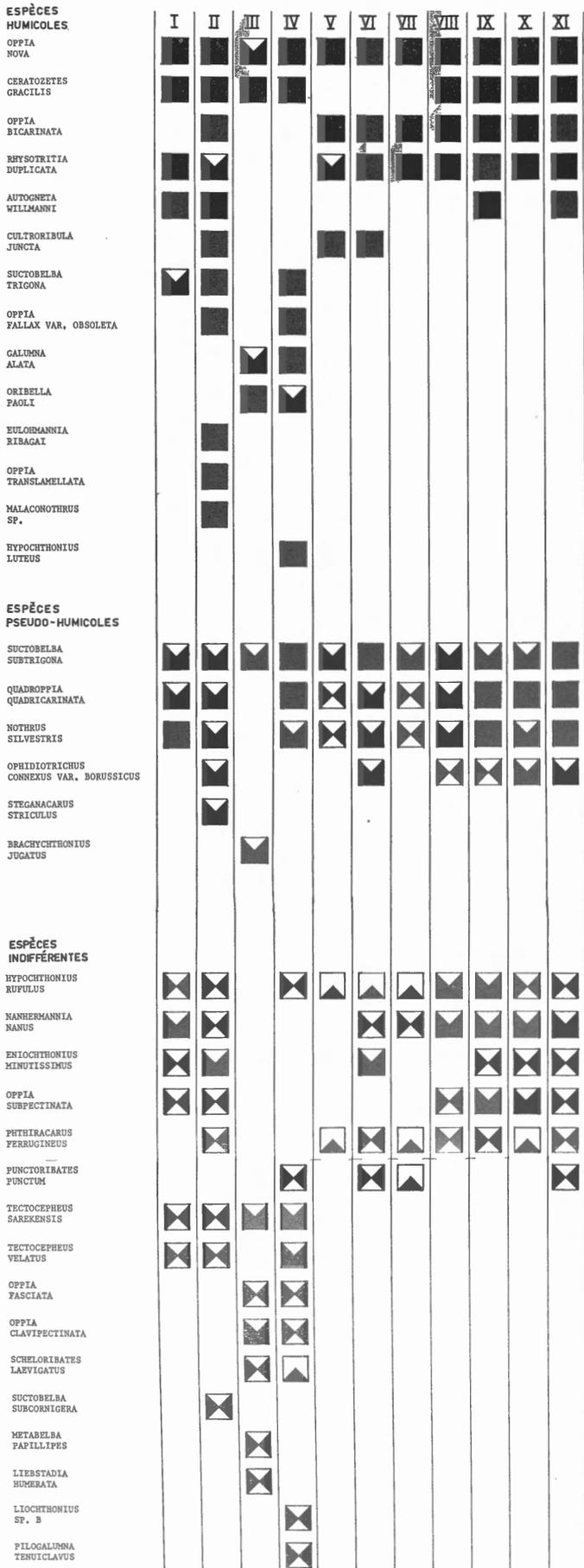
Dans les huit nouveaux placeaux de chênaies, l'indice DV a été calculé sur la base des espèces les plus abondantes. L'ensemble des résultats est présenté à la figure 23, où l'on a attribué un sigle particulier à chacune des cinq classes de répartition verticale définies ci-avant. Les différentes espèces ont été groupées selon l'homogénéité et la répartition de la même classe de l'indice DV. Un seul Oribate n'a pu être classé : *Brachychthonius berlesei*; tous les autres peuvent être manifestement rapportés à un groupe écologique (voir fig. 23).

Grâce au nombre de répétitions et à la régularité de l'indice de répartition verticale, trois groupes spécifiques se dégagent fort nettement. Le groupe humicole comprend huit espèces : *Oppia nova*, *Ceratozetes gracilis*, *Oppia bicarinata*, *Rhysotritia duplicata*, *Autogneta willmanni*, *Cultroribula juncta*, *Suctobelba trigona* et *Eulohmannia ribagai*. Le groupe litiéicole rassemble huit types spécifiques également : *Damaeus onustus*, *Platynothrus peltifer*, *Oribatella quadricornuta*, *Oppia ornata*, *Xenillus tegeocranus*, *Chamobates cuspidatus*, *Carabodes marginatus* et *Damaeus auritus*. Enfin, un troisième groupe réunit les espèces qui se répartissent indifféremment entre les deux couches hologaniques de surface pendant toute l'année, ou se localisent soit en surface, soit en profondeur selon l'époque (« migration saisonnière »); huit espèces encore en font partie : *Hypochthonius rufulus*, *Nanhermannia nanus*, *Eniochthonius minutissimus*, *Oppia subpectinata*, *Phthiracarus ferrugineus*, *Punctorbates punctum*, *Tectocepheus sarekensis* et *Tectocepheus velatus*.

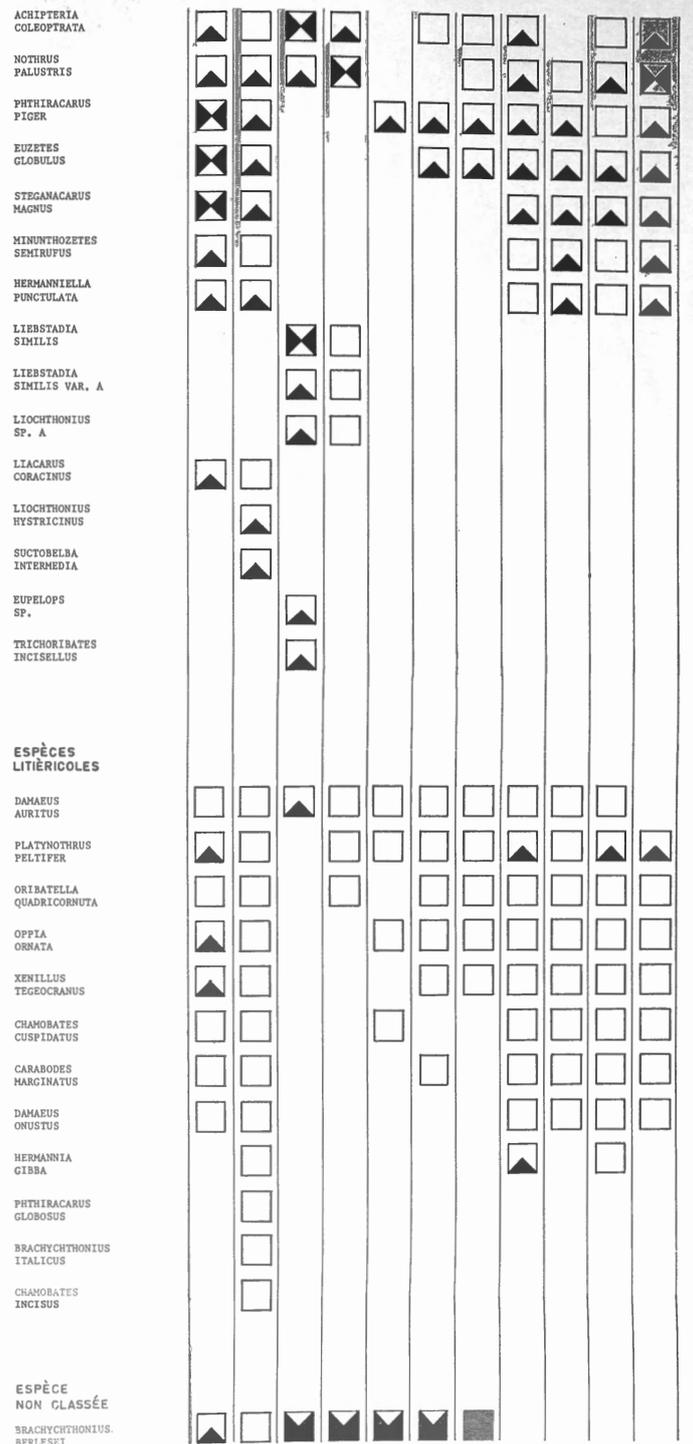
La variation saisonnière de l'indice DV se présente différemment selon que l'espèce considérée appartient à l'un ou à l'autre de ces trois groupes écologiques. Les figures 24 et 25 (relatives à la chênaie étudiée dans ce Mémoire) montre deux modèles types. Dans un cas, l'espèce litiéicole se localise constamment et par préférence à la litière quelle que soit l'époque de l'année (*Carabodes marginatus* et *Oribatella quadricornuta*, par exemple); de même le type humicole se cantonne presque toujours à l'humus indépendamment du contexte climatique. Il semble, dès lors, qu'il ne soit pas indispensable de recouvrir un cycle annuel pour définir l'appartenance à une synusie déterminée. Bien que l'indice DV montre une variation plus accentuée chez les deux espèces humicoles choisies (*Ceratozetes gracilis* et *Rhysotriata duplicata*), il descend rarement en dessous de la valeur de 70.

Parmi le groupe des espèces indifférentes, on l'a déjà dit, deux types de répartition dans le temps de l'indice DV se présentent. Dans l'un des cas, il apparaît une fluctuation aléatoire autour de la valeur de 50 de l'indice de distribution verticale (*Oppia subpectinata*, *Tectocepheus sarekensis*, fig. 26 et 27). Antérieurement déjà, une interprétation de cet aspect de l'écologie des Oribates des litières avait été proposée (1964a), en reprenant certains faits observés par WALLWORK (1959) et qui permet de mieux comprendre les variations de densité et de la répartition verticale des Oribates de petite taille. Seules les espèces d'une certaine taille et dont l'appareil locomoteur est plus développé seraient capables de migrations saisonnières. Les Oribates de petite taille (*Brachychthoniidae*, *Oppiidae*, *Suctobelbidae*,...), par contre, dont les déplacements sont réduits et limités, subiraient passivement les aléas climatiques, avec des vagues de mortalité aux périodes défavorables. Les principaux arguments présentés pour étayer cette hypothèse sont :

- De fortes variations temporelles de densité.
- Un cycle de développement court permettant un repeuplement rapide après une vague de mortalité.
- L'absence de localisation saisonnière à une des deux couches hologaniques de surface envisagées ici, signifiant que la migration, si elle existe, est inopérante.
- Certaines expériences sur le rendement de l'extraction des appareils Berlèse-Tullgren qui ont montré que les espèces de petite taille avaient un faible rendement comparativement aux autres Oribates (voir HAARLØV, 1962).



ESPÈCES PSEUDO-LITIÈRICOLES



LÉGENDE : ◩ 0 < DV < 20 ◩ 20 < DV < 40 ◩ 40 < DV < 60 ◩ 60 < DV < 80 ◩ 80 < DV < 100

FIG. 23. — Valeurs prises par l'indice de distribution verticale (DV) pour les espèces dans différents biotopes (I à XI). Le classement s'est effectué selon la répétition d'une même catégorie ou des catégories voisines.

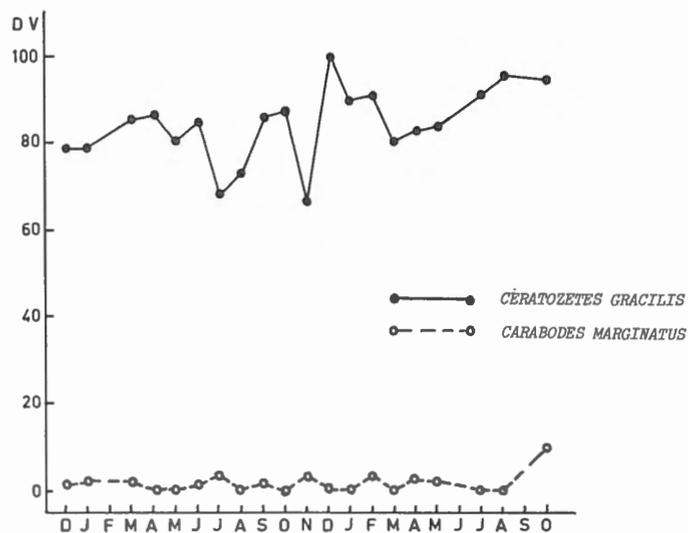


FIG. 24. — Evolution saisonnière de l'indice DV pour une espèce humicole (*Ceratozetes gracilis*) et une espèce litiéicole (*Carabodes marginatus*) (recensements de la chênaie).

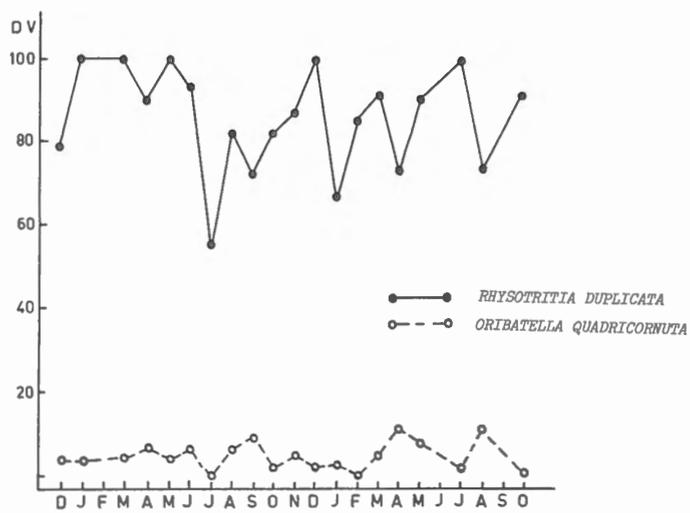


FIG. 25. — Evolution saisonnière de l'indice DV pour une espèce humicole (*Rhyssotritia duplicata*) et une espèce litiéicole (*Oribatella quadricornuta*) (recensements de la chênaie).

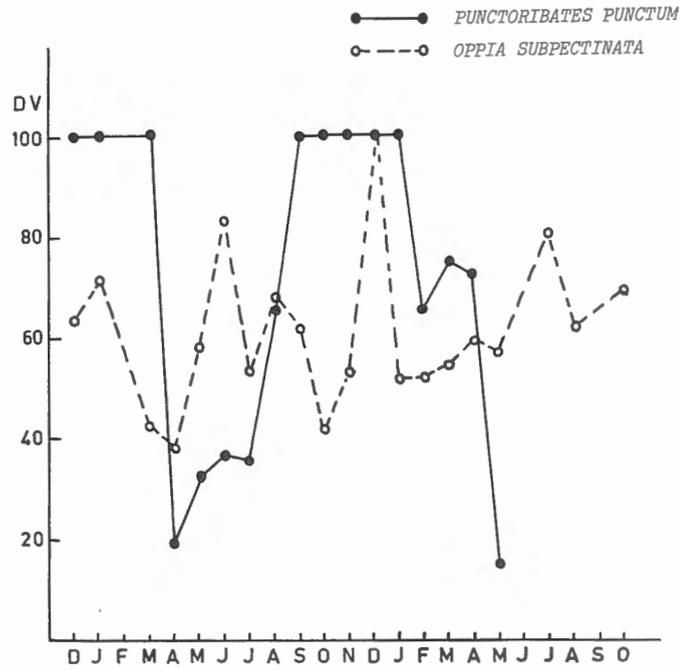


FIG. 26. — Évolution saisonnière de l'indice DV pour deux espèces indifférentes. L'une (*Oppia subpectinata*, recensements de la chênaie) du type « variations aléatoires », l'autre (*Punctoribates punctum*, recensements de la peupleraie) du type « migration saisonnière ».

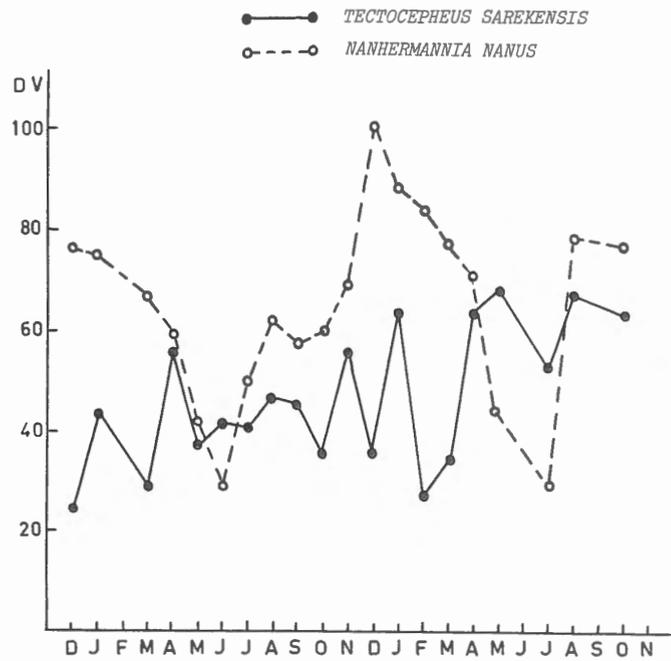


FIG. 27. — Évolution saisonnière de l'indice DV pour deux espèces indifférentes (recensements de la chênaie), *Nanhermannia nanus* (type « migration saisonnière ») et *Tectocephus sarekensis* (type « variations aléatoires »).

D'un autre côté, les espèces dont la taille et le développement de l'ambulacre supposent la possibilité de migrer selon la saison et les conditions mésologiques montrent, quant à elles, une localisation cyclique de la population à une couche déterminée. La variation de l'indice DV paraît bien le montrer pour *Hypochthonius rufulus*, *Nanhermannia nanus*, *Eniochthonius minutissimus* et *Punctoribates punctum* (fig. 26, 27 et 28) ⁽¹⁾.

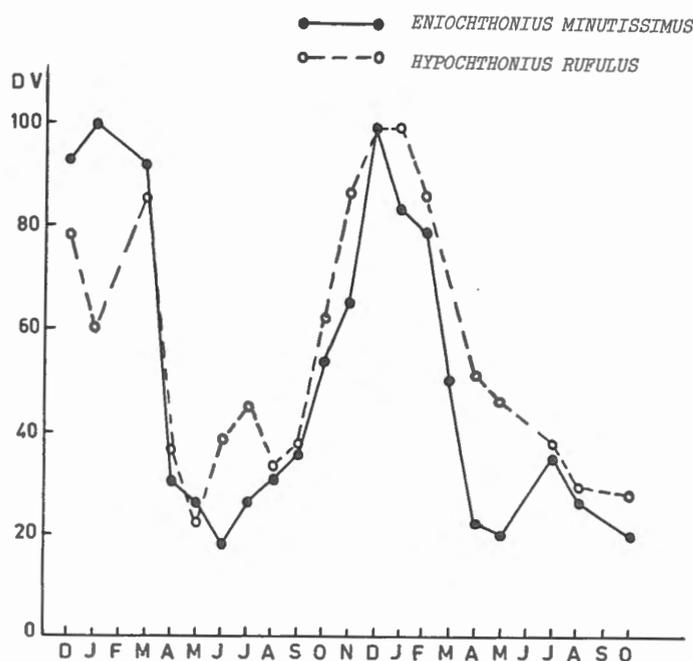


FIG. 28. — Evolution annuelle de l'indice DV pour deux espèces « indifférentes », montrant une localisation saisonnière, soit en surface, soit en profondeur (« migration saisonnière ») (recensements de la chênaie).

Il serait possible d'enrichir ces groupes écologiques si l'on disposait de données comportant un inventaire spécifique plus varié et plus abondant. Bien que la figure 23 semble montrer des tendances certaines, il est prématuré, au stade actuel de notre information, de décider d'une telle attribution lorsqu'il s'agit d'espèces représentées dans un ou deux biotopes seulement. Une exception a été faite à cette règle (*Eulohmannia ribagai*) pour laquelle les données de la littérature sont inéquivoques.

Il est généralement admis que la litière héberge des Oribates de forte taille tandis que la couche humifère, voire le sol lui-même, est habitée par des formes plus réduites (voir, par exemple, SALT, HOLLICK, RAW et BRIAN, 1948).

EVANS, SHEALS et MACFARLANE (1961) ont montré qu'il y aurait une relation entre la taille de l'espèce et la profondeur à laquelle elle se localise; ces auteurs vérifient ce principe pour les espèces de la famille des *Phthiracaridae* et du genre *Oppia*. En ce qui concerne les *Oppia*, cependant, cette observation ne se confirme pas toujours (voir Wood, 1967a).

⁽¹⁾ Tel est également le cas de quelques espèces pseudo-humicoles (*Steganacarus striculus*) ou pseudo-litiéricoles (*Achipteria coleoptrata*, *Nothrus palustris* et *Euzetes globulus*).

En réalité, il s'agit d'une loi globale qu'il faut se garder d'appliquer au cas particulier d'une famille ou d'un genre; elle n'est valable que pour un ensemble faunique. Dans le groupe litiéricole décrit ci-dessus ne trouve-t-on pas *Oppia ornata* (280 μ) et parmi les humicoles *Ceratozetes gracilis* (560 μ), *Rhysotritia duplicata* (570 μ) et *Eulohmannia ribagai* (620 μ).

En groupant les espèces en trois catégories de taille (de 200 à 400 μ , de 400 à 600 μ et au-dessus de 600 μ) et en considérant deux groupes, litiéricoles et pseudo-litiéricoles d'une part, humicoles et pseudo-humicoles d'autre part, on constate que la répartition des tailles est inversée selon le groupe écologique (fig. 29).

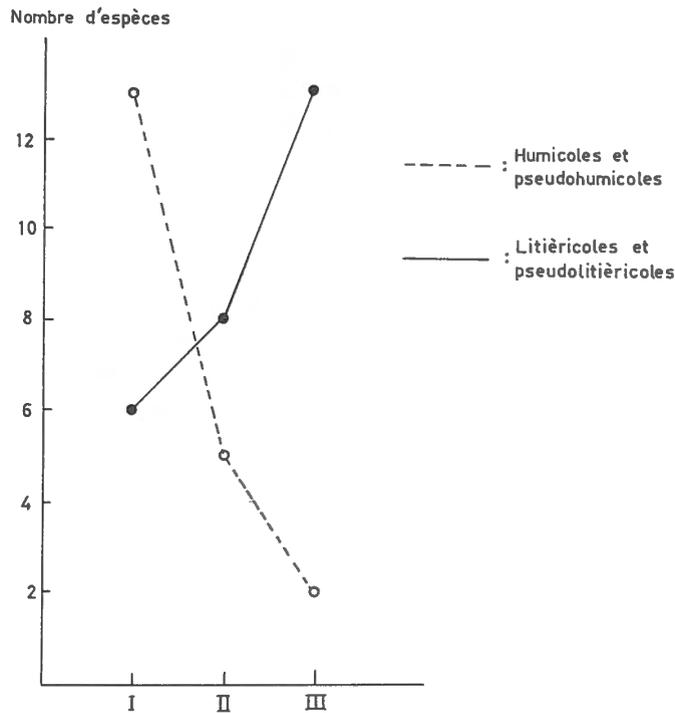


FIG. 29. — Répartition des tailles moyennes (mesurées par la longueur) selon le groupe écologique.

- I : petites tailles (200 à 400 μ).
 II : tailles moyennes (400 à 600 μ).
 III : grandes tailles (>600 μ).

On peut définir avec plus de précision cet écart de taille des peuplements selon la profondeur de leur habitat en estimant la dimension spécifique moyenne de chacun des cinq groupes de distribution verticale. Ainsi, en effectuant la somme des longueurs moyennes et en la divisant par le nombre d'espèces on établit les valeurs moyennes suivantes :

- espèces humicoles : 350 μ ;
 espèces pseudo-humicoles : 350 μ ;
 espèces indifférentes : 420 μ ;
 espèces pseudo-litiéricoles : 520 μ ;
 espèces litiéricoles : 600 μ .

Une échelle de ce genre serait plus correcte si l'on faisait intervenir la taille moyenne des individus, ce qui revient à pondérer les valeurs obtenues par la densité propre dans chaque groupe écologique. Ce calcul a été effectué uniquement pour la chênaie étudiée dans ce Mémoire, groupement végétal qui semble le plus représentatif des neuf forêts mésophiles de chênes considérées ci-avant. De cette façon, les longueurs moyennes selon chaque groupe (représentant en fait la longueur moyenne des individus) se présentent comme suit :

Humicoles : 300 μ ;
Pseudo-humicoles : 310 μ ;
Indifférentes : 350 μ ;
Pseudo-litiéricoles : 500 μ ;
Litiéricoles : 550 μ .

Cette analyse des dimensions n'explique pas entièrement la répartition verticale des Oribates. Il est probable que la porosité et l'espace vital conditionnent cette répartition, comme c'est le cas pour les Collemboles (HAARLØV et WEIS-FOGH, 1953; HAARLØV, 1953; POOLE, 1961). Il est bien connu, en effet, que c'est l'espace et la porosité qui déterminent pour une grande part la répartition de la faune; plus les cavités sont grandes, plus la mésofaune est de grand format (KÜHNELT, 1950; MURPHY, 1955. STÖCKLI, 1957; DHILLON et GIBSON, 1962, etc.) indépendamment de tout fouissement. Selon DAVIS et MURPHY (1961) ce facteur est bien plus déterminant que d'autres, tels la composition mécanique ou le développement de la rhizosphère. Ce principe devient particulièrement évident lors des observations *in situ* dérivées des techniques de « coupe du sol » (KUBIENA, 1938; HAARLØV et WEIS-FOGH, 1953; HAARLØV, 1955; MINDERMAN, 1956; GADGIL, 1963, etc.).

En ce qui concerne les Oribates cependant (et sans doute d'autres groupes animaux), se greffe un phénomène supplémentaire qui peut éventuellement masquer ou même inverser ces différences de taille (¹). Il s'agit du mode de vie particulier des formes primitives généralement liées aux couches profondes du sol. Bien souvent moins spécialisés et plus inféodés à l'éduaphon, certains Oribates primitifs mènent une vie plus statique et plus dépendante de l'habitat. La porosité des couches holorganiques et du sol minéral lui-même n'influencerait donc guère ces animaux eu égard à leur immobilisme relatif. De même, leur respiration quasi exclusivement cutanée est grandement facilitée par l'atmosphère saturée en eau des couches profondes. On rappellera à cet égard que les Oribates primitifs arboricoles (*Camisia* surtout) n'entrent en activité qu'après les pluies, lorsque l'habitat est imbibé d'eau (GRANDJEAN, 1948b, 1950; TRAVÉ, 1963). Il y a sans doute antagonisme entre l'influence de la porosité sur la répartition verticale des tailles de la plupart des espèces d'Oribates et la tendance, indépendante de la taille, qu'ont les Oribates primitifs à se localiser aux couches profondes. Remarquons que dans le classement ci-avant, les espèces humicoles les plus grandes (*Rhysotritia duplicata*, *Eulohmannia ribagai*, *Nothrus silvestris*) sont des formes primitives.

En relation avec ces problèmes les observations de KLIMA (1956) montrent une corrélation entre la longueur du corps et la distribution verticale de divers Cryptostigmates. Cet auteur considère également les relations fonctionnelles entre la structure du tégument et la résistance à la dessiccation, entre la coloration du corps et l'exposition à la lumière dans l'habitat. TARRAS-WAHLBERG (1961) groupe aussi les Oribates selon qu'ils occupent des

(¹) RAPOPORT (communication personnelle) a observé dans des sols d'Argentine une distribution verticale des tailles inversement proportionnelle à la porosité du sol. Cette observation portant sur l'ensemble de la mésofaune, sans détermination spécifique, il est impossible de vérifier notre hypothèse.

horizons plus ou moins humides et cherche à dégager des « formes de vie » (STRENZKE, 1952; KNÜLLE, 1957) basées sur la structure de l'organe pseudo-stigmatique. Même dans des conditions de vie très typiques (franchement aquatiques, par exemple) il est souvent très difficile, pour les Oribates au moins, de trouver des adaptations morphologiques bien définies (GRANDJEAN, 1935b; TRAVÉ, 1963; LUXTON, 1964; MÄRKEL, 1964b et WALLWORK, 1967).

COMMENTAIRES ET CONCLUSIONS.

La stratification de la faunule est essentiellement liée à celle de la matière organique. À l'accumulation du potentiel énergétique dans les premiers centimètres des couches superficielles du sol coïncide la concentration de la majorité des Microarthropodes. On se rappellera, à ce sujet, les observations réalisées par MURPHY (1953) dans une culture établie sur une ancienne bruyère. À 20 cm sous la surface du sol cultivé, niveau correspondant à l'ancienne surface édaphique, avant le fouissement du substrat dû aux façons culturales, les Acariens sont presque aussi nombreux que dans les premiers centimètres. Entre ces deux maxima de densité verticale, se marque une nette dépression. On entrevoit tout de suite les conséquences agricoles de cet état de choses. Un labour profond est de nature à favoriser l'abondance des Microarthropodes dans une couche du sol profonde. Tel est le cas de la plupart des sols agricoles où l'on constate un déplacement des Acariens vers la profondeur avec distribution de deux types de faune, une faune de surface et une faune profonde (BESSARD et BOUCHÉ, 1966).

Si l'on constate deux étapes de décomposition organique, correspondant à la stratification des couches holorganiques telle qu'observée sur le terrain, il apparaît une répartition inégale des espèces. Quatre groupes écologiques se dégagent : le premier constitué d'espèces cantonnées à la litière (débris organiques quasi intacts), le deuxième formé d'espèces peuplant électivement la couche humifère, le troisième comprenant des espèces se répartissant indifféremment entre les strates, et le quatrième, enfin, composé des Oribates qui se cantonnent saisonnièrement soit à la litière, soit à l'humus selon les conditions mésologiques.

Dans les habitats où la stratification organique est nettement marquée, les groupes litiéricoles et humicoles rassemblent la majorité des espèces. Il semble que l'épaisseur et la diversité des matériaux bruts d'une strate soient les deux causes principales de sa richesse en espèces préférées. Une litière mélangée sera plus riche qu'une litière monospécifique : le nombre de fonctions possibles accroît le nombre d'espèces. Il suffit de songer au potentiel de spécialisation alimentaire saprophagique, réalisable dans une litière monospécifique (pétioles, parenchyme, nervures, microflore, bactéries...). On peut envisager la signification des quatre groupes écologiques dégagés des observations (pour le régime alimentaire nous renvoyons le lecteur au chap. II de la 1^{re} partie) de la manière suivante :

a) Le groupe litiéricole, auquel on peut adjoindre moyennant quelques réserves le groupe pseudo-litiéricole, serait en principe macrophytophage. Tel semble bien être le régime alimentaire de *Carabodes*, *Xenillus tegeocranus* et *Phthiracarus* spp. qui seraient xylophages (surtout aux stades immatures) ⁽¹⁾. S'alimentent, par contre, de feuilles mortes, surtout à la stase adulte : *Platynothrus peltifer*, *Oribatella quadricornuta*, *Steganacarus magnus*, *Nothrus palustris*, *Liacarus coracinus* et *Hermannia gibba*.

(1) Terme incluant une alimentation portant sur le bois mort, les brindilles, les tiges de la végétation herbacée et les pétioles des feuilles, c'est-à-dire toute portion végétale particulièrement riche en tissus conducteurs et de soutien (lignifiés).

Dès le dépôt au sol des matériaux organiques, et même avant selon VAN DER DRIFT (1965), les bactéries, champignons et la microflore chlorophyllienne en prennent possession. Les *Damaeus*, *Liochthonius*, *Chamobates cuspidatus* et *Oppia ornata* (espèces microphytophages) seraient liées à la présence de ces micro-organismes pionniers.

On sait depuis longtemps que les débris de feuilles ne sont ingérés par les Oribates que lorsqu'ils sont intégralement saturés d'eau (KÜHNELT, 1950; VAN DER DRIFT, 1951; MURPHY, 1955...). En fait, l'hydratation n'est pas la seule en cause. Nous avons observé lors d'élevage d'Oribates que des fragments de feuilles fraîchement tombés au sol se couvrent plus rapidement de moisissures que les limbes plus anciens. Lorsque le choix est possible, les grands macrophytophages (*Nothrus palustris*, *Steganacarus magnus*) préfèrent toujours les vieilles feuilles comme nourriture. Dans le cas de *Damaeus auritus*, l'inverse se produit, car cette espèce paraît se nourrir des champignons abondants sur les feuilles fraîches.

La taille relativement grande des Oribates de la litière n'est pas nécessairement liée à l'espace vital; la mobilité de ces animaux est une des conditions de survie. De même, la vie en contact étroit avec l'atmosphère, mieux pourvue en oxygène dans la litière que dans les couches holorganiques profondes, pourrait s'avérer indispensable pour ces animaux qu'un système respiratoire trachéen rudimentaire et une respiration cutanée rendent fort dépendants de la concentration en oxygène de l'ambiance. Cette dépendance est certainement au désavantage de certaines espèces litiécoles trop volumineuses. On rappellera, à ce sujet, les expériences de MOURSI (1962a) concernant le pouvoir attractif de l'oxygène sur les gros Oribates de la litière (voir chap. V).

b) Dans le groupe humicole (et pseudo-humicole), les espèces microphytophages sont nettement plus abondantes : *Oppia nova*, *Oppia bicarinata*, *Autogneta willmanni* (?), *Cultroribula juncta* (?), *Suctobelba trigona* (?), *Suctobelba subtrigona*, *Oppia quadricarinata* et *Ceratozetes gracilis*.

Rhysotritia duplicata et *Nothrus silvestris* sont macrophytophages tandis que le régime alimentaire de *Eulohmannia ribagai* n'est pas connu avec certitude. Parmi ce groupe, l'abondance probable des microphytophages est sans doute en rapport avec la grande richesse de la microflore (champignons, algues), plus développée et plus diversifiée au niveau de la couche humifère.

c) Le groupe des espèces indifférentes effectuant une double migration saisonnière sous l'influence de la température pourrait comprendre des macrophytophages se localisant en litière tant que les conditions climatiques leur sont favorables, et en humus lorsque les besoins métaboliques sont précisément réduits par l'abaissement de la température. *Nanhermannia nanus* et *Phthiracarus ferrugineus* peuvent répondre à cette définition. Il existe cependant une autre possibilité à laquelle *Hypochothonius rufulus* et *Eniochthonius minutissimus* semblent répondre; il s'agirait en fait d'espèces microphytophages facultatives pouvant s'alimenter au départ de sources diverses, mais qui manifesteraient une préférence pour la litière (et pour l'aliment que celle-ci renferme) tant que la baisse de température hivernale ne les pousse pas à rechercher la couche inférieure mieux protégée.

d) Le dernier groupe rassemble des espèces occupant indifféremment la litière ou l'humus, sans marquer de nette préférence selon la saison (*Tectocepheus velatus*, *Oppia subpectinata*, *Schelorbates laevigatus*, *Liebstadia similis*, *Metabelba papillipes*). On pourrait concevoir que ces espèces sont soit non spécialisées dans leur alimentation, soit macrophytophages ou microphytophages sans grandes exigences, soit microphytophages d'un aliment de la microflore aléatoirement ou uniformément réparti dans les couches holorganiques de surface.

Même en simplifiant de cette manière, et sans doute à l'excès, l'analyse des causes probables de la répartition verticale des Oribates, on se trouve en présence d'un ensemble de « fonctions spécifiques » déjà assez nombreuses. Encore n'avons-nous tenu compte ici des autres apports détritiques au sol (cf. LEBRUN, 1964b), — sans oublier les déjections animales —, ni des écotones probables (différentes étapes de la décomposition organique superposées). Il faudrait disposer de plus de précisions à la fois sur les potentialités alimentaires et énergétiques des éléments organiques en état de décomposition aux divers niveaux du substrat et sur le régime alimentaire des réducteurs, pour définir les synusies et les conditions réelles de leur équilibre propre.

CHAPITRE II.

PHÉNOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'ORIBATES.

L'analyse des variations de densité des populations constitue une approche intéressante de la dynamique spécifique. En fait, les variations de densité représentent les effets de tous les facteurs agissant sur la population, aussi bien les facteurs intrinsèques (fécondité, survivance, durée de développement, régime alimentaire, etc.), eux-mêmes fortement influencés par les facteurs extrinsèques, biotiques ou abiotiques, résultant de l'état de la biocénose. D'une manière générale, la phénologie spécifique est le reflet des conditions propres aux années de l'observation. On peut, à la rigueur, concevoir un cycle fondamental se répétant de manière régulière de telle façon que les maxima de densité se manifestent aux mêmes époques. Mais, l'importance des facteurs mis en jeu est telle, que des cas pareils sont largement hypothétiques. Ce serait nier les fondements mêmes de l'écologie que d'assumer que les populations restent toujours en parfaite identité. D'une année à l'autre, d'un biotope à l'autre, l'évolution d'une même population peut être fort différente. C'est là, justement, qu'apparaît l'utilité de comprendre et si possible de donner des justifications aux divergences observées parallèlement aux différences de l'habitat. De telles observations contribuent grandement à la connaissance auto-écologique des populations d'Oribates.

Au-delà de l'intérêt local de la phénologie spécifique se situe un niveau plus susceptible de généralisation : ce sont les groupes phénologiques qu'il importe alors de considérer. Par groupe phénologique, on entend un ensemble qui évolue dans le temps de la même manière, ce qui pourrait indiquer un mode de vie et des caractères écologiques communs. Notre définition rejoint assez largement celle de MORITZ (1963); nous la voulons cependant moins étroite que celle du groupe écologique lui-même.

1. TYPES PHÉNOLOGIQUES.

Seules les espèces dont la densité est élevée ⁽¹⁾ sont reprises dans ce chapitre, ce qui revient à sélectionner 28 populations pour l'écosystème chênaie, 8 pour la prairie et 15 pour

(¹) Plus de 500 individus par m² en moyenne annuelle, ce qui représente, selon le biotope, de 0,5 à 1 % en densité relative.

la peupleraie. L'examen des variations de densité des différentes espèces nous amène à considérer 5 types phénologiques principaux :

- type A : espèces présentant deux sommets de densité, l'un au printemps, l'autre en automne (fig. 30 A);
- type B : espèces présentant un sommet vernal uniquement (fig. 30 B);
- type C : espèces présentant un sommet estival (fig. 30 C);
- type D : espèces présentant une densité assez constante (fig. 30 D);
- type E : espèces dont les variations de densité ne montrent aucune tendance.

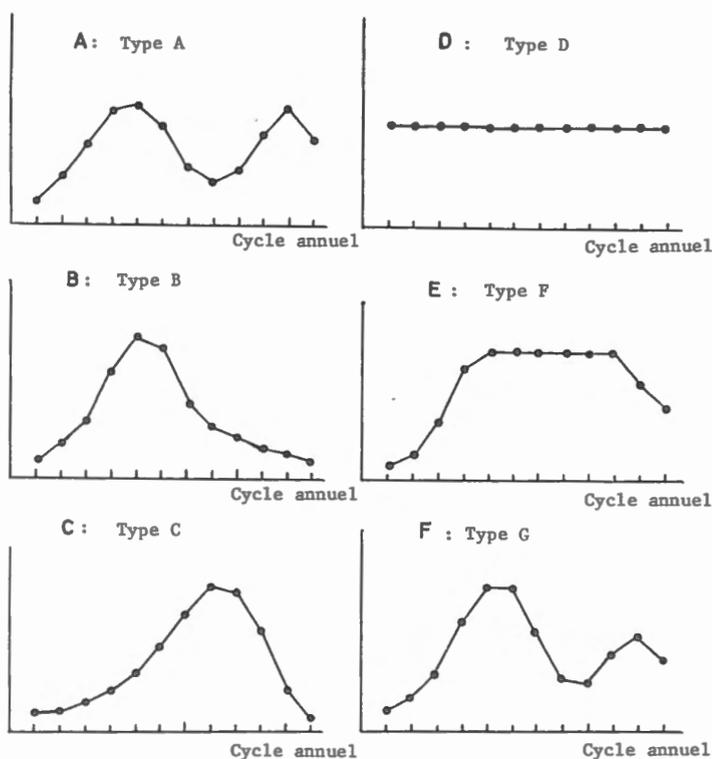


FIG. 30. — Principaux types phénologiques reconnus par l'analyse des fluctuations de densité (voir texte).

Chacun de ces types peut présenter des intermédiaires; ainsi, on sera amené à considérer les populations dont la densité s'élève au printemps et se maintient assez constante jusqu'à la fin de l'automne (type F : fig. 30E) et celles qui présentent un maximum de densité au printemps suivi d'un autre, fort atténué, en automne (type G, intermédiaire entre le type A et le type B : fig. 30F). De même, il est utile de préciser que le type D comprend également les populations dont la densité, par ailleurs assez constante, peut cependant subir d'importantes décroissances hivernales. Ce type peut être considéré comme intermédiaire entre le type F et le type D auquel nous le rattachons. On distinguera également un type H rassemblant les espèces dont le maximum de densité se présente en automne.

Le principal critère d'analyse des variations de densité, et par conséquent l'appartenance des espèces à un type défini ci-avant, est l'examen des graphiques de densité construits en échelle logarithmique. Nous considérons que la population a subi un réel changement lors-

qu'elle a doublé ses effectifs (différence graphique de 0,3 unité d'abscisse) pour un niveau de densité supérieur à 1.000 individus au m². Pour un niveau de densité inférieur à 1.000 individus au m², la différence est fixée à 0,6 (la population quadruple ou diminue de quatre fois ses effectifs) sauf dans les cas évidents (voir, par exemple, la fig. 33). A variances égales, en effet, deux populations distinctes, l'une à moyenne élevée, l'autre à moyenne faible,

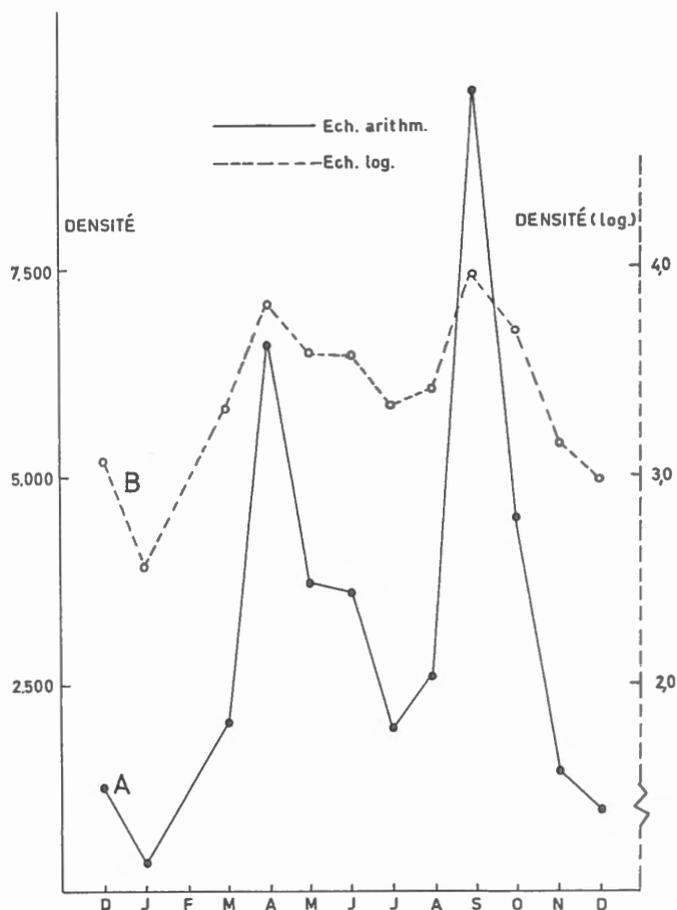


FIG. 31. — Variations de densité de *Eniochthonius minutissimus* représentées en échelle arithmétique (tracé A) et logarithmique (tracé B).

n'auront pas la même variabilité relative; cette dernière sera plus élevée pour la population dont la moyenne (et par voie de conséquence la densité puisque les unités prélevées concernent une même surface) est la plus petite.

Cette option est, bien entendu, en contradiction avec l'usage d'une échelle logarithmique, qui offre cependant l'avantage, à défaut d'une analyse statistique des données, d'inciter à la prudence dans l'interprétation. La figure 31 en présente un exemple assez démonstratif.

Les résultats sont présentés au tableau 24; précisons qu'à ce niveau-ci nous analysons les populations d'Oribates pour l'ensemble des couches holorganiques de surface, sauf dans les cas où la population est cantonnée à une seule couche. Dans la chênaie, il apparaît une

majorité d'espèces (12 sur 28) présentant deux optima démographiques (type A), l'un situé au printemps (phase vernale ou prévernale), l'autre en automne. Une espèce de litière, *Eniochthonius minutissimus* (fig. 32), une de l'humus, *Nothrus silvestris* (fig. 33) et une espèce indifférente, *Quadroppia quadricarinata* (fig. 34) illustrent ce type phénologique.

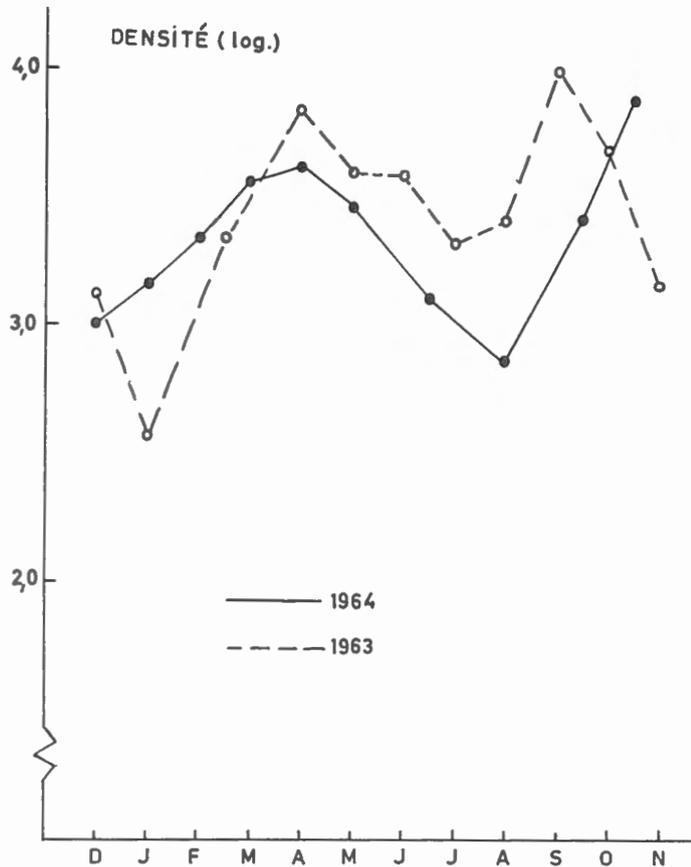


FIG. 32. — Fluctuation de densité de *Eniochthonius minutissimus* (litière de chênaie).

Un autre type de variation de densité, auquel neuf espèces de la chênaie semblent se rattacher, est le type D, regroupant les populations à densité relativement constante. Ici également ce modèle est illustré par une espèce de la litière, *Achipteria coleoprata* (fig. 35), une de l'humus, *Ceratozetes gracilis* (fig. 36) et une espèce indifférente, *Suctobelba subcornigera* (fig. 37). On aura remarqué ici quelques illustrations d'un cas évoqué, à savoir celui où la population, bien que de densité assez constante durant la majeure partie de l'année, connaît, malgré tout, une baisse hivernale notable (voir fig. 35, 36 et 37).

Le type phénologique F se manifeste en chênaie dans le chef de quatre espèces; *Autogneta willmanni*, espèce humicole, nous sert d'exemple montrant que la croissance de la population débute au printemps, semble se maintenir durant toute la bonne saison et retombe à l'approche de l'hiver (voir fig. 38).

TABLEAU 24. — Classement des Oribates selon leur appartenance à un des types phénologiques.

	Chênaie	Prairie	Peupleraie
TYPE A	<i>Suctobelba subtrigona.</i> <i>Eniochthonius minutissimus.</i> (<i>Oppia ornata</i>). <i>Nothrus silvestris.</i> <i>Suctobelba intermedia.</i> <i>Oppia subpectinata.</i> (<i>Oppia nova</i>). <i>Oppia bicarinata.</i> <i>Brachychthonius berlesesi.</i> <i>Steganacarus magnus.</i> (<i>Hypochthonius rufulus</i>).	<i>Oppia nova.</i>	<i>Oppia fasciata.</i> <i>Hypochthonius rufulus.</i> <i>Oppia quadricarinata.</i>
TYPE B		<i>Metabelba papillipes.</i> <i>Oppia fasciata.</i> <i>Oppia fasciata.</i> <i>Liebstadia similis.</i> <i>Liebstadia similis</i> var. A. <i>Scheloribates laevigatus.</i>	<i>Oppia nova.</i> <i>Liebstadia similis.</i> <i>Ceratozetes gracilis.</i>
TYPE C			<i>Platymothrus peltifer.</i> <i>Nothrus palustris,</i> <i>Achipteria coleoptrata.</i>
TYPE D	<i>Steganacarus striculus.</i> <i>Suctobelba subcornigera.</i> <i>Achipteria coleoptrata.</i> <i>Euzetes globulus.</i> <i>Nanhermannia nanus.</i> <i>Phthiracarus piger.</i> <i>Chamobates cuspidatus.</i> <i>Ceratozetes gracilis.</i>		
TYPE E	<i>Suctobelba trigona.</i> <i>Tectocephus sarekensis.</i>		<i>Brachychthonius berlesesi.</i>
TYPE F	<i>Autogneta willmanni.</i> <i>Oppia obsoleta.</i> <i>Damaeus auritus.</i> <i>Platymothrus peltifer.</i>		<i>Tectocephus sarekensis.</i> <i>Oppia obsoleta.</i> <i>Oribella paoli.</i> <i>Damaeus auritus.</i>
TYPE G	<i>Eulohmannia ribagai.</i>		
TYPE H	<i>Rhysotritia duplicata.</i>		

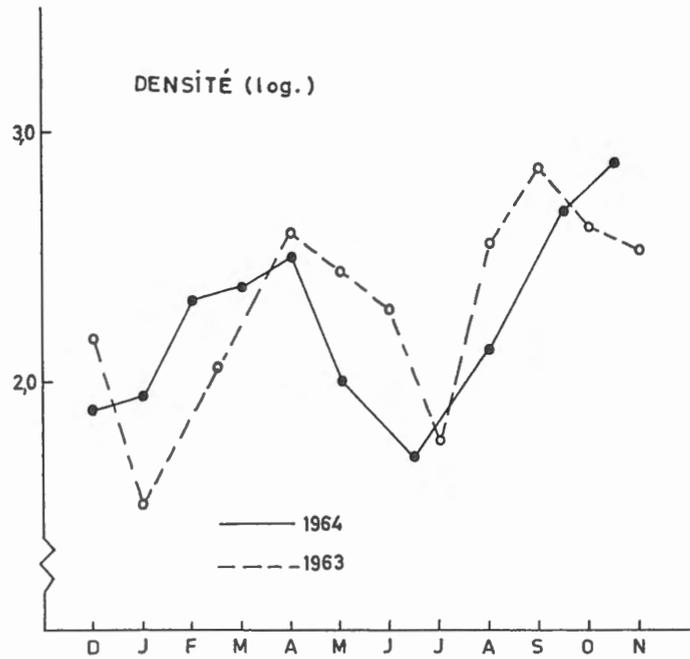


FIG. 33. — Variations de densité de *Nothrus silvestris* (humus de chênaie).

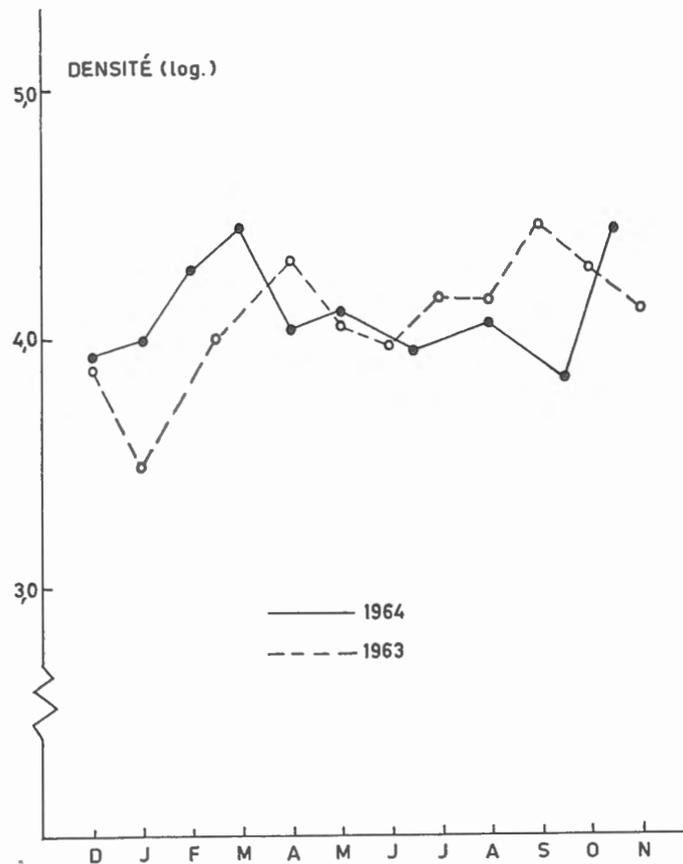


FIG. 34. — Variations de densité de *Oppia (Quadroppia) quadricarinata* (total des couches holorganiques de surface de la chênaie).

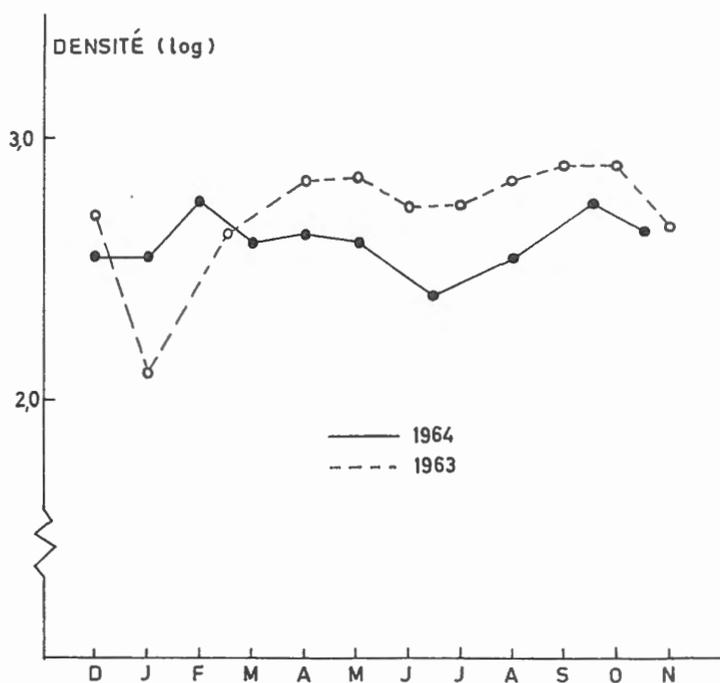


FIG. 35. — Variations de densité de *Achipteria coteoptrata* (litière de la chênaie).

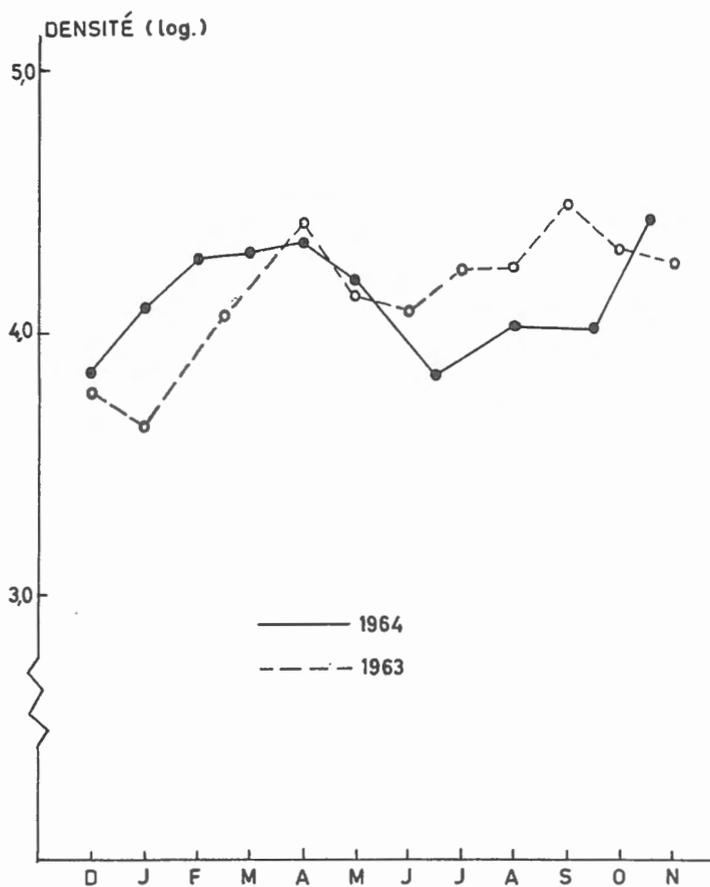


FIG. 36. — Fluctuations de densité de *Ceratozetes gracilis* (couche humifère de la chênaie).

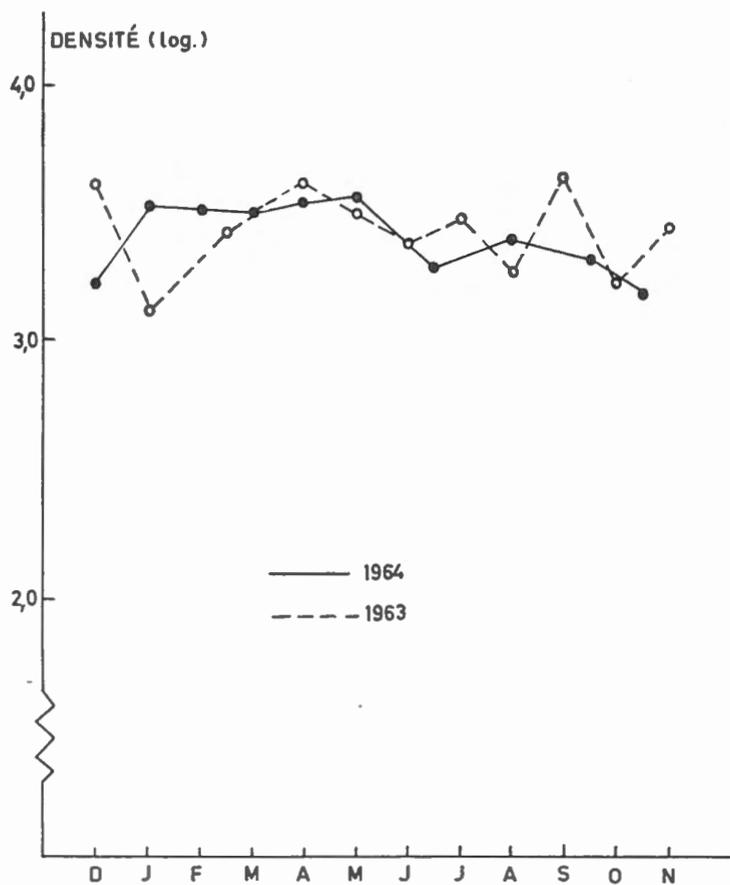


FIG. 37. — Variations de densité de *Suctobelba subcornigera* (total des couches holorganiques de surface de la chênaie).

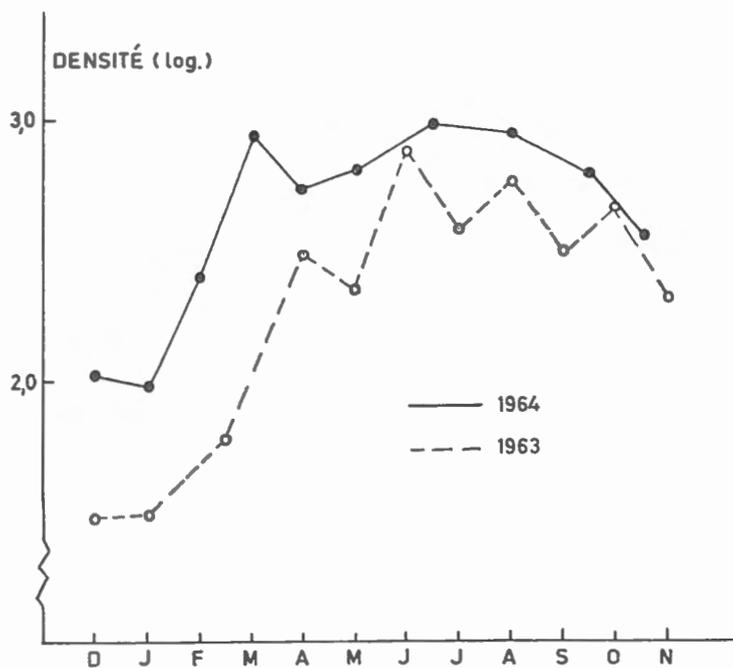


FIG. 38. — Fluctuations de densité de *Autogneta willmanni* (humus de la chênaie).

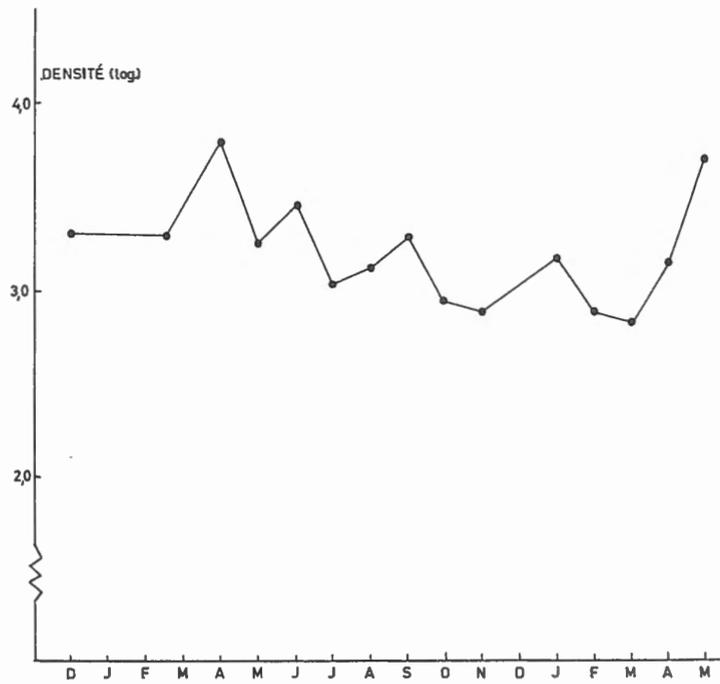


FIG. 39. — Variations de densité de *Metabelba papillipes* en prairie (total des deux couches).

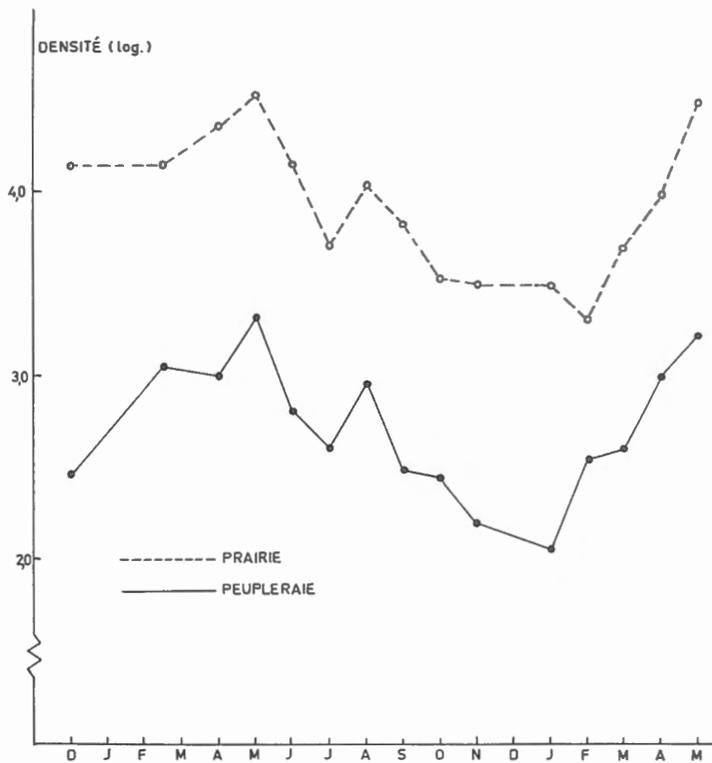


FIG. 40. — Variations de densité de *Liebstadia similis* en prairie et en peupleraie (total des deux couches).

D'autres types phénologiques sont représentés en chênaie, le type G par *Eulohmannia ribagai* (voir chap. III, fig. 53) et le type H par *Rhysotritia duplicata*, l'une et l'autre espèce humicole.

La prairie se caractérise par un lot spécifique de sept Oribates dont l'optimum démographique se situe au printemps (voir *Metabelba papillipes*, fig. 39, et *Liebstadia similis*, fig. 40), tandis que la peupleraie comprend des populations à croissance vernale, estivale ou automnale en même temps que quelques Oribates à deux maxima démographiques, l'un au printemps et l'autre à l'automne. La figure 41 montre l'appartenance de *Nothrus palustris* au type phénologique C (sommet estival) et la figure 42 construite sur les données de *Oppia obsoleta* constitue un exemple assez évident du type F.

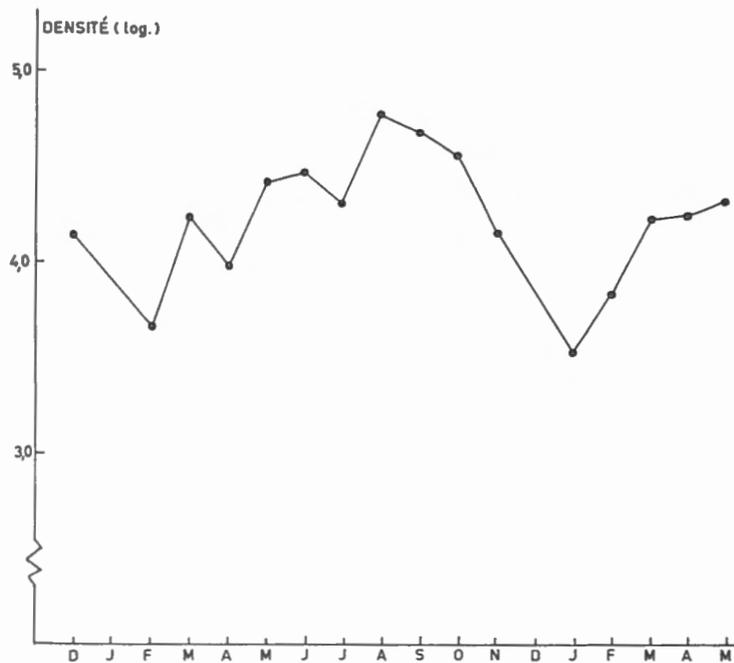


FIG. 41. — Variations de densité de *Nothrus palustris* en peupleraie (total des deux couches).

Chaque écosystème offre donc une physionomie bien particulière selon le comportement phénologique des diverses populations. La chênaie présente une majorité d'Oribates dont la densité s'accroît au printemps et en automne, et un grand nombre de populations dont la densité se maintient de manière assez constante quelles que soient les saisons. Ce sont là des caractères qui s'accordent bien avec les propriétés du biotope (tamponnement thermique, état d'hydratation et exposition de la litière...). Qu'il n'y ait que très peu d'espèces dont l'optimum se situe en phase estivale est un fait dès lors assez normal : c'est la période de transition au cours de laquelle se développent les immatures de la génération automnale. Précisons, cependant, qu'un certain nombre d'espèces, connaissant un optimum en phase vernale, débordent assez souvent sur la phase estivale elle-même. De cette analyse ressortent certains faits que nous avons observés dans une autre chênaie où l'on avait dissocié le comportement phénologique selon la litière et l'humus (LEBRUN, 1964b). Nous n'envisagerons pas cet aspect dans le cadre du présent travail; nous le reprendrons ultérieurement à la lumière d'autres

observations. Dès à présent, nous pouvons cependant déjà énoncer que, pour la plupart des espèces du type phénologique A et G, l'optimum printanier est bien plus accentué en litière, celui de l'automne en humus, ce qui confirme nos précédentes conclusions.

Dans la prairie n'apparaissent que des espèces dont l'optimum semble se confiner à la phase vernale. Les conditions de vie de cet écosystème tendent précisément, rappelons-le, à faire de la phénophase vernale la seule qui soit quelque peu favorable à la faune. Dès le début de l'été, en effet, la fauche dénude le sol qui, exposé à l'insolation directe durant tout l'été, est mal protégé lors des premiers froids en dépit du regain automnal.

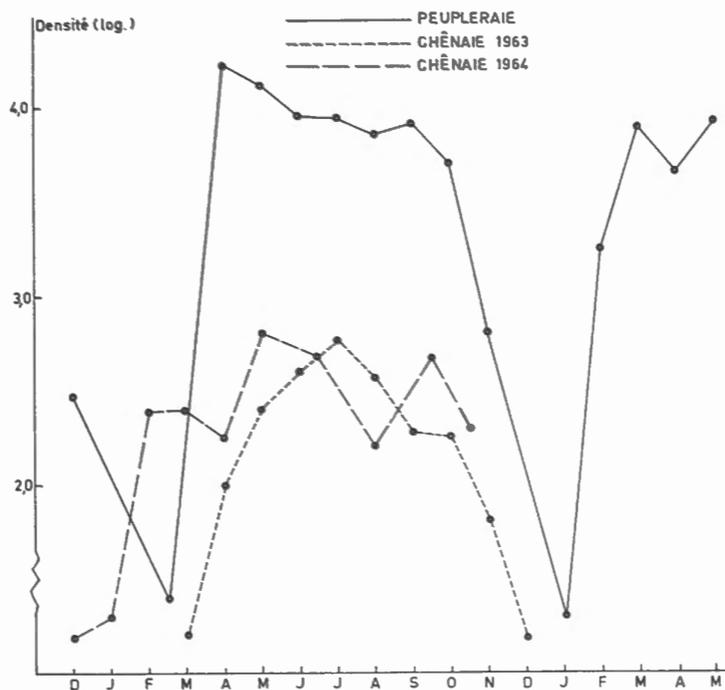


FIG. 42. — Variations de densité de *Oppia obsoleta* en chênnaie et en peupleraie (couches humifères).

La synthèse phénologique de la peupleraie est quelque peu différente; rappelons que la feuillaison tardive et la défeuillaison précoce confèrent à cet écosystème des propriétés forestières durant la seule période estivale. De là, l'abondance relativement élevée d'espèces dont l'optimum démographique se situe au cours de cette phénophase. Le refuge microclimatique constitué par les mousses humifères occasionne néanmoins un certain nombre de pics de densité au printemps et en automne.

2. COMPARAISONS.

Deux points de comparaison, pour une même espèce, doivent retenir plus particulièrement notre attention : le comportement phénologique de 1963 et celui de 1964, d'une part, les différences entre les écosystèmes (en ce qui concerne les espèces communes), d'autre part. En chênnaie, nous avons constaté que le comportement phénologique des Oribates semble assez

identique quelle que soit l'année de l'observation; les différences se marquent dans un certain décalage temporel des pics de densité. On peut, par conséquent, reprendre les types phénologiques précédemment définis et voir dans quelle mesure le comportement spécifique de 1963 est différent de celui de 1964. Les espèces appartenant au type A débutent leur croissance vernale plus tôt et la croissance automnale plus tard en 1964 qu'en 1963 (fig. 43A). Les douze espèces du groupe réagissent de cette façon sans exception (exemples : fig. 32, 33 et 34). Le même phénomène se marque pour les espèces du type F, G et H (fig. 43C et D) comme on peut le constater pour *Autogneta willmanni* (fig. 38), pour *Eulohmannia ribagai* (chap. III, fig. 47) et pour *Oppia fallax obsoleta* (fig. 42). Les Oribates appartenant au type D semblent, quant à eux, se maintenir à un niveau de densité assez constant au cours des deux années d'observation (voir fig. 43B et les exemples des fig. 35, 36 et 37).

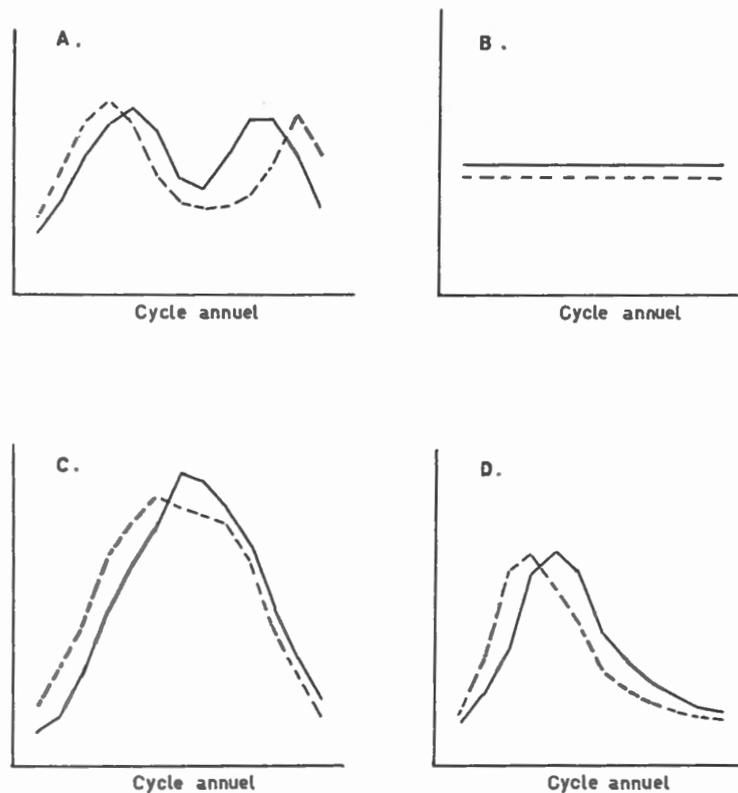


FIG. 43. — Comparaison de certains types de fluctuations de densité selon l'année de l'observation.

Ainsi, se concrétisent les différences mésologiques relevées lors de l'analyse des conditions de vie des biotopes. On se souviendra que le printemps de 1964 a été thermiquement bien plus précoce que celui de 1963 tandis qu'en 1964 encore, la fin de l'été fut assez peu arrosée, retardant l'essor de densité automnal qui a pu cependant se manifester grâce à une arrière-saison thermiquement très favorable.

Il n'est pas très fréquent que la même espèce montre un même comportement phénologique dans chaque écosystème, étant donné, précisément, les fortes différences mésologiques qui les différencient. Sous cet angle, on peut remarquer que *Oppia quadricarinata*, *Hypochothonius rufulus*, *Oppia fallax obsoleta* (voir fig. 42) et *Damaeus auritus* (espèces communes à la

chênaie et à la peupleraie) ainsi que *Liebstadia similis* (espèce commune à la prairie et à la peupleraie, voir fig. 40) présentent le même comportement phénologique. Par ailleurs, il n'y a pas discordance entre l'évolution de la densité telle qu'elle se présente en prairie et en peupleraie pour *Oppia fasciata* et *Oppia clavipectinata*, telle qu'elle apparaît dans les trois écosystèmes pour *Oppia nova*, et dans la chênaie et la peupleraie pour *Platynothrus peltifer*.

Des observations de ce type, si elles peuvent s'appuyer sur un grand nombre de répétitions, enrichissent considérablement nos connaissances sur l'écologie spécifique des Oribates. Nous verrons plus avant que c'est parmi les groupes phénologiques que se retrouvent la plupart des ensembles spécifiques dont l'écologie est commune (voir 3^e partie, chap. I).

3. RÉGULATION DE LA DENSITÉ.

On aborde réellement les problèmes de la dynamique des populations par l'étude des causes profondes des variations de densité, ce qui permet d'envisager les processus de régulation et de contrôle des populations. Le rôle joué par certains facteurs ne peut être quantifié que par l'analyse des facteurs eux-mêmes. Les plus importants sont la mortalité, dont les causes sont multiples, et la fécondité, variable selon la densité de population, l'alimentation, le « sex-ratio », etc. L'influence de facteurs particuliers sur les variations de densité peut être approchée par l'analyse « key factor analysis » (MORRIS, 1959 et 1963) dans laquelle il importe de déterminer au préalable quels sont les principaux facteurs responsables des variations d'abondance. Afin de comprendre comment se réalise la régulation de la population, il est nécessaire d'hierarchiser les facteurs selon leur importance et d'en sélectionner les plus efficaces appelés « facteurs clef ». MORRIS (1963), à l'appui d'exemples concrets, constate que les facteurs dont l'action provoque une mortalité sensiblement constante d'année en année influencent peu les variations de densité, tandis que ceux qui amènent une mortalité variable (même faible) sont largement responsables des fluctuations de densité de population (« facteur clef »). Dès lors, l'étude de la dynamique peut se circonscrire à l'étude du « facteur clef » qui prend, par conséquent, un sens prédictif à l'évolution de la densité. VARLEY et GRADWELL (1960), perfectionnant la méthode de MORRIS, montrent que la mortalité affectant une population de *Operophtera brumata* peut être décomposée, d'une génération à l'autre, en 6 parts ($K = k_1 + k_2 \dots + k_6$), l'une étant la mortalité due à l'hiver, l'autre due au parasitisme, la troisième due à la prédation, etc. Ces auteurs constatent graphiquement que le seul « facteur clef » de la population est la mortalité hivernale.

De telles études sur la dynamique des populations nécessitent déjà de profondes connaissances sur le cycle de vie des animaux concernés. Si l'on désire, de plus, développer les investigations grâce à la table de vie, le taux d'accroissement et la capacité de croissance (BIRCH, 1948; LESLIE et PARK, 1959; ANDREWARTHA et BIRCH, 1954; LAUGHLIN, 1965) en vue de formuler les principes qui régissent le niveau de densité des populations, on se heurte à de nombreuses difficultés en ce qui concerne les Oribates des litières (générations peu tranchées, âge absolu impossible à déterminer avec précision, longueur du cycle de vie, etc.).

Plus modestement, on se posera une seule question : peut-on affirmer que la densité de population des Oribates est soumise à une régulation; dans quelle mesure cette régulation est dépendante de la densité ? Selon SOLOMON (1964) quatre groupes de méthodes peuvent déterminer et évaluer la régulation :

- Par la tendance de la densité à revenir à la moyenne;
- Par la manière dont la mortalité, la natalité ou la croissance brute sont associées à la densité;
- Par la forme de la courbe de population à différents niveaux de densité;
- Par corrélation entre la densité et les « indices » climatiques.

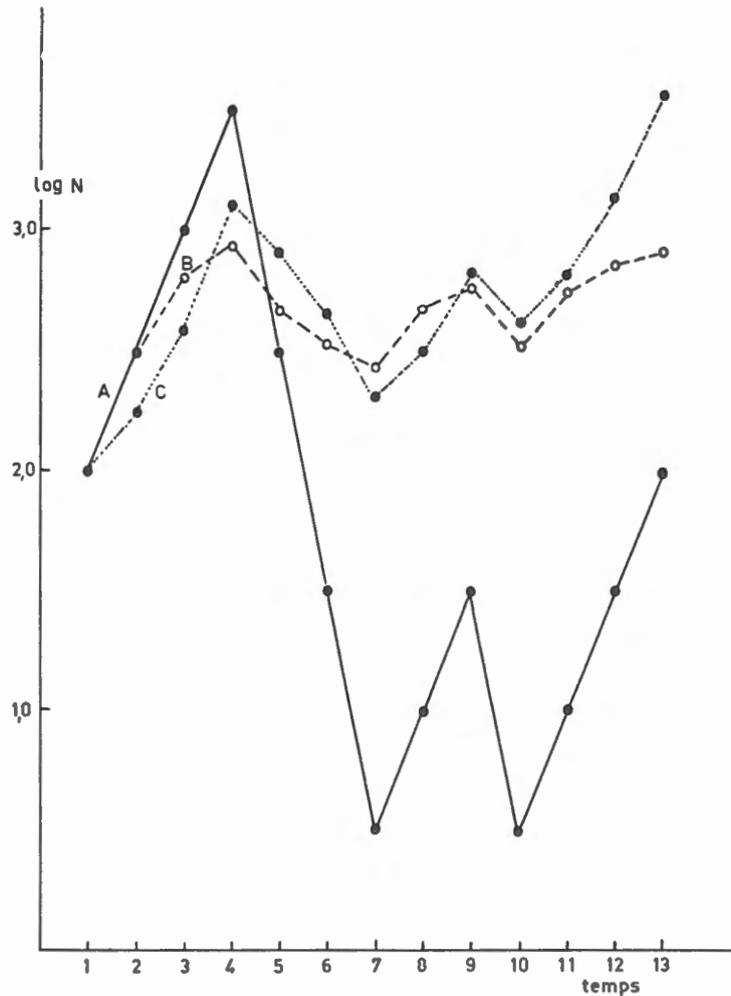


FIG. 44. — Variations hypothétiques de la densité de trois populations évoluant de manière parallèle, mais dont le type de croissance ou de décroissance diffère.

Le tracé A se rapporte à une population fluctuant indépendamment de sa densité; le tracé B montre une variation directement dépendante et le tracé C inversement dépendante de la densité (d'après SOLOMON, 1964).

C'est le troisième groupe de méthodes qui retiendra notre attention, compte tenu des données dont nous disposons. MORRIS (1963) a décrit et utilisé une intéressante méthode d'analyse de variations de densité. Cet auteur a trouvé qu'il y a une relation linéaire entre le logarithme de la densité au temps t (N_t) et au temps $t+1$ (N_{t+1}). La relation $\log N_{t+1} = a + b \log N_t$ a non seulement une valeur prédictive (d'une génération à l'autre), mais elle permet également d'assumer si la régulation dépend ou non de la densité (b différent de 1; $b=1$) d'une estimation à l'autre. De manière plus explicite, lorsqu'on étudie des populations dont la densité varie dans le temps sous l'action des facteurs mésologiques, pour des variations de densité synchrones (voir fig. 44) on peut se trouver en présence de trois situations bien différentes (SOLOMON, 1964) :

- La population croît et décroît dans une même proportion quel que soit son niveau de densité (fig. 44, graphique A). La régression $\log N_t / \log N_{t+1}$ montre une pente unitaire (fig. 35, droite A).

- La population croît dans une proportion de plus en plus faible au fur et à mesure que la densité augmente; son taux de décroissance est de plus en plus faible à mesure que la densité diminue (fig. 44, graphique B). C'est le cas typique où la population subit des facteurs de régulation qui tendent à diminuer la croissance et à réduire la décroissance. La relation est du type $N_{t+1} = a' N_t^b$, où b est inférieur à 1 (fig. 45, droite B).
- Le taux de croissance de la population s'élève avec la densité; le taux de décroissance est d'autant plus grand que la densité est faible (fig. 44, graphique C). La relation sera du type $N_{t+1} = a' N_t^b$ où b est plus grand que 1 (fig. 45, droite C), c'est-à-dire une relation inverse à la densité.

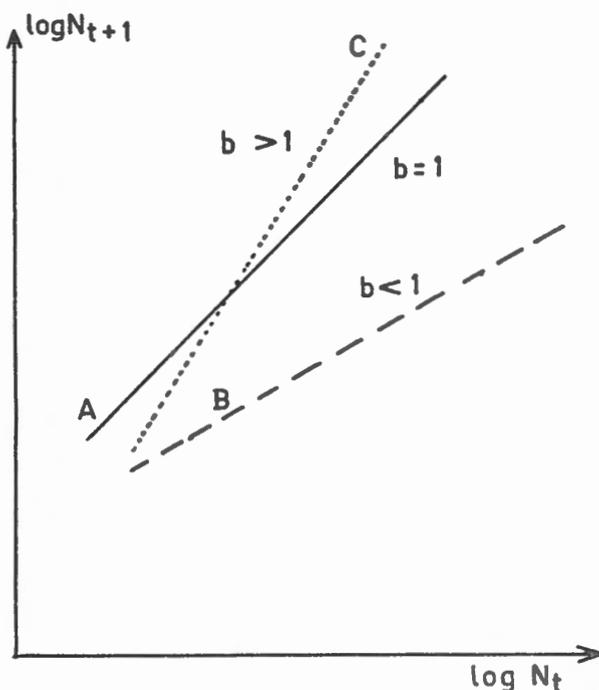


FIG. 45. — Régressions obtenues d'après les données de la figure 65, montrant comment les différences entre les trois populations se concrétisent dans le coefficient de pente (b) (d'après SOLOMON, 1964).

Ainsi que SOLOMON (*loc. cit.*) le fait justement remarquer, il est opportun de traiter séparément les phases de croissance et les phases de décroissance puisqu'il n'est pas évident que les lois gouvernant l'évolution de la population soient les mêmes selon le cas. La figure 46 montre, pour l'Oribate *Liebstadia similis*, les deux régressions (croissance : tracé A, décroissance : tracé B) calculées sur les données de la peupleraie et de la prairie. Les pentes des droites sont presque unitaires dans les deux cas. Par conséquent, on peut affirmer que la croissance et la décroissance de la population s'effectuent selon une proportion constante quel que soit le niveau de la densité et le biotope. Un tel résultat ne signifie pas nécessairement que le contrôle exercé sur la population est indépendant de la densité; il est plus exact de dire que les données et la méthode utilisée ne permettent pas de l'affirmer. Ces réserves sont nécessaires étant donné le nombre assez réduit d'estimations de la densité et l'intervalle séparant deux estimations successives; on suppose, si la densité croît d'un mois à l'autre, que cette croissance

est continue, ce qui est loin d'être démontré. Aussi, pour une telle analyse, les données de *Nothrus palustris* ⁽¹⁾ sont bien plus appropriées (52 estimations de la densité comprenant adultes et immatures réalisées à 7 jours d'intervalle). Nous avons déjà représenté les deux régressions, l'une se rapportant aux périodes de croissance, l'autre à celles de décroissance (voir LEBRUN, 1969). Dans le premier cas, la pente de la droite est inférieure à l'unité et différente de 0, dans le second, elle n'est pas différente de l'unité. A la lumière des hypothèses formulées, on avait interprété ce résultat de la manière suivante :

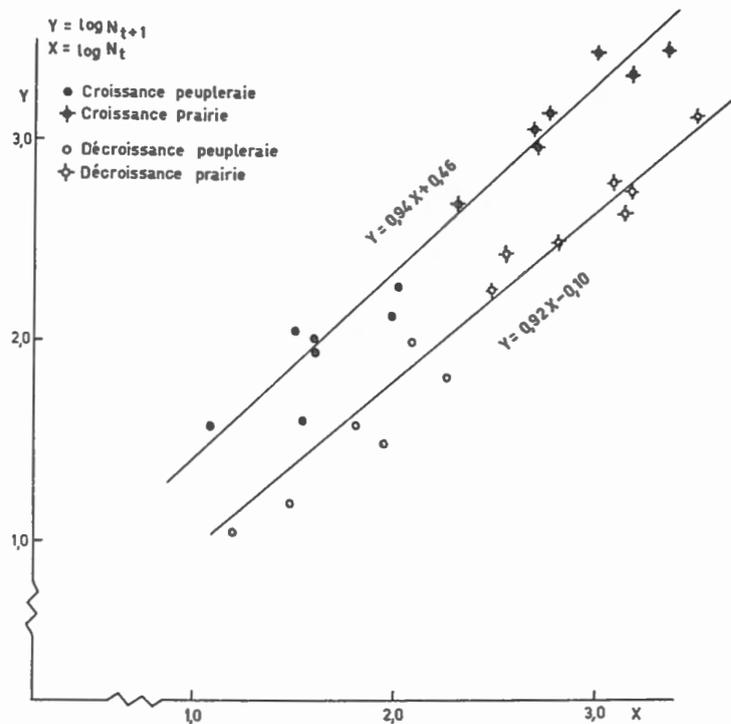


FIG. 46. — Régressions entre les estimations successives de la densité pour *Liebstadia similis*, en séparant les phases de croissance et de décroissance (prairie et peupleraie).

- Lorsque la population croît, il apparaît que le niveau de densité influence cette croissance; ce n'est pas le cas lors des phases de décroissance.
- Si l'on ne considère qu'un seul paramètre démographique, à savoir la mortalité, on peut logiquement admettre que lorsque la population croît, les causes de mortalité, dont les effets s'accroissent à mesure que la densité augmente, seraient propres à la population, souvent groupés sous le nom de « compétition intraspécifique », c'est-à-dire diminution des ressources alimentaires et de l'espace vital, susceptibilité aux maladies, etc.

A ces causes vient s'ajouter la réduction de la fécondité en fonction de la densité. Il est difficile de justifier autrement que la croissance se manifeste dans une proportion de plus en plus faible quand la densité s'élève. Par ailleurs, étant donné que lors des phases décroissantes, les effectifs diminuent dans une proportion constante quel que soit

(¹) Recherches qui seront publiées ailleurs.

le niveau de densité, les principales causes de mortalité agissent indépendamment de la densité. Ce seraient, par conséquent, des causes extrinsèques à la population, essentiellement la mortalité mésologique (mortalité due aux aléas climatiques), qui occasionneraient l'abaissement de l'effectif numérique.

En complément de cette analyse, nous pouvons signaler que les fluctuations de densité des seuls Oribates assez abondants dans les trois écosystèmes, *Hypochthonius rufulus* et *Oppia nova*, semblent répondre aux mêmes caractéristiques que *Nothrus palustris* (en croissance b inférieur à 1; en décroissance $b=1$).

CHAPITRE III.

LES RELATIONS ADULTES—IMMATURES CHEZ LES ORIBATES.

1. La considération des immatures dans l'étude de l'écologie spécifique est digne d'intérêt surtout en ce qui concerne les aspects phénologiques et les variations de densité. La connaissance systématique des formes immatures des Oribates est loin d'être comparable encore à celle des adultes. Il est possible, cependant, de distinguer les stases jeunes chez les principales espèces, le problème essentiel étant la discrimination des stases immatures elles-mêmes et principalement la distinction entre protonymphes et deutonymphes comme entre deutonymphes et tritonymphes.

On sait que l'identification des stases nécessiterait, pour chaque espèce, une étude préliminaire assez longue si l'on désire du moins recenser chaque sous-population (larve, protonymphe, deutonymphe, tritonymphe et adulte) séparément (LEBRUN, 1968).

Dans nos recensements, nous n'avons dénombré au niveau spécifique qu'un certain nombre de formes juvéniles facilement identifiables. De plus, pour simplifier et réduire le travail d'identification, nous avons considéré d'une part les adultes, d'autre part les immatures *in toto*. Pour toutes les populations à densité moyenne ou élevée (en général densité relative supérieure à 1%), exceptée une seule, les adultes et les immatures sont présents à toutes les périodes recensées au cours de l'année (¹).

Eulohmannia ribagai est la seule espèce à l'état adulte et immature qui apparaisse chroniquement dans les couches holorganiques de surface, dans l'horizon humifère plus précisément (fig. 47). Pour cet Oribate, les immatures précèdent toujours l'apparition des adultes, les uns et les autres ne se montrant qu'au début du printemps jusqu'à la fin de l'automne. Rappelons que cette espèce se confine à la couche humifère exclusivement; on peut raisonnablement supposer, étant donné l'allure assez particulière du tracé de la densité, que c'est au plus profond de l'humus que la population passe la mauvaise saison, sans doute sous forme d'œuf. Une telle évolution annuelle de la densité de population est assez exceptionnelle, l'allure la plus fréquente ne montre jamais des variations de densité aussi caractéristiques.

(¹) Nous ne tenons pas compte évidemment des espèces dont les immatures sont impossibles à extraire des matériaux traités par les procédés de dessiccation sur tamis. C'est le cas des Oribates du groupe des *Phthiracaroides*, pour la plupart lignivores et à mode de vie sédentaire.

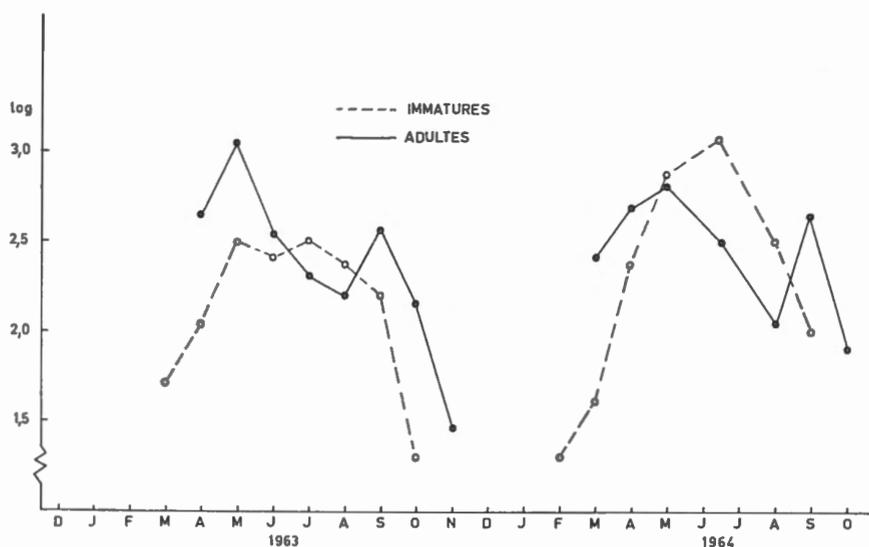


FIG. 47. — Variations de densité de *Eulohmannia ribagai* (stases adultes et immatures). La densité est exprimée par m² (échelle log.).

Eulohmannia ribagai est un Oribate intéressant à plus d'un titre; c'est une forme assez primitive, relique même, très typique et dès lors facilement identifiable. Des descriptions complémentaires en ont été données par GRANDJEAN (1939a, 1939b et 1956) qui décrit quelques traits morphologiques et écologiques de cette espèce dont l'habitat est essentiellement limité aux humus et mousses des régions humides, froides et tempérées. Sa répartition géographique semble assez discontinue. Selon les auteurs c'est une espèce rare, mais il faut se méfier de telles impressions : la rareté est toute relative et décroît à mesure que s'élève le nombre de biotopes inventoriés (LEBRUN, 1968a). SCHUSTER (1965) émet d'ailleurs les mêmes réserves au sujet de la rareté de cet Oribate. *Eulohmannia ribagai* a été signalé en Finlande (KARPPINEN, 1962), en Suède (DALENIUS, 1960), en Allemagne (WILLMANN, 1931; STRENZKE, 1952; KNÜLLE, 1957; MORITZ, 1963 et SCHUSTER, 1965), en France (GRANDJEAN, 1939b), en Suisse (idem), en Italie (BERLESE, 1910; VAN DER HAMMEN, 1959 et SCHUSTER 1965) et en Pologne (NIEDBALA, 1967). Nous reviendrons sur la phénologie de cette espèce; il nous faut donc d'abord préciser le sens écologique du rapport numérique entre immatures et adultes.

Le rapport entre les stases jeunes et la stase adulte peut nous renseigner sur l'avenir et la santé des populations. Une population riche en immatures est une population en expansion tandis que celle dont les immatures déclinent voire disparaissent est appelée à vieillir et à s'éteindre. Si, pour deux espèces distinctes, le rapport immatures/adultes est identique, cela ne signifie nullement que les deux populations sont au même état de développement. Les durées de la vie ontogénique et adulte, les taux de mortalité et de natalité doivent être considérés si l'on désire juger de l'état de développement potentiel de la population.

Le tableau suivant (tabl. 25) montre les résultats propres à quelques espèces pour lesquelles nous avons dénombré les stases immatures. L'expression de ces données est simplement le nombre d'immatures divisé par le nombre d'adultes en se fondant sur le total recensé tout au long des deux années d'observation. Les valeurs mises entre parenthèses sont celles qui concernent les totaux annuels assez faibles (moins de mille individus). *Damaeus auritus*, *Achipteria coleoptrata* et *Hypochthonius rufulus*, espèces bien représentées dans deux

TABLEAU 25. — Rapport entre les nombres d'immatures et d'adultes chez quelques Oribates.

Espèce/Biotope	Chênaie	Prairie	Peupleraie
80. <i>Platynothrus peltifer</i>	3,1	(4,6)	3,0
126. <i>Damaeus auritus</i>	1,3	(1,3)	1,2
64. <i>Nothrus palustris</i>	(6,2)	(2,8)	2,5
294. <i>Achipteria coleoprata</i>	1,7	—	—
7. <i>Hypochthonius rufulus</i>	2,2	—	2,3
99. <i>Nanhermannia nanus</i>	1,7	—	—
61. <i>Eulohmannia ribagai</i>	0,8	—	—
Total des Oribates	0,6	1,9	1,1

écosystèmes au moins, semblent appartenir à des populations également équilibrées quel que soit leur habitat. La proportion d'immatures est sensiblement identique. Bien que les données précises nous fassent défaut, et que nous ne puissions nous aventurer à émettre des conclusions générales, il semble bien que certaines populations développent d'autant plus d'immatures que leur densité est faible à la stase adulte. C'est ce que montrent les rapports immatures/adultes chez *Platynothrus peltifer* et *Nothrus palustris* qui fondent cette hypothèse. Lorsqu'une espèce a peine à se maintenir dans un habitat qui lui est défavorable, son taux de reproduction doit être plus élevé que dans un biotope où les conditions d'existence lui sont nettement plus propices. Cette manière logique d'envisager les choses, à première vue, devrait être confirmée par une information portant sur quelques espèces seulement mais recensées dans de nombreux biotopes.

3. Les fluctuations temporelles de la densité du groupe immature d'une part, du groupe adulte d'autre part, peuvent donner des indications sur le cycle spécifique et éventuellement sur les périodes de reproduction. Si l'on examine le graphique de la figure 47, on peut imaginer que les immatures apparaissant au printemps sont ceux qui donnent l'essor à la sous-population adulte un, deux ou plusieurs mois après. Si l'on déplaçait vers la droite le tracé propre aux immatures de 1 mois, puis de 2, puis de 3..., il serait possible de rechercher quelle position donne le meilleur ajustement entre les deux fluctuations de densité de telle manière que les pics coïncident avec les pics et les creux avec les creux. Comme toujours, les cas particulièrement clairs et démonstratifs n'exigent aucun contrôle statistique. De tels cas sont rares et même en ce qui concerne *Eulohmannia ribagai*, il est difficile de préciser à quel décalage temporel s'accordent le mieux les fluctuations de densité. Par corrélation, il est possible de répondre sur ce point. Grâce aux données transformées ($y = \log$ de la densité) on estime la corrélation unissant les deux séries temporelles de valeur (l'une propre aux adultes, l'autre propre aux immatures). Le calcul est ensuite reconduit en faisant coïncider chaque valeur instantanée du nombre d'adultes avec le nombre d'immatures du prélèvement précédent; le décalage représente alors un mois étant donné l'intervalle séparant deux recensements. On procède de même avec un glissement successif des valeurs représentant un écart de 2, 3, ..., x mois. Mises en graphique, les corrélations donnent un corrélogramme illustrant la dépendance entre le

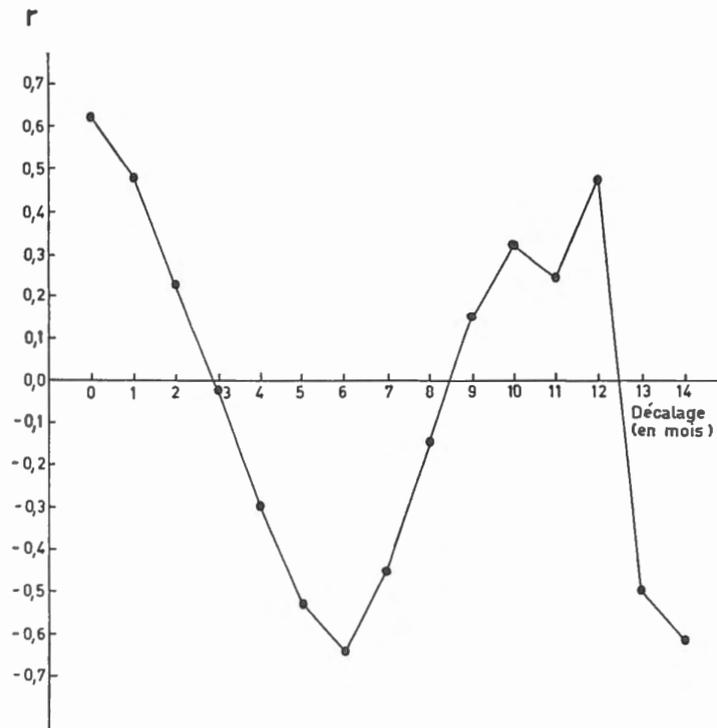


FIG. 48. — Corrélogramme montrant le degré de dépendance entre la densité des adultes et celle des immatures de *Eulohmannia ribagai* selon un décalage de 1, 2 ... 14 mois.

nombre d'adultes et d'immatures selon l'hypothèse, logique, que la densité des uns dépend de celle des autres avec un certain retard temporel causé par la durée de développement.

La figure 48 montre le corrélogramme construit pour *Eulohmannia ribagai*. Une évidence apparaît immédiatement : la corrélation est la plus élevée lorsque coïncident les valeurs issues du même recensement (décalage=0). La corrélation est minimale (et le graphique de la figure 47 pouvait également le montrer) lorsque le décalage temporel est de 6 mois, puisqu'à ce moment, se superposent les maxima de la sous-population adulte avec les minima (l'absence plus précisément) des sous-populations immatures, et inversement. Après un décalage d'un an, on constate à nouveau un maximum de dépendance entre les deux groupes. Ici se pose la question de savoir si l'on peut licitement admettre que les adultes apparaissant la seconde année sont issus des immatures de la première. Deux points doivent être préalablement éclaircis pour répondre à cette question :

- quelle est la durée moyenne de l'ontogenèse ?
- les tracés des fluctuations de densité sont-ils compatibles avec cette hypothèse ?

La durée de développement ontogénique devrait, en posant une température annuelle moyenne de 8 à 12 °C, recouvrir une année environ. Lors d'une brève expérimentation, destinée surtout à éprouver la méthode d'élevage en conditions semi-naturelles (voir LEBRUN, 1968), nous avons constaté les faits suivants : cinq adultes de *Eulohmannia ribagai* ont été mis en élevage dans un tube, placés en nature du 22 mai au 25 juin 1964. Après un mois, à une

température moyenne proche de 15°, le tube contenait de nombreuses larves et nymphes parmi lesquelles deux individus notablement plus grands (deutonymphe et tritonymphe !). Un tel résultat semble démontrer une durée de développement très rapide, fait contraire à l'hypothèse formulée.

La figure 47 montre également que si les immatures apparaissent plus tôt que les adultes au printemps, ils sont absents dès la baisse de température automnale. On peut supposer, car n'oublions pas qu'il s'agit d'une espèce endogée, que les immatures s'enfouissent sous la couche humifère. Cependant, dans cette éventualité, la précocité du phénomène nous échappe puisque les immatures disparaissent au moment où tous les autres Oribates, presque sans exception, connaissent le moment le plus florissant de leurs fluctuations de densité. Il serait plus logique d'avancer l'hypothèse que les adultes, à l'automne, pondent des œufs qui hivernent et commencent leur développement dès l'échauffement printanier. Etant donné une durée de développement qui semble assez rapide, l'intervalle d'un mois séparant les recensements est probablement insuffisant pour déceler une oscillation cyclique et synchronisée (avec un certain retard) entre adultes et immatures. On remarquera, cependant, que lorsque les valeurs sont déplacées d'un mois, la grandeur de la corrélation (0,47) indique encore un accord acceptable. Dès lors, le cycle de 12 mois suggéré par le corrélogramme ne reflète que le cycle conjoint des adultes de la première année avec les adultes de la seconde et des immatures de la première année avec les immatures de la seconde puisque la densité des adultes et des immatures est fortement dépendante aux mêmes temps.

Le cycle des adultes apparaît avec netteté s'il est figuré en corrélogramme également. On remarquera à la figure 49 que l'accord est très manifeste après un décalage de 11 à 12 mois. Soulignons au passage que les différences mésologiques entre le printemps de 1963 et celui de 1964 se marquent par l'essor plus précoce de la population adulte, les deux poussées démographiques marquant un meilleur accord avec un décalage de 11 mois.

En conclusion, on peut admettre de ce qui précède que l'Oribate *Eulohmannia ribagai* connaît une génération annuelle s'étalant tout au long de la bonne saison (avril à septembre).

4. D'autres populations ont été examinées de la même façon. Ce sont, pour la chênaie, *Eniochthonius minutissimus*, *Platynothrus peltifer*, *Hypochthonius rufulus*, *Achipteria coleoptrata* et *Hermannia gibba*; pour la prairie, *Metabelba papillipes*; pour la peupleraie, *Nothrus palustris*, *Achipteria coleoptrata*, *Damaeus auritus* et *Hypochthonius rufulus*.

Les figures 50 et 51 montrent les corrélogrammes propres à ces espèces en considérant la sous-population adulte et le groupe des stases juvéniles. Aucun des corrélogrammes n'est susceptible d'une interprétation claire. Une évidence apparaît cependant : la corrélation est toujours très élevée (*Achipteria coleoptrata* fait exception dans la peupleraie), lorsqu'elle est estimée sur la densité des immatures et des adultes du même recensement (point 0 du corrélogramme). Une telle situation peut admettre plusieurs explications. La première est qu'il s'agit d'une propriété de l'échantillonnage. Que celui-ci soit réalisé selon des unités de prélèvements à volume ou à surface constants, la distribution agrégative de la faune et la variabilité de l'épaisseur de la couche organique prélevée peuvent faire apparaître une corrélation fictive. Ainsi, pour une espèce donnée, en admettant que toutes les unités d'échantillonnage aient été prises dans des zones à fortes densités, le nombre d'individus sera particulièrement élevé aussi bien en adultes qu'en immatures. La dépendance entre les deux groupes résulterait donc du prélèvement lui-même. Le nombre d'unités de prélèvement (25) semble cependant assez élevé que pour diminuer considérablement cet aléa. Il serait plus plausible d'expliquer cet état de choses en admettant que le nombre d'immatures et d'adultes seraient simultanément sous la dépendance de l'abondance des adultes et des larves. Si les adultes sont nombreux, les larves

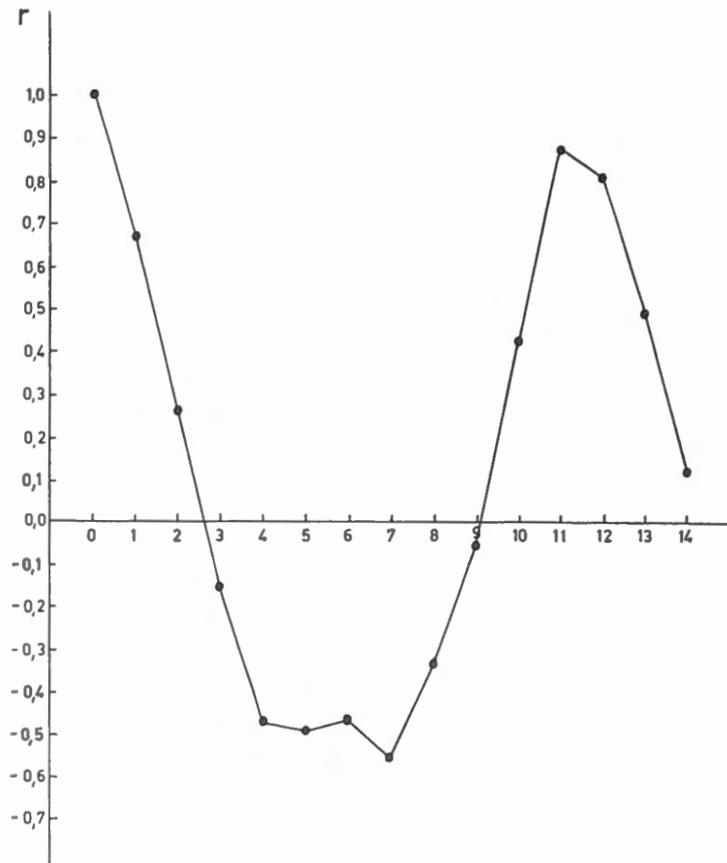


FIG. 49 — Corrélogramme montrant le degré de dépendance entre la densité des adultes de *Eulohmannia ribagal* avec eux-mêmes selon un décalage de 1, 2 ... 14 mois.

le seront également. Ces dernières, sous condition que la population se maintienne à une densité sensiblement constante d'année en année, représentent au minimum un cinquième de la densité de la population totale. En réalité, du fait de la mortalité, il est certain que les larves représentent une fraction bien plus importante. Pour *Nothrus palustris*, par exemple (voir LEBRUN, 1969), les larves représentent 34 % de la population sur l'ensemble de l'année. La présence simultanée des adultes et des larves (la stase prélarvaire ne dure que quelques jours) explique que la ponte est assez continue au cours d'une grande partie de l'année. Il semblerait que ce soit le cas de la majorité des Oribates.

Les corrélogrammes montrent également, pour la plupart des espèces, une corrélation élevée lorsque le décalage atteint 11 ou 12 mois. Il semble que les Oribates concernés ont un cycle de croissance de densité régulier se répétant tous les ans. L'allure intermédiaire des corrélogrammes dépend fortement, semble-t-il, de la phénologie des différentes espèces. On se souviendra (voir chap. II) que les Oribates de la chênaie tendent à manifester deux maxima démographiques, l'un au printemps, l'autre à l'automne, séparés par des valeurs minimales en été et en hiver. Dans la peupleraie, par contre, n'apparaît qu'une seule poussée démographique : celle de la phase estivale. On comprendrait mieux, dès lors, l'image donnée par les différents corrélogrammes selon qu'ils sont issus d'espèces en provenance de l'un ou l'autre écosystème. En chênaie, le décalage de 3 mois a pour effet de faire coïncider le minimum

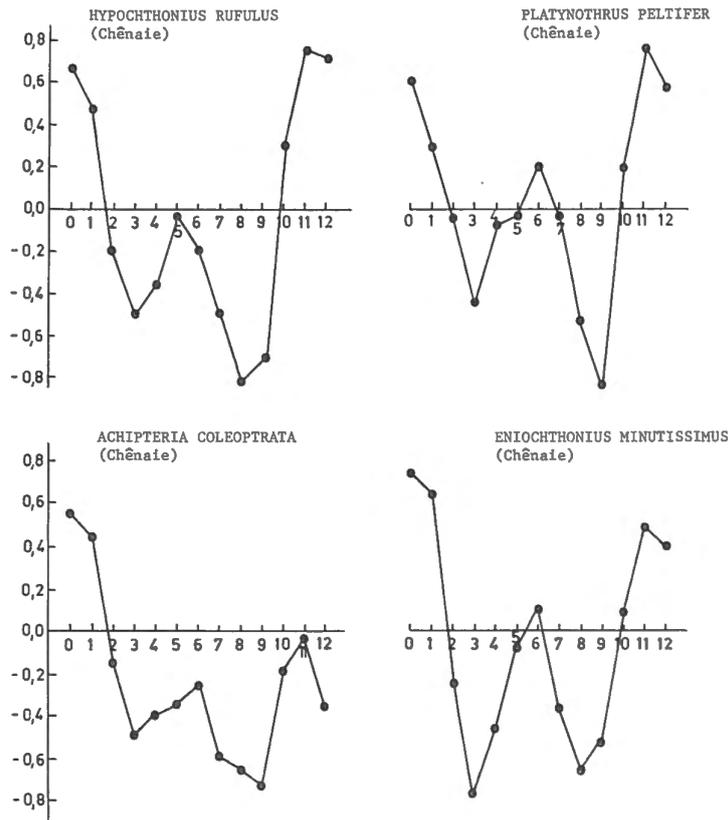


FIG. 50. — Corrélogrammes montrant le degré de dépendance entre la densité des adultes et celle des immatures de quelques espèces d'Oribates selon un décalage de 1, 2 ... 11 ou 12 mois.

hivernal avec le maximum vernal et le minimum estival avec le maximum automnal. Déplacés de 6 mois, les graphiques concentrent les deux maxima et les deux minima, tandis que pics et creux démographiques sont à nouveau superposés lors d'un décalage de 9 mois. En peupleraie, une seule poussée démographique annuelle donne évidemment un seul minimum au corrélogramme, à savoir lorsque se superposent le maximum estival et le minimum hivernal. Cette interprétation se fonde, bien entendu, sur la constatation initiale qu'adultes et immatures sont fortement dépendants lors du même prélèvement et que le corrélogramme adulte-immature reflète, par conséquent, le corrélogramme adulte-adulte.

5. On a maintes fois affirmé au cours de ce travail qu'adultes et immatures d'une même espèce occupent à peu près les mêmes biotopes. Toutefois, on admettra volontiers qu'au point de vue écologique, il peut y avoir autant de différence entre les adultes et une de leurs stases immatures qu'entre les adultes appartenant à deux espèces distinctes.

La distribution verticale des stases juvéniles entre les couches holorganiques de surface n'est guère différente de celle des adultes correspondants. Le tableau 26 montre que les seules différences appréciables sont celles qui concernent des espèces que nous n'avions pu classer valablement dans une catégorie définie avec précision (litiécicole ou humicole). On peut considérer, cependant, qu'il y a convergence satisfaisante entre la localisation des adultes et

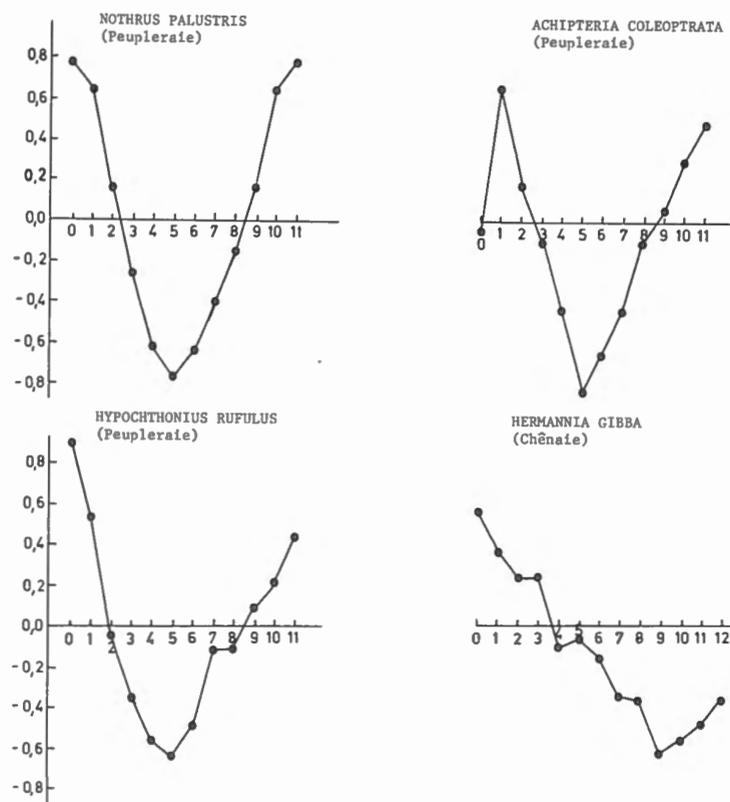


FIG. 51. — Suite de la figure 50.

des immatures pour *Eulohmannia ribagai* (humicole), *Damaeus auritus* (litiéricole), *Platynothrus peltifer* (litiéricole), *Nanhermannia nanus*, *Hypochthonius rufulus*, *Nothrus palustris* et *Metabelba papillipes*. Il existe une nette divergence entre les adultes et les immatures de *Achipteria coleoptrata* et *Euzetes globulus*, deux espèces du groupe des Ptérogastines, seuls Oribates dont le régime alimentaire des stases juvéniles changerait à la stase adulte (SENGBUSCH, 1954; WOODRING et COOK, 1962; WOODRING, 1963; RASJKI, 1966).

L'examen du tableau 26 permettra aussi de dégager la conclusion que les immatures d'une espèce donnée manifestent une certaine tendance à se confiner plus en profondeur que les adultes. Ce fait ne reflète que les caractères propres aux stases immatures, à savoir une moindre résistance aux conditions de vie des biotopes. Parmi ces dernières, l'influence de la lumière et l'action directe de l'insolation devraient, en toute logique, constituer un obstacle notable à la vie en surface des immatures dont la cuticule, mince et dépigmentée, offre une moindre protection contre l'évaporation et le rayonnement. Dans la littérature, les avis sont assez partagés en ce qui concerne la résistance des immatures. Pour SENGBUSCH (1951), TARRAS-WAHLBERG (1961) et WALLWORK (1959) les immatures supportent mieux les variations climatiques que les imagos. A l'inverse, les adultes sont considérés comme plus résistants au froid et aux autres aléas climatiques pour HAMMER (1944), VAN DER DRIFT (1951), HUGHES (1959), DALENIUS (1962b) et par TRAVÉ (1963). C'est notre opinion également, nous l'avons déjà exprimée. Les immatures sont plus sensibles aux « facteurs du milieu » en raison de leur morphologie. Signalons, à ce propos, que pour *Nothrus palustris* les immatures sont bien plus

TABLEAU 26. — Comparaison du taux de distribution verticale (DV) des populations adultes et immatures de quelques Oribates.

	Chênaie		Prairie		Peupleraie	
	DV ad.	DV imm.	DV ad.	DV imm.	DV ad.	DV imm.
351. <i>Euzetes globulus</i>	27	64	—	—	—	—
99. <i>Nanhermannia nanus</i>	54	79	—	—	—	—
61. <i>Eulohmannia ribagai</i>	98	99	—	—	—	—
126. <i>Damaeus auritus</i>	8	17	—	—	17	22
294. <i>Achipteria coleoptrata</i>	17	63	—	—	34	60
80. <i>Platynothrus peltifer</i>	16	11	—	—	13	15
7. <i>Hypochthonius rufulus</i>	44	65	—	—	51	62
64. <i>Nothrus palustris</i>	—	—	—	—	47	60
136. <i>Metabelba papillipes</i>	—	—	55	63	—	—

vulnérables à la prédation des *Parasitidae* que les adultes. La structure de la population indique par ailleurs que la mortalité s'exerce principalement sur les immatures (voir LEBRUN, 1969). Les œufs des Oribates, par contre (et les auteurs semblent unanimes à ce sujet : WALLWORK, 1959; KARPPINEN, 1955...), sont bien souvent plus résistants au froid que les adultes eux-mêmes. L'expérience suivante le confirme pour *Damaeus auritus*. Des œufs pondus en laboratoire à la température de 18° environ et placés en chambre froide à 0°, au plus tard 12 heures après la ponte, pendant 10 à 30 jours, éclosent en moyenne 6,7 jours après qu'ils ont été replacés à 18°. La proportion d'œufs éclos (70 sur 75, soit 93 %) ne peut être considérée comme très différente de la proportion d'œufs pondus et incubés à 18° (97 %), dont le temps moyen de développement est de 7,3 jours (voir 3^e partie). Simultanément, de lots d'adultes placés dans les mêmes conditions la moitié seulement avait survécu après 20 jours. Cette expérimentation vient à propos pour confirmer l'interprétation que nous avons donnée au cycle annuel de *Eulohmannia ribagai*.

Au point de vue phénologique, et en admettant que la séquence œufs-adultes-immatures coïncide avec l'aptitude à supporter les aléas climatiques, trois situations se dessinent donc :

- les conditions défavorables (la période hivernale principalement) provoquent un abaissement relatif du nombre d'immatures plus ou moins accentué selon l'éthologie de l'espèce (cas de la plupart des Oribates).
- seuls les adultes (et éventuellement les œufs) subsistent (cas reporté par TRAVÉ, 1963).
- seuls les œufs subsistent (cas supposé pour *Eulohmannia ribagai*).