

## CHAPITRE IV.

## LES SYNUSIES D'ORIBATES.

## 1. DÉLIMITATION DU SUJET.

1. Dans ce chapitre, nous nous limiterons à un seul écosystème. Les raisons de cette restriction sont aisées à concevoir. Si l'on désire, en effet, dégager des groupes d'espèces caractérisant les biocénoses, il est impossible de mettre un point final à ce genre d'étude tant qu'aux biotopes explorés pourront s'en adjoindre d'autres.

Le cycle fermé des biotopes de la chênaie, tel que nous l'avons imaginé, permet une étude approfondie, car il englobe les principaux types de biocénoses possibles de cet écosystème <sup>(1)</sup>. Rappelons-en les groupements tels que nous les avons définis. En s'inspirant de la classification proposée par GISIN (1943) on peut répartir les biotopes selon leur accointance avec le milieu édaphique et leur potentiel d'hydratation (tabl. 27a). D'une autre manière, en mettant l'accent sur la nature du substrat, on obtient un ordre légèrement différent mais mieux centré sur des propriétés écologiques communes (tabl. 27b) et où l'on se base sur la classification faunique de KRAUSSE (1929) axée, elle aussi, sur le degré d'appartenance avec le sol.

2. L'analyse exposée dans cette partie du Mémoire se fonde sur les Oribates à la stase adulte seulement. TRAVÉ (1964) a judicieusement mis l'accent sur l'importance des immatures dans l'étude écologique du sol. Pour certains problèmes, tels la démographie des populations, le bilan énergétique, etc., il est essentiel de tenir compte des formes juvéniles. En ce qui concerne l'étude des synusies, où l'on s'efforce de dégager la fraction constante et caractéristique du peuplement animal, il n'est pas rigoureusement indispensable de s'intéresser à toutes les stases d'une espèce. Du point de vue écologique, en effet, l'adulte est fondamentalement différent de la larve et des nymphes à tel point qu'on pourrait les considérer comme espèces différentes, s'ils n'étaient unis par des rapports génétiques.

Dans cette optique, la sélection de la stase adulte revient à une sélection de « forme » au même titre que l'on choisit un groupe animal (famille, ordre...) plutôt qu'un autre. Il apparaît uniquement une perte d'information et non un biais susceptible d'influencer les résultats. Rappelons que la stase adulte est la seule qui se reproduise (la paedogenèse est inconnue chez les Oribates); en conséquence, elle revêt une importance plus particulière, d'autant plus que, selon de nombreuses observations, adultes et immatures cohabitent toujours (voir chap. III). Les Oribates pondent généralement dans les biotopes mêmes qu'ils occupent et y accomplissent leur développement contrairement à une opinion assez souvent exprimée (immatures de Nothroïdes).

3. Cette partie de notre travail, essentiellement descriptive, repose sur la comparaison des densités relatives. On suppose donc que la densité de l'ensemble des Oribates est la même dans chaque biotope.

---

<sup>(1)</sup> Comme nous l'avons défini nous considérons l'écosystème à un échelon hiérarchique supérieur au biotope et à la biocénose. Ainsi énoncée, notre conception de l'écosystème s'identifie au mésoécosystème de DUVIGNEAUD et al. (1962).

TABLEAU 27a. — Groupement des biotopes selon l'appartenance au milieu édaphique.

Atmobios		Hémiédaphon			Euédaphon
Xérophile	Hygrophile	Xérophile	Mésophile	Hygrophile	
Troncs et écorces secs (A).	Troncs et écorces humides (B).	Mousses épiphytiques (C).	Bois et brindilles au sol (E). Litière (L <sub>1</sub> ). Mousses terricoles (G).	Souches pourries (D).	Humus (H <sub>1</sub> ).

TABLEAU 27b. — Groupement des biotopes selon leur nature.

Biotopes corticoles (Hyperédaphiques)	Biotopes lignicoles (Epiédaphiques)	Biotopes hémiédaphiques
Xérophile : Troncs et écorces secs (A). Hygrophile : Troncs et écorces humides (B). Musciicole : Mousses épiphytiques (C).	Saproxylique : Souches pourries (D). Lignicole <i>sensu stricto</i> : Bois et brindilles au sol (E).	Litiéricole : Litière (L <sub>1</sub> ). Musciicole : Mousses terricoles (G). Humicole : Humus (H <sub>1</sub> ).

On comprendra qu'il nous est impossible d'exprimer les résultats en densité absolue (nombre d'individus par m<sup>2</sup>); parler d'un m<sup>2</sup> de mousses corticoles ou de branches mortes ne signifie rien. L'emploi de la densité écologique (nombre d'individus par rapport à la surface habitable) présente les mêmes difficultés. La surface susceptible d'être occupée par la faune est bien limitée dans certains cas (plages discontinues de mousses terricoles, troncs, etc.), illimitée dans d'autres (hectares de litière ou d'humus). La disproportion du recouvrement de ces biotopes est énorme.

Afin de simplifier la présentation des résultats, nous avons adopté des classes de densités relatives selon une échelle logarithmique; nous en avons déjà fait usage par ailleurs (1965b). Nous n'utiliserons, cependant, que les classes de densité relative supérieure à 0,5 %, étant donné le nombre d'individus assez faible; en dessous de 0,5 % le symbole utilisé est une petite croix (voir fig. 52).

Rappelons que cette analyse faunique se fonde sur les dénombrements relatifs à deux prélèvements : le 8 juin pour l'un, le 25 septembre 1964 pour l'autre. A titre comparatif, pour un nombre d'unités assez inégal (de 15 à 25), le total des Oribates adultes de chacun des biotopes est le suivant :

A ... ..	2.000 adultes;	E ... ..	1.500 adultes;
B ... ..	3.500 adultes;	L <sub>1</sub> ... ..	4.000 adultes;
C ... ..	12.000 adultes;	G ... ..	3.200 adultes;
D ... ..	1.500 adultes;	H <sub>1</sub> ... ..	7.500 adultes.



On aura remarqué, comme nous l'avons admis pour l'analyse générale de la faune (chap. III de la 1<sup>re</sup> partie), que les recensements de la litière et de l'humus sont également ceux de juin et de septembre 1964. Nous aurions pu, en effet, inclure l'ensemble des prélèvements réalisés dans ces deux biotopes pendant deux ans; afin de rendre plus valide la comparaison du cycle fermé des biotopes annexes de la chênaie, nous n'avons retenu que les prélèvements comparables.

## 2. RÉSULTATS ET DISCUSSION.

La figure 52 montre comment se répartissent les diverses espèces d'Oribates au sein de chaque biotope, suivant un classement basé sur les critères suivants. On distingue, en effet, des espèces exclusives, électives et préférantes, chacune étant caractéristique (significative) du biotope qu'elle occupe mais à un degré différent. Les espèces exclusives sont celles qui occupent un seul milieu, leur présence dans un autre biotope étant purement accidentelle (un ou quelques individus sporadiques). En ce sens, nous rejoignons la conception de TANSLEY (1923) qui parle d'espèce confinée à un milieu, et celle de TISCHLER (1955) qui définit de cette manière les espèces eucœniques (sténotopes). Par électives, on entend les espèces qui se cantonnent à un seul biotope, mais dont la présence dans d'autres habitats ne peut formellement être considérée comme fortuite; c'est ce que TANSLEY (1923) et ELTON (1927) appellent l'espèce caractéristique, terme que nous utilisons dans un sens plus général afin de le nuancer.

En pratique, la figure 52 le montre bien, nous avons hésité à séparer ces deux catégories, nos connaissances sur les biotopes d'élection, en d'autres contrées, étant peu avancées. Les espèces préférantes sont celles qui, dans le cadre du cycle fermé de la chênaie étudiée, manifestent une localisation à un biotope où leur densité relative est bien plus importante comparativement aux autres milieux.

Si nous ne parlons pas d'espèces indicatrices, c'est que cette notion constitue déjà un stade avancé de l'étude des zoocénoses puisque l'espèce indicatrice est liée à la présence d'un facteur précis indépendamment du fait qu'elle soit exclusive, élective ou préférante.

Par ailleurs, on remarquera que certaines espèces s'individualisent non pas dans un, mais dans deux ou plusieurs biotopes. Bien souvent, ces Oribates sont exclusifs à un ensemble de communautés; dans ce cas, ils caractérisent les groupements à un niveau supérieur, celui des ensembles de communautés manifestant un certain degré d'affinité écologique.

### 1° Communautés corticoles.

#### a) Données.

Deux espèces caractérisent de façon évidente les biotopes corticoles : *Licneremaeus licnophorus* et *Zygoribatula exilis*. Ni l'une ni l'autre n'ont été capturées dans d'autres biotopes. Si quelques individus se retrouvent occasionnellement en dehors des communautés corticoles, leur présence est purement accidentelle (sur 36.000 Oribates dénombrés pendant deux ans en litière, par exemple, il n'y avait que 19 *Licneremaeus licnophorus*).

A part l'extrême abondance de ces deux espèces, les écorces de chênes ne sont à proprement parler que fort peu individualisées. On remarquera, en effet, qu'aucun Oribate n'est exclusivement cantonné à l'exposition sud (écorces sèches : A); *Licneremaeus licnophorus* et *Zygoribatula exilis* à eux seuls totalisent plus de 90 % de la densité relative. A l'exposition nord, ces deux Oribates ne représentent plus que 28 % de la densité relative. Malgré cela, peu d'espèces sont typiques de ce milieu; on ne citera que *Damaeus auritus* et *Oribatella calcarata*. En fait, ce sont les espèces ubiquistes qui sont particulièrement abondantes (*Tectocephus*



*sarekensis*, *Hermannia gibba* et *Brachychthonius berlesei* atteignent 45 % environ du total des Oribates adultes).

Il n'en est pas de même dans le groupement muscicole où six espèces significatives (quasi exclusives) semblent caractériser nettement ce biotope, lui conférant une composition spécifique très individualisée (*Parachipteria punctata*, *Oppia unicarinata*, *Melanozetes mollicomus*, *Porobelba spinosa*, *Eremaeus silvestris* et *Oppia translamellata*). Parmi les espèces ubiquistes, *Tectocepheus sarekensis* et *Hermannia gibba* paraissent très bien représentées (plus de 25 %) également.

#### b) Discussion.

Les critères synthétiques des peuplements (diversité spécifique, type d'organisation et structure des communautés) seront débattus par ailleurs (voir la 3<sup>e</sup> partie).

L'analyse des communautés corticales nécessite une attention toute particulière si l'on se souvient des conditions particulières de cet habitat (1<sup>re</sup> partie, chap. I). Il apparaît, en effet, un gradient le long des arbres affectant la température, l'humidité et l'insolation. Le biotope le moins favorisé à cet égard est constitué par l'écorce sèche à l'exposition sud (A); celui où les effets microclimatiques sont les moins exigeants (grâce à un meilleur tamponnement) est le groupement muscicole épiphytique (C), l'écorce humide réalise un milieu de nature intermédiaire.

Deux espèces seulement semblent adaptées aux conditions de vie exigeantes régnant sur les troncs bien exposés. *Zygoribatula exilis* est l'Oribate le plus souvent cité comme faisant partie des « associations » d'Acariens vivant dans les végétaux épiphytiques et épilithes. STRENZKE (1952) range cette espèce dans le groupement hygrophile caractéristique des mousses et lichens des substrats rocheux (voir aussi WOOD, 1967c). PSCHORN-WALCHER et GUNHOLD (1957), KLIMA (1959), TRAVÉ (1963) et SEYD (1966) l'ont observé de manière constante et abondante sur les végétaux épiphytiques et les troncs d'arbre. Selon TRAVÉ la répartition de cette espèce est conditionnée par l'absence d'ensoleillement direct et par l'imbibition; cet auteur considère que *Zygoribatula exilis* est caractéristique des peuplements saxico-arboricoles complexes des lieux ombragés en sous-bois (<sup>1</sup>), opinion partagée par PSCHORN-WALCHER et GUNHOLD (1957). Ces derniers, cependant, recensent aussi cet Oribate dans les épiphytes des arbres isolés, et, par conséquent, soumis à l'insolation directe et à l'échauffement. Comme on peut s'en rendre compte, la distribution géographique peut brouiller les données de l'éthologie spécifique; ce principe est bien connu (GHILAROV, 1958b, 1965; LEMÉE, 1967; SEYD, 1962, 1966, 1968). Habituellement, les espèces concernées occupent les sites chauds et secs (versants des vallées exposés au sud, biotopes corticales...) à la limite septentrionale de leur répartition. A la limite sud elles se localisent aux endroits frais et humides orientés vers le Nord ou dans les régions montagneuses. C'est ainsi que certains Oribates sont arboricoles au Nord, édaphiques au Sud.

D'une manière générale, dans la littérature consacrée au sujet, il est habituel de rencontrer dans le lot d'espèces significatives des biotopes corticales un certain nombre

(<sup>1</sup>) Les recherches de TRAVÉ (1963) ont surtout porté sur la forêt de la Massane (Pyrénées orientales). Il y a, bien sûr, une différence d'appréciation sur les conditions de vie dans les biotopes corticales, entre cet auteur et nous-même; il est difficile de comparer nos observations respectives réalisées dans des territoires aussi différents. Il est probable, cependant, que les conditions de vie que TRAVÉ considère comme assez favorables (anectoxérie, anectothermie et anectohygie faibles des sous-bois ombragés) le seront beaucoup moins dans notre propre contexte. Nonobstant, en ce qui concerne *Zygoribatula exilis*, nos observations coïncident très bien malgré les différences géographiques et climatiques.

d'Oribates régulièrement recensés avec *Zygoribatula exilis*; ce sont : *Minunthozetes pseudofusiger*, *Sphaerozetes* sp., *Phauloppia lucorum*, *Eremaeus* sp., *Scutovertex minutus*, *Caleremaeus monolipes* et *Micreremus brevipes*. A notre connaissance, *Licneremaeus licnophorus* n'a jamais été signalé dans les groupements corticoles. Comme *Caleremaeus monolipes* et *Micreremus brevipes*, c'est un Oribate d'assez petite taille, aplati dorso-ventralement dont la réduction des pattes, relativement robustes, pourrait être l'indice d'une adaptation. Les Oribates arboricoles, cependant (hormis quelques espèces très particulières), ne diffèrent en rien des espèces vivant dans le sol (voir TRAVÉ, 1963). On pourrait tout au plus essayer de différencier les deux groupes par leur aptitude à la locomotion.

Le groupement hygrophile des biocénoses corticoles semble se différencier par la présence de *Damaeus auritus* et surtout par celle de *Oribatella calcarata*. Il pourrait paraître étonnant de voir une espèce de *Damaeus* (genre surtout connu par sa tendance à occuper les litières) marquer une localisation préférentiellement arboricole. En réalité, il s'agit d'un Oribate assez eurypote, que l'on recense dans les habitats les plus divers; dans le cadre des présentes recherches, soit l'écosystème de la chênaie mésophile, il manifeste donc une préférence toute relative. En vertu de la morphologie assez particulière de cette espèce (la longueur des pattes est étonnante) cette préférence peut paraître paradoxale au premier abord. Ce n'est cependant pas le premier exemple de ce genre, puisque *Damaeus clavipes* est bien reconnu comme Oribate arboricole (GRANDJEAN, 1936).

*Oribatella calcarata* est une espèce bien connue des Acarologues pour lesquels l'observation des animaux vivants est passible d'apporter des informations se rapportant à leurs recherches. C'est sans conteste, avec les Oribates du groupe des *Oribatuloidea* (*Oribatula*, *Zygoribatula*, *Schelorbates*, *Liebstadia*,...) et *Ceratoppia*, une des espèces parmi les plus actives, à locomotion rapide, très à l'aise dans ses déplacements sur des parois verticales même lisses. On a déjà parlé de la validité taxinomique de cette espèce; à l'argument biométrique, nous ajoutons ici un critère d'ordre écologique puisque *Oribatella quadricornuta* se localise tout aussi nettement mais à la litière. *Oribatella calcarata* a déjà été identifié dans les biotopes corticoles par VANEK (1962) qui considère cependant qu'il s'agit d'une espèce accidentellement arboricole.

*Parachipteria punctata*, espèce caractéristique des mousses arboricoles, a été signalé comme occupant le même biotope en Amérique du Nord (SENGBUSCH, 1957) et en Autriche (PSCHORN-WALCHER et GUNHOLD, 1957). Parmi les nombreux prélèvements que nous avons effectués dans des mousses corticoles d'autres chênaies de la forêt de Meerdael ou d'ailleurs, cette espèce était toujours présente, ordinairement en très grand nombre.

*Eremaeus silvestris* <sup>(1)</sup> et *Melanozetes mollicomus* ont été souvent identifiés dans les mousses et lichens des troncs d'arbre par différents auteurs (KUNST, 1959; LIONS, 1966...) bien que ce ne soit pas, d'après la littérature et notre propre expérience, les seuls biotopes qu'ils occupent. Nous avons maintes fois observé *Eremaeus silvestris* dans des mousses sur substrats verticaux acides en situation ombragée. Un prélèvement très typique à cet égard se présente comme suit. Dans des mousses sur un vieux mur à Bruxelles 17, à l'exposition nord, il y avait 98 *Eremaeus silvestris*, soit 20 % de l'ensemble des Oribates, la surface prélevée étant de 400 cm<sup>2</sup>. Cet Oribate a même été inventorié dans un nid d'oiseau en compagnie de *Ceratoppia bipilis* et d'autres Oribates plus ou moins ubiquistes (REEVES, 1967).

Autre espèce très caractéristique des mousses corticoles, *Oppia unicarinata* <sup>(2)</sup>, est un Oribate assez mal connu comme la plupart des espèces du genre *Oppia*. VAN DER HAMMEN (1952)

<sup>(1)</sup> *Eueremaeus* serait plus correct comme le relèveront les puristes.

<sup>(2)</sup> Ou du moins une espèce se rapprochant étroitement des descriptions données par PAOLI (1908), WILLMANN (1931) et VAN DER HAMMEN (1952).

en a recueilli quelques individus dans les mousses au pied d'un chêne, c'est-à-dire exactement dans le même biotope que nos propres exemplaires.

Une autre espèce du même genre, *Oppia translamellata*, habite préférentiellement dans les végétaux épiphytes, sans être particulièrement abondante; comme elle est pratiquement absente des autres biotopes, il semble bien qu'on puisse lui assigner cette localisation. C'est également le cas de *Porobelba spinosa*.

## 2° Communautés lignicoles.

### a) Données.

Le rapprochement des deux biotopes est moins évident que pour l'ensemble des communautés corticoles. Seul *Oppia* cf. *neerlandica*, en effet, est relativement très abondant dans les deux groupements; *Oppia* sp. A et *Suctobelba grandis europea* le sont moins, mais, par leur localisation, ces deux espèces sont bien significatives des communautés lignicoles. Les souches pourries, stade avancé de la décomposition du bois, sont caractérisées par *Thyrisoma lanceolata*, Oribate qui semble être inféodé à cet habitat (TRAVÉ, 1960). Nous l'avons déjà observé dans d'autres biotopes (prairie entre autres), mais représenté seulement par quelques individus. Quatre Oribates se cantonnent également au complexe saproxylique : *Xenillus tegeocranus*, *Phthiracarus* sp. A, *Phthiracarus globosus* et *Carabodes femoralis*. Ce sont des espèces électives que l'on rencontre assez souvent dans les litières et les mousses. Il est intéressant de signaler qu'elles sont supposées xylophages. Leurs immatures creusent des cavités dans le bois dont ils se nourrissent; ils ont un mode de vie sédentaire, ne quittant jamais leurs galeries (GRANDJEAN, 1939b, 1940, 1945; WALLWORK, 1958...), ce qui peut les rendre très vulnérables aux prédateurs. Ce mode de vie particulier fait d'ailleurs douter de leur capture régulière par l'appareil de Berlese-Tullgren.

Le biotope des branches et brindilles au sol est également habité par quelques espèces xylophages : *Carabodes marginatus*, *Carabodes coriaceus* et *Carabodes minusculus*. D'autres espèces singularisent encore ce biotope : *Nanhermannia nanus*, *Chamobates pusillus*, *Hermaniella punctulata* et *Damaeobelba minutissima*.

### b) Discussion.

Le récent travail de DAJOZ (1966) décrit assez bien les divers stades de la décomposition du bois telle qu'elle se réalise en nature. Retenons que le phénomène est principalement biologique (action des champignons, bactéries et Insectes), accessoirement physique (influence de la lumière) ou chimique (oxydations). Un bon indice de l'avancement de la décomposition (outre la solubilité dans la soude) est la teneur en eau, voisine de 40 % dans le bois sain fraîchement tombé au sol; dans les complexes saproxyliques, en conditions favorables, elle peut atteindre de 70 à 90 %.

Il aurait été intéressant, comme cela a été entrepris pour les Coléoptères par DAJOZ (1966) et PALM (1951 et 1959) ou pour les insectes Ptérygotes par DERKSEN (1941), de distinguer plusieurs étapes de la décomposition et de la dégradation chimique du bois et les synusies d'animaux correspondantes. Nous n'avons envisagé, vu l'immense travail que nécessiterait une étude de ce genre, que deux étapes bien différenciées. Rappelons les différences fondamentales entre les deux biotopes; l'un, constitué par les souches pourries, représente un milieu mûr marqué par le temps et par l'état d'avancement de la décomposition chimique. L'autre, les branches fraîchement tombées au sol, correspond au stade initial du premier; le début de la dégradation du bois. Ainsi, se concrétise dans l'espace un phénomène temporel, au même titre que l'évolution de la litière (stade jeune) reposant sur la couche humifère (stade plus avancé).

La faune du bois a été peu étudiée pour ce qui concerne les Oribates. Nous avons déjà cité la note de TRAVÉ (1960) qui fait état d'une faunule très particulière occupant les complexes saproxyliques. Nous n'avons retrouvé qu'une seule espèce signalée par cet auteur : *Thyrisoma lanceolata*. La présence d'un lot assez appréciable d'espèces lignicoles confère à ces deux biotopes une structure faunistique bien individualisée. Nous verrons, cependant, que leurs rapports avec la faune des biotopes hémiedaphiques sont importants et résultent probablement de l'interpénétration des habitats.

### 3° Communautés édaphiques.

#### a) Données.

L'ensemble des trois groupements est assez peu homogène et moins différencié que ne le sont les communautés corticoles et lignicoles. C'est surtout par la présence d'espèces relativement ubiquistes mais mieux localisées dans les habitats édaphiques qu'apparaît la communauté des trois faunes. C'est ainsi que nous avons défini l'ensemble de ces groupements par *Suctobelba subtrigona*, *Oppia quadricarinata* et *Suctobelba subcornigera* surtout, par *Hypochothonius rufulus* et *Euzetes globulus* dans une moindre mesure.

Les Oribates significatifs de la litière et de l'humus sont nombreux : 13 espèces caractérisent la litière et 11 l'humus. Les espèces typiques de la litière sont : *Eniochthonius minutissimus*, *Steganacarus magnus*, *Platynothrus peltifer*, *Chamobates cuspidatus*, *Oribatella quadricornuta*, *Achipteria coleoptrata*, *Minunthozetes semirufus*, *Liochthonius hystericinus*, *Brachychthonius italicus*, *Phthiracarus ferrugineus*, *Nothrus palustris*, *Damaeus onustus* et *Liacarus coracinus*. Les espèces inféodées à l'humus sont : *Oppia bicarinata*, *Suctobelba trigona*, *Ceratozetes gracilis*, *Rhysotritia duplicata*, *Eulohmannia ribagai*, *Nothrus silvestris*, *Oppia (fallax) obsoleta*, *Autogneta willmanni*, *Cultroribula juncta*, *Ophidiotrichus borussicus* et *Malaconothrus* sp. A.

Les mousses terricoles forment le biotope le moins individualisé de tous les groupements dépendants en chênaie; on dénombre une seule espèce préférante, *Oppia nova*, qui serait tout aussi significative des biotopes épiédaphiques (litière mise à part) et une seule espèce exclusive : *Suctobelba* sp. (4).

#### b) Discussion.

Les trois Oribates *Suctobelba subtrigona*, *Oppia quadricarinata* et *Suctobelba subcornigera*, bien qu'apparaissant aussi dans d'autres biotopes encore, semblent représenter le lot spécifique principal propre à l'ensemble des communautés édaphiques. Ces trois espèces, en effet, forment un ensemble quasi indissociable; elles constituent un groupe récurrent très important dans la structure des communautés d'Oribates (voir 3° partie, chap. I). Toutes les trois et surtout *Suctobelba subtrigona* manifestent un accroissement progressif de leur représentation selon le gradient spatial qui va des milieux aériens corticoles aux milieux hémiedaphiques ou même édaphiques (humus) en passant par les étapes intermédiaires épiédaphiques lignicoles ou muscicoles.

Les multiples points de contact et écotoniques dans cette séquence des biotopes ressortent encore à l'examen des espèces préférantes et électives propres aux différents groupements. Il est normal, par exemple, que *Eniochthonius minutissimus*, fort typique de la litière cependant, soit aussi bien représenté dans les biotopes contigus (humus et branches au sol). Tel est également le cas de *Nanhermannia nanus* et *Carabodes marginatus*, Oribates préférant l'un et l'autre les branches mortes au sol, mais qui débordent largement sur les biotopes voisins.

(4) Ecotype à rattacher probablement à *Suctobelba subtrigona* « sensu lato ».

D'une manière générale, les espèces préférantes apparaissent en plus grand nombre dans les groupements de litière et d'humus où les conditions écologiques sont moins strictes. Il serait donc intéressant de préciser les tendances manifestées par la plupart d'entre elles. La localisation préférentielle à la litière de *Steganacarus magnus*, *Platynothrus peltifer*, *Chamobates cuspidatus* et *Oribatella quadricornuta* aboutit à la formation d'une synusie qui se confirme d'ailleurs lors de l'analyse des affinités spécifiques (3<sup>e</sup> partie, chap. I). En ce qui concerne l'humus, on montrera plus loin que l'ensemble des Oribates exclusifs à ce biotope sont étroitement associés et forment des groupes récurrents particulièrement caractéristiques (3<sup>e</sup> partie, chap. I).

Le caractère banal du groupement muscicole se justifie plus difficilement; il faut admettre que ce biotope n'est qu'un intermédiaire entre les différents milieux prospectés. Comme tel, il offre des points communs avec l'humus, la litière et les milieux lignicoles dont il est le plus voisin sous le rapport de la faune des Oribates.

#### 4<sup>e</sup> Les espèces « ubiquistes ».

Par ubiquistes, on entend les espèces présentes en densité relative plus ou moins appréciable dans la plupart des biotopes explorés au cours des recherches relatées. En tenant compte aussi des données de la littérature, on peut qualifier d'ubiquistes authentiques (accéniques *sensu* TISCHLER, 1955) les espèces suivantes : *Tectocepheus sarekensis*, *Hermannia gibba*, *Brachychthonius berlesei*, *Chamobates incisus*, *Oppia ornata* et *Tectocepheus velatus* (WOOLLEY, 1960; HAARLØV, 1952; KNÜLLE, 1954; WALLWORK, 1967, etc.). Ces Oribates occupent les milieux les plus divers; ils marquent cependant des préférences assez nettes, au moins par leur quantité (<sup>1</sup>) pour certains ensembles de biotopes. Ainsi, cette liste d'espèces ubiquistes (à laquelle on peut ajouter *Hypochthonius rufulus* et *Oppia nova*) concerne des Oribates ordinairement forestiers (voir aussi HAARLØV, 1957).

Les deux Oribates *Tectocepheus sarekensis* et *Hermannia gibba* retiendront plus spécialement notre attention. A part le biotope corticole xérophile, où les conditions de vie sont le plus sévères, ces deux espèces occupent encore abondamment tous les biotopes non édaphiques. C'est en litière et dans l'humus, en effet, que ces deux espèces sont les moins communes. Bien que « ubiquistes » ces Oribates se localisent donc assez nettement aux milieux épiédaphiques et corticoles. Dans de nombreux recensements de litière et d'humus de forêt (données du Laboratoire d'Écologie animale) nous avons pu sélectionner quatre séries d'unités d'échantillonnage où ces deux espèces étaient assez abondantes pour permettre le calcul de la corrélation unissant le nombre d'individus présents dans les unités de prélèvement (pour plus de précisions nous reportons le lecteur à la 3<sup>e</sup> partie, chap. I : Associations spécifiques et groupes récurrents). Les quatre coefficients de corrélation, basés chacun sur un nombre de 25 paires de mesures sont :

- litière de chênaie, septembre 1963 : 0,70;
- litière de chênaie, février 1964 : 0,64;
- humus de chênaie, novembre 1962 : 0,82;
- humus de chênaie, décembre 1963 : 0,79.

(<sup>1</sup>) A mesure que progresse l'écologie spécifique, on se rend de plus en plus compte que chaque espèce acquiert toujours une signification propre. Même répartie dans les biotopes les plus divers, une espèce joue un rôle dont l'intensité est bien différente selon son abondance. La notion d'espèce ubiquiste doit être prise surtout au titre de préliminaire quantitatif destiné à introduire des concepts plus riches en information.

Pour l'ensemble des milieux corticoles et épiédaphiques, la corrélation atteint la valeur de 0,77 (35 paires de mesures). Il semble donc bien que ces deux Oribates soient étroitement associés et forment malgré leur apparence ubiquiste un couple d'espèces bien typiques des biotopes de l'atmobios et de l'épiédaphon de la chênaie mésophile.

Dans les couches holorganiques de surface *Hermannia gibba* et *Tectocepheus sarekensis* atteignent des densités relatives faibles, bien inférieures à celles qu'ils atteignent dans d'autres biotopes. Dans la litière, *Platynothrus peltifer* semble se substituer à *Hermannia gibba*. Ces deux espèces ne cohabitent jamais en manifestant l'une et l'autre une densité élevée. Nous avons cependant reconnu un biotope, assez particulier, qu'elles occupaient simultanément, en septembre 1964, en nombre assez moyen (*Hermannia gibba* : environ 400 individus par m<sup>2</sup>; *Platynothrus peltifer* : environ 1.000 individus par m<sup>2</sup>). Il s'agit d'une litière de chênaie hygrophile, à « mull », très humide, sise dans un étroit vallon de la forêt de Meerdael. La corrélation entre le nombre d'individus des deux espèces, pour quinze unités prélevées, est de -0,38, ce qui semble marquer un certain « antagonisme » local entre ces Oribates. Sans vouloir préjuger de la « fonction propre » de ces deux espèces, on peut assurément qualifier de vicariance cette mutuelle substitution; ce terme, dont la signification initiale se veut étroite (GISIN, 1943), peut être élargi sans trahir la pensée de l'auteur. Il reste cependant que dans son premier sens la véritable substitution (vicariance) n'apparaît qu'à l'échelle géographique.

##### 5° Quelques données complémentaires.

Les communautés corticoles, telles que nous les avons définies, impliquent un important effet dû à l'exposition. On aura remarqué, cependant, que nous ne dissociions pas le groupement muscicole selon son orientation nord ou sud comme nous l'avons fait pour les ensembles corticoles proprement dits. En fait, la différence entre peuplement bryophile exposé au Nord ou au Sud est minime. Nous avons opéré la distinction lors du prélèvement de septembre 1964. Sont préférentiellement localisés dans les mousses corticoles orientées au Sud : *Melanozetes mollicomus*, *Zygoribatula exilis* et *Licneremaeus licnophorus*; le côté nord héberge en quantités relativement plus abondantes : *Oppia maritima*, *Parachipteria punctata*, *Oppia quadricarinata* et *Chamobates incisus*. Au total, les différences sont minimes et ne concernent que les espèces citées. L'intérêt de telles données pour la connaissance éthologique des espèces est considérable. On aura remarqué, en effet, que les Oribates typiques des communautés corticoles (*Licneremaeus licnophorus* et *Zygoribatula exilis*) décroissent d'importance selon le gradient hydrique et selon l'héliocycle. Les mousses corticoles au Sud avaient, lors du prélèvement de septembre (période de sécheresse relative, on s'en souviendra — voir le chapitre I de la première partie), une teneur en eau de 20 % pour 30 % au Nord.

## CHAPITRE V.

AUTRES CRITÈRES ANALYTIQUES  
DES PEUPELEMENTS D'ORIBATES.

## 1. LA PROPORTION D'ORIBATES PRIMITIFS.

Dans son état actuel, la classification distingue les Oribates inférieurs (ou primitifs) et les Oribates supérieurs (*Circumdehiscenciae*). C'est selon toute vraisemblance une subdivision vraiment phylogénique qui sera retenue. Les connaissances encore fragmentaires et surtout la difficulté du choix de critères taxonomiques valables, ne permettent pas encore une classification poussée qui ait une réelle valeur phylogénique. Le manque d'arguments paléontologiques ajoute aux difficultés.

Selon WOOLLEY (1961), la phylogénie des Acariens est largement illusoire; on peut cependant, pour les Oribates, retenir un certain nombre de caractères à réelle signification phylogénique.

On doit aux travaux de GRANDJEAN un incontestable élargissement des connaissances morphologiques des Oribates. Devant la prolifération des diagnoses d'espèces nouvelles, cet auteur est un des seuls à tenter, avec succès, une synthèse valable qui tienne implicitement compte des caractères essentiels de la taxinomie moderne : la recherche des affinités phylogéniques (GRANDJEAN, 1938a, 1938b, 1951, 1953a et 1965b). « Classer naturellement les Oribates, c'est-à-dire conformément à leur phylogenèse, est un but lointain, hors de portée dans l'état de nos connaissances, mais on peut, en cherchant à l'atteindre, améliorer notablement les classifications précédentes » (GRANDJEAN, 1953a).

La distinction entre Oribates primitifs et Oribates supérieurs est largement fondée. Les principaux caractères impliqués par cette division peuvent subir quelques exceptions; aussi, c'est l'ensemble qu'il importe de considérer. Les Oribates inférieurs n'ont ni trachées ni aires poreuses; le système respiratoire, lorsqu'il existe, est excessivement réduit; les immatures ont souvent une morphologie semblable à celle de l'adulte, phénomène analogue à celui qui se rencontre chez les Insectes hétérométaboles (paurométaboles), c'est-à-dire homéomorphiques (*sensu* WOODRING, 1963). Chez les Oribates supérieurs, la ligne de déhiscence du scalp de l'hystérosoma est du type circumgastrique; elle est du type en T renversé chez certains Oribates inférieurs (GRANDJEAN, 1947b). Chez les plus primitifs, le corps est peu sclérifié et présente parfois une segmentation bien visible (la soudure des segments abdominaux est complète chez les Oribates supérieurs; chez les *Galumnoidea* il apparaît même une tendance à la fusion complète du propodosoma et de l'hystérosoma). Une grande partie des Oribates inférieurs sont parthénogénétiques, mode de reproduction fort rare chez les Oribates supérieurs (*Damaeobelba*, *Tectocephus*, quelques espèces du genre *Hydrozetes* — voir GRANDJEAN, 1948a — et peut-être *Fosseremus* font exception). A ces divergences, il importe d'ajouter des différences d'ordre écologique : la proportion d'Oribates primitifs en fonction des biotopes, par exemple.

Dans son travail sur les Oribates saxicoles et arboricoles, TRAVÉ (1963) arrivait à la conclusion que le milieu édaphique est bien plus riche en espèces d'Oribates inférieurs que les



milieux arboricoles et saxicoles (30 % contre 14 %; 80 % des Oribates primitifs proviennent du sol). Pour un ensemble de couches holorganiques de surface appartenant à cinq formations végétales, RASJKI (1961) observe plus de 25 % d'Oribates inférieurs. Les valeurs obtenues par LIONS (1966) pour trois biotopes explorés est de 36 %, tandis que DALENIUS (1960) en dénombre 30 % environ (milieux édaphiques uniquement). Pour quelques sols forestiers de Grande-Bretagne, EVANS, SHEALS et MACFARLANE (1961) dénombrent, selon les résultats de diverses recherches, une proportion d'Oribates inférieurs voisine de 30 %. Dans la prairie et la peupleraie concernées par notre travail, la proportion se situe entre 25 et 30 %, tandis que le recensement que nous avons fait en 1965, bien qu'incomplet (*Liochthonius* spp. et *Phthiracarus* spp.), comportait 28 % d'Oribates inférieurs.

D'une manière générale, par conséquent, la proportion d'Oribates inférieurs des milieux hémiedaphiques se situe entre 25 et 40 % de l'effectif spécifique. Dans les biotopes que nous avons prospectés, les proportions se présentent de la manière suivante :

- biotope A : 10 % (2 espèces sur 19);
- biotope B : 17 % (5 espèces sur 28);
- biotope C : 17 % (8 espèces sur 47);
- biotope D : 20 % (8 espèces sur 40);
- biotope E : 24 % (11 espèces sur 46);
- biotope L<sub>1</sub> : 27 % (17 espèces sur 61);
- biotope H<sub>1</sub> : 31 % (17 espèces sur 54);
- biotope G : 38 % (21 espèces sur 55).

Par un test  $\chi^2$  (homogénéité de proportions), on peut s'assurer de la confiance attribuable à ces proportions (<sup>1</sup>). Il apparaît, à la valeur de la statistique utilisée, que les proportions sont différentes ( $\chi^2=16,8$ ). Par un autre test, il apparaît, de plus, que seules les biocénoses hémiedaphiques (L<sub>1</sub>, G et H<sub>1</sub>) ont une proportion d'Oribates primitifs non différente d'une valeur théorique de 40 % (au seuil  $\alpha=0,05$ ).

Précisons encore que, d'une part, la proportion observée en litière se situe à la limite acceptable ( $P \rightarrow 0,05$ ,  $\chi^2=3,83$ ) et que, d'autre part, les trois biotopes hémiedaphiques sont, sous cet angle, peu différents. Cependant, le plus riche en Oribates inférieurs est l'humus et le plus pauvre est la litière.

Sur le plan écologique, cette évolution du nombre d'espèces d'Oribates inférieurs parallèle au gradient impliqué dans la succession des biotopes étudiés, permet un grand nombre d'hypothèses touchant l'aspect explicatif de la biocénose. En effet, il semble que les Oribates inférieurs soient nettement plus inféodés aux biotopes bien tamponnés du milieu édaphique. La plupart des espèces primitives ont un mode de vie statique et sont beaucoup plus localisées dans l'habitat dont elles dépendent plus intimement. Seuls quelques genres, et même un seul genre pratiquement (*Camisia*), sont adaptés au mode de vie plus exigeant qu'imposent les biotopes non édaphiques.

Les nombreuses expériences écophysiologicals de MADGE ont établi des faits intéressants pour notre propos. Les Oribates étudiés comprennent quatre formes inférieures : *Steganacarus magnus*, *Platynothrus peltifer*, *Nanhermannia nanus* et *Hypochthonius rufulus*. Ce sont des espèces dont la cuticule cireuse est le plus vite rendue inopérante (par fusion) à température élevée et dont la spécialisation respiratoire est la moins grande (MADGE, 1964a). Il apparaît nettement que la survivance des Oribates inférieurs est la moins élevée lorsque les animaux

(<sup>1</sup>) Un article de CANCELA DA FONSECA (1966) envisage un problème analogue, à savoir la comparaison des proportions d'Oribates inférieurs de deux biotopes et, en plus, par rapport à l'hypothèse, qu'il y a 20 % d'espèces d'Oribates primitifs.



sont placés dans des atmosphères à humidité relative voisine de zéro (MADGE, 1964b). De plus, le mécanisme physiologique freinant l'évaporation est nettement moins efficace chez *Hypochthonius rufulus* et *Nanhermannia nanus*. La température létale supérieure de ces deux espèces montre que leur résistance est de loin beaucoup plus faible (MADGE, 1965a). Cet auteur met très judicieusement ces faits en relation avec les exigences de l'habitat des Oribates expérimentés : ce sont les Oribates inférieurs, qui, dans le groupe étudié, occupent précisément les biotopes les mieux tamponnés du point de vue thermique et hydrique.

Selon les expériences de MOURSI (1962a), parmi un certain nombre d'espèces d'Oribates soumises à un gradient de CO<sub>2</sub>, seul *Phthiracarus ligneus* semble être attiré par ce gaz. Les autres espèces testées (*Damaeus onustus*, *Xenillus tegeocranus*, *Carabodes femoralis* et *Achipteria coleoptrata*, espèces de surface, on l'aura constaté) semblent fuir la source de dioxyde de carbone. Selon MOURSI, étant donné que l'azote, gaz « inodore », occasionne le même comportement, ce serait le changement de la pression partielle en O<sub>2</sub> qui conduit *Phthiracarus ligneus* dans la zone moins riche en oxygène. Paradoxalement, cette dernière espèce et *Tropacarus carinatus*, autre Oribate primitif, sont ceux qui résistent le moins bien dans une atmosphère graduellement enrichie en CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>S ou NH<sub>3</sub> (MOURSI, 1962b).

En résumé, si certains Oribates sont fortement liés à des conditions de vie exigeantes, d'autres, à besoins écologiques plus tolérants, et dont la durée de développement est relativement plus courte, ont pu s'étendre à un plus large éventail de biotopes. D'une manière générale, ce sont les Oribates les moins spécialisés (Oribates inférieurs) qui sont localisés aux habitats bien tamponnés où les variations de température et d'hygrométrie sont largement atténuées.

## 2. BIOMASSE DES PEUPELEMENTS.

Au même titre que la densité numérique proprement dite, la biomasse peut être considérée comme une mesure de densité (densité pondérale). Dans de nombreux cas, cette expression complète heureusement les valeurs de la densité numérique, car elle tient compte de la dimension des animaux.

De cette manière, la comparaison entre faunes de format très différent est facilitée. Bien souvent on s'aperçoit que dans des biotopes où la densité faunique diffère considérablement, la somme de la matière vivante est sensiblement égale. L'inverse peut également se produire.

Du point de vue énergétique, il est important de connaître la masse vivante totale occupant le biotope à un moment donné (« standing crop »). On approche ainsi plus directement la valeur comparée du potentiel énergétique des biocénoses que par la seule analyse de la densité numérique; il s'agit cependant d'une notion bien distincte de l'activité métabolique du peuplement animal, quoique indiscutablement liée avec elle. La surface du corps <sup>(1)</sup> (et non la biomasse) est directement proportionnelle à l'activité métabolique (BALOGH, 1953; WIGGLESWORTH, 1965); ce serait cette grandeur (estimée par le produit de la longueur avec la largeur comme proposé par HAARLØV, 1960) qui pourrait constituer une approche correcte du bilan métabolique de la zoocénose.

1. Il est excessivement délicat d'estimer la biomasse d'un peuplement animal si l'on ne connaît pas l'essentiel de sa composition spécifique. En règle générale, à l'intérieur d'un groupe, d'une même communauté vivante, le poids moyen des espèces (soit la somme des poids moyens

(<sup>1</sup>) Plus précisément la racine cubique du carré du poids (exposant 0,67, qui est celui reliant la surface au poids).

spécifiques divisée par le nombre d'espèces) est de loin supérieur au poids moyen des individus (biomasse totale divisée par le nombre d'individus). Cette règle correspond à une évidence, puisque ce sont les espèces les plus petites qui sont les plus abondantes, et les plus volumineuses les moins abondantes (voir GHILAROV, 1943, 1967). Cette relation est particulièrement évidente si l'on s'attache à l'ensemble de la faune édaphique. Il n'est pas exclu, de plus, qu'une telle relation puisse se vérifier également au sein des groupes taxonomiques comme c'est le cas pour certaines populations (RAPOPORT, 1967).

Atribuer un poids spécifique moyen pour chaque groupe taxonomique peut à la rigueur se justifier dans un but comparatif, bien que, idéalement, ce soit la moyenne individuelle qui s'impose. Le choix d'un poids moyen approprié à notre intention est assez délicat. Si l'on se réfère à la littérature, le récent travail de EDWARDS (1967) propose des valeurs moyennes pour la plupart des groupes de la faune édaphique. Ces valeurs sont considérablement surestimées; nous pouvons en témoigner pour les Oribates, groupe où la surestimation varie de deux à cinq fois selon le biotope.

Dès lors, en nous basant de manière critique sur les données de VAN DER DRIFT (1951), MACFADYEN (1952), BERTHET (1964a), ZINKLER (1966), BURGESS et RAW (1967) et EDWARDS (1967), nous avons octroyé à chacun des dix groupes le poids moyen suivant, exprimé en  $\mu\text{g}$  :

— Collemboles . . . . .	50,	— Insectes . . . . .	1.200,
— Oribates . . . . .	48,	— Coléoptères . . . . .	1.000,
— Gamasides . . . . .	90,	— Myriapodes . . . . .	1.800,
— Uropodinsés . . . . .	38,	— Isopodes . . . . .	600,
— Prostigmates . . . . .	15,	— Aranéides . . . . .	500.

L'utilisation de ces valeurs moyennes donne une approximation de la biomasse du groupe. Rappelons, cependant, que les résultats ne seront utilisés que dans une optique comparative. De ce fait, malgré la possibilité que la faune d'un même groupe soit de taille très différente selon le biotope, nous espérons obtenir une confrontation valide. Il nous est possible d'opérer une importante vérification puisque, pour les Oribates, nous connaissons le poids et la densité spécifiques. On abordera ce point plus avant.

2. Etant donné l'incompatibilité, déjà soulignée, de comparer les biocénoses du cycle interne de la chênaie sur la base des valeurs absolues, on a transformé les valeurs de la biomasse en %. De cette manière, on peut tourner la difficulté en posant la question nous intéressant de la manière suivante : si la biomasse prélevée dans un biotope = 100 unités, quelle est la part de chaque groupe taxonomique ? La figure 53 donne une représentation de l'importance pondérale de chaque groupe selon le biotope. Remarquons au préalable que pour les biotopes L<sub>1</sub>, H<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>, L<sub>3</sub> et H<sub>3</sub> nous n'avons tenu compte que des prélèvements de juin et de septembre 1964, dates auxquelles les biotopes dépendant de la chênaie ont été également explorés.

Rappelons une des classifications écologiques des animaux du sol, largement utilisée, qui dissocie les organismes en fonction de leur taille (FENTON, 1947). Ainsi on distingue la microfaune (taille inférieure à 0,2 mm : Protozoaires, Nématodes...), la mésofaune (taille comprise entre 0,2 et 4 mm : principalement Acariens, Collemboles et Enchytraéides), la macrofaune (taille de 4 à 80 mm : Lombrics, Insectes, Myriapodes...) et la mégafaune (animaux dont la taille excède 80 mm). Seuls les animaux, et encore tous les groupes ne sont-ils pas représentés, appartenant à la méso- et à la macrofaune sont concernés par le présent travail.

La figure 53, donc, représente la répartition de la biomasse des groupes animaux au sein de chaque biotope. On remarquera que la mésofaune (Collemboles et Acariens) représente

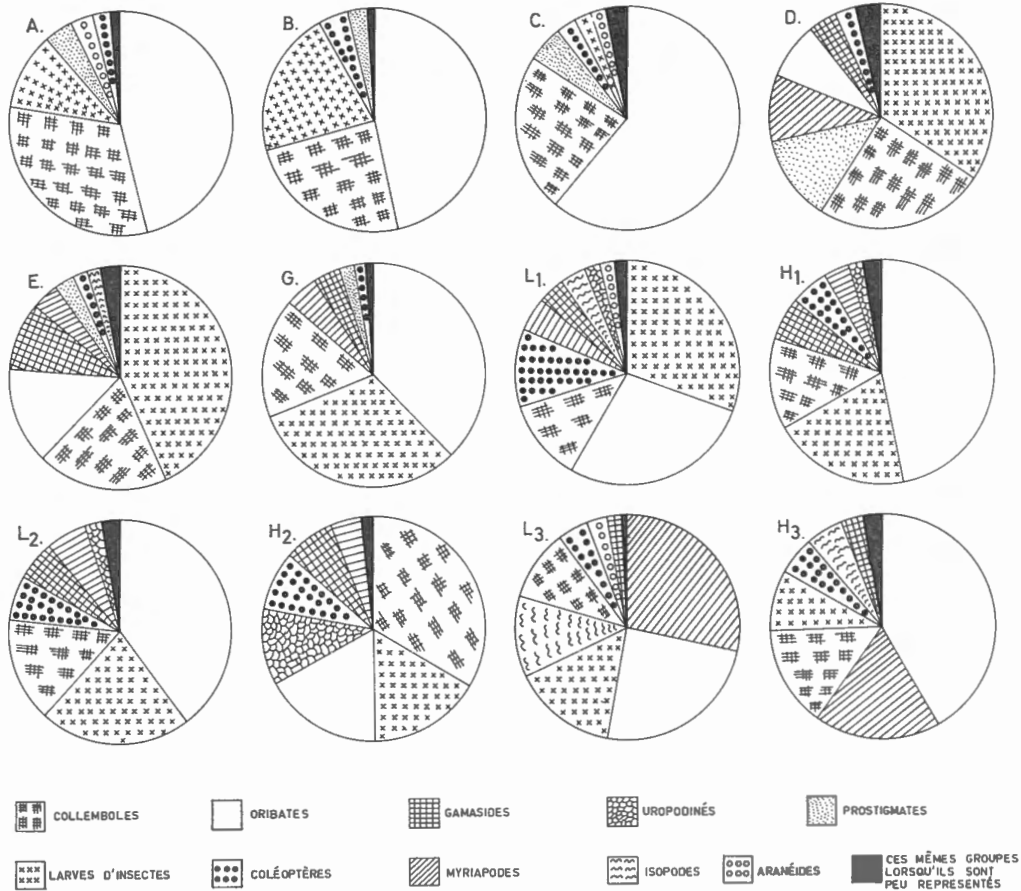


FIG. 53. — Répartition de la biomasse des différents groupes animaux selon le biotope.

plus des 3/4 de la biomasse dans les peuplements corticoles uniquement. Elle forme 2/3 environ de la masse vivante occupant les biotopes édaphiques (G, H<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, H<sub>2</sub> et H<sub>3</sub>) et à peine la moitié dans les peuplements lignicoles et la litière de la chênaie. Dans la litière de la peupleraie, par contre, c'est la macrofaune qui totalise presque les 2/3 de la biomasse. L'importance relative de la masse des Macroarthropodes augmente selon un ordre assez précis, semble-t-il : biotopes corticoles → biotopes hémiedaphiques → biotopes épiédaphiques. Les commentaires associés de cette séquence et à la position des litières de forêt ont déjà été formulés (1<sup>re</sup> partie, chap. III) : c'est au niveau épiédaphique que se réalisent les plus gros transferts d'énergie et l'activité faunique la plus intense.

L'analyse de la répartition de chaque groupe individuellement n'apporterait rien de neuf à notre propos; les principales conclusions ont été énoncées dans un précédent chapitre (1<sup>re</sup> partie, chap. III). Collembolés, Oribates et Coléoptères représentent toujours une part très importante de la matière vivante. Les valeurs absolues de la biomasse sont, nous l'avons souligné, impossibles à confronter. Il y a cependant une grandeur qui peut constituer un excellent critère de comparaison, à savoir le poids moyen d'un Arthropode selon le biotope. Cette notion représente une réalité quel que soit le nombre ou la dimension des unités de prélèvement. La biomasse totale divisée par le nombre d'animaux recensés dans les prélèvements de juin et de septembre 1964 donne dans l'ordre les valeurs moyennes qui figurent au

tableau 28. Ce sont les biocénoses épiédaphiques et les deux litières surtout (et c'est évident, compte tenu des premiers commentaires) dont la biomasse unitaire est la plus élevée; les peuplements corticoles hébergent des animaux dont le poids moyen est nettement moindre, tandis que les biocénoses hémiedaphiques forment un groupe intermédiaire. Les souches pourries (complexe saproxylique : D) s'écartent de la séquence proposée; rappelons que par ses caractéristiques ce biotope se singularise notablement (teneur en eau, composition chimique...). On se souviendra également que les Prostigmates (Acariens de très petite taille) y sont particulièrement abondants.

TABLEAU 28. — Poids moyen des Arthropodes, des individus et des espèces d'Oribates selon le biotope. Les poids sont exprimés en microgrammes ( $\mu\text{g}$ ).

Poids d'un Arthropode	Poids d'un Oribate	Poids d'une espèce d'Oribate
L <sub>3</sub> : 114	L <sub>3</sub> : 45	L <sub>1</sub> : 54
L <sub>1</sub> : 93	L <sub>1</sub> : 43	L <sub>3</sub> : 54
E : 89	E : 37	E : 52
L <sub>2</sub> : 78	G : 32	D : 51
H <sub>3</sub> : 74	B : 31	G : 49
G : 73	H <sub>3</sub> : 27	H <sub>3</sub> : 49
H <sub>1</sub> : 71	C : 21	H <sub>1</sub> : 48
H <sub>2</sub> : 68	D : 20	B : 47
B : 61	L <sub>2</sub> : 17	C : 45
A : 52	H <sub>1</sub> : 14	A : 31
C : 45	H <sub>2</sub> : 14	H <sub>2</sub> : 29
D : 42	A : 9	L <sub>2</sub> : 26

3. L'analyse qui précède complète assez bien les caractères essentiels de la faune arthropodienne tels que nous les avons tracés auparavant (1<sup>re</sup> partie, chap. III). En ce qui concerne les Oribates nous nous efforcerons, puisque la biomasse représente malgré tout une première approche énergétique de la communauté, de compléter les principaux traits caractérisant les synusies (voir chap. IV). Le tableau 28 montre, d'une part, à la première colonne les résultats déjà présentés (poids moyen d'un Arthropode) et, d'autre part, les données propres aux Oribates : poids moyen de l'individu et poids moyen spécifique. Qu'il y ait une nette corrélation entre le poids moyen individuel et le poids spécifique moyen des Oribates est évident : ce sont les biotopes qui hébergent les espèces les plus volumineuses dont la biomasse par individu sera la plus élevée, et inversement. Par contre, la corrélation, manifeste elle aussi ( $r_s=0,62$ ), entre le poids moyen des Arthropodes et celui des Oribates peut être critiquée en raison du fait qu'elle mesure la dépendance d'une partie avec un tout. Cependant, étant donné que la part de la biomasse due aux Oribates est très inégale (voir fig. 53) nous ne pensons pas que cette objection puisse se maintenir, d'autant plus que la corrélation entre le poids moyen des Oribates et celui des autres Arthropodes (Oribates non compris) atteint la

valeur de 0,58. Par conséquent, on peut admettre que, dans un biotope, il y a dépendance entre le poids moyen d'un groupe (les Oribates en l'occurrence) et le poids moyen des autres Arthropodes. Cette conclusion permet d'énoncer que si pour un groupe on est en présence d'une faunule de format élevé, il est vraisemblable que parmi les autres groupes taxonomiques ceux dont la taille est élevée seront relativement mieux représentés qu'ailleurs.

Le détail de la répartition de la biomasse au sein des Oribates peut nous éclairer sur certains aspects des synusies.

Ainsi, il apparaît nettement qu'un certain nombre d'espèces présumées caractéristiques au point de vue numérique ne le sont plus au point de vue pondéral, et inversement. La figure 54 montre le détail propre aux Oribates qui nous intéressent en raison de leur rôle d'espèce caractéristique ou indicatrice de certaines conditions de vie. Il est bien entendu que les espèces exclusives ou nettement électives restent caractéristiques des biocénoses même si leur importance relative change si on l'exprime en quantité de biomasse. On fera exception, cependant, pour les Oribates de petit format, qui, déjà faiblement représentés en densité relative numérique, n'interviennent plus dans la répartition de la densité relative pondérale. En conséquence, la figure 54 ne concerne que les espèces préférantes de taille appréciable, les unes ayant été désignées comme caractéristiques d'une biocénose, les autres d'un ensemble de communautés (voir le chapitre sur les Synusies à Oribates). On constate un certain nombre de faits dont il importe de souligner l'intérêt. La densité relative pondérale de *Zygoribatula exilis*, comme on l'a déjà signalé à propos de la densité relative numérique, décroît dans le sens même de l'insolation (sud-nord-mousses), mais de manière bien plus accentuée. Cette espèce reste cependant bien typique des biocénoses corticoles, tandis que *Licneremaeus licnophorus* caractérise surtout les écorces et troncs secs exposés au Sud. *Damaeus auritus*, *Phthiracarus globosus*, *Eniochthonius minutissimus*, *Nanhermannia nanus* et *Carabodes marginatus*, Oribates qui, en densité relative numérique, semblaient se localiser à un biotope, se répartissent moins nettement, ce qui confirme les réserves que nous avons formulées à propos de ces espèces. D'autre part, certaines espèces confirment, en l'accentuant, leurs préférences; *Xenillus tegeocranus* constitue un exemple typique. Dès lors, tenant compte de l'importante correction au jugement précédent grâce à l'analyse de la répartition de la biomasse au sein de chaque biotope, les Oribates caractérisant les différents milieux se présentent comme suit (espèces exclusives, électives et préférantes) :

- biotope A : *Licneremaeus licnophorus*;
- biotope B : *Oribatella calcarata*;
- biotope C : *Parachipteria punctata*, *Melanozetes mollicomus*, *Oppia unicarinata* et *Eremaeus silvestris*;
- biotope D : *Carabodes femoralis*, *Thyrisoma lanceolata*, *Xenillus tegeocranus* et *Phthiracarus* sp. A;
- biotope E : *Carabodes coriaceus*, *Hermanniella punctulata*, *Chamobates pusillus* et *Carabodes labyrinthicus*;
- biotope G : *Oppia nova* (?);
- biotope L<sub>1</sub> : *Chamobates cuspidatus*, *Oribatella quadricornuta* et *Achipteria coleoptrata*;
- biotope H<sub>1</sub> : *Ceratozetes gracilis*, *Rhysotritia duplicata*, *Oppia bicarinata*, *Eulohmannia ribagai*, *Nothrus silvestris* et *Autogneta willmanni*;
- biotopes corticoles (A, B, C) : *Zygoribatula exilis*;
- biotopes lignicoles (D, E) : *Oppia neerlandica*;
- biotopes hémiedaphiques (G, L<sub>1</sub>, H<sub>1</sub>) : *Euzetes globulus*, *Hypochothionius rufulus* et *Nothrus palustris*;
- biotopes épiédaphiques (D, E, G, L<sub>1</sub>, H<sub>1</sub>) : *Platynothrus peltifer*, *Damaeus onustus*, *Nanhermannia nanus* et *Phthiracarus piger*;
- couches holorganiques de surface (L<sub>1</sub>, H<sub>1</sub>) : *Eniochthonius minutissimus*, *Liacarus coracinus* et *Stegacarus striculus*.

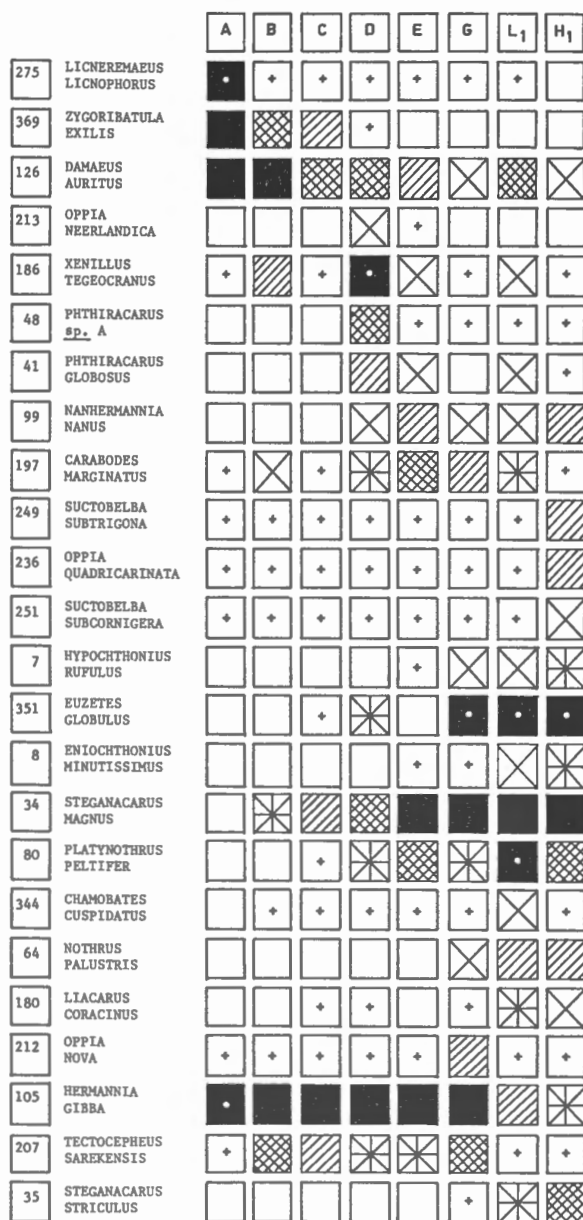


FIG. 54. — Répartition de la densité relative pondérale pour les espèces préférantes.

Enfin, une espèce seulement est bien représentée (à la fois en densité relative numérique et pondérale) dans tous les biotopes : *Hermannia gibba*, dont l'importance décroît dans le sens air-sol. Il en est de même, dans une moindre mesure, pour *Steganacarus magnus* (néanmoins absent dans le biotope A) dans le sens sol-air.

Il n'est pas inutile de rappeler que ce travail considère le cycle interne d'un seul écosystème. Nous estimons qu'un Oribate comme *Euzetes globulus (aterrimus)*, par exemple, appartient aux biotopes hémiedaphiques uniquement dans le cadre précis de ce cycle. On notera, entre autres, que cette espèce a déjà été signalée dans des biotopes halophiles (MONTEZ,

1889). Nous ne pouvons faire état, pour chaque espèce, des nombreuses notes signalant uniquement leur présence dans divers milieux. Rien que la faunule cavernicole comprend un grand nombre d'espèces d'Oribates (voir LERUTH, 1939; WILLMANN, 1935 et notre note de 1967) sans qu'il soit possible de préciser leur abondance. En l'absence de ce critère nous devons rejeter de telles informations qui intéressent d'autres types de problèmes.

4. Le tableau 29 présente les valeurs absolues de la biomasse pour les biocénoses où il est possible d'exprimer les résultats sous cette forme. Il importe cependant de rappeler qu'il s'agit d'une approximation, étant donné le mode de prélèvement et d'extraction des échantillons <sup>(1)</sup>, et l'attribution d'un poids moyen à chacun des groupes.

TABLEAU 29. — Biomasse (en gramme par m<sup>2</sup>) des principaux groupes d'Arthropodes occupant les six biotopes principaux.

	L <sub>1</sub>	H <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	H <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	H <sub>3</sub>
Collemboles ... ..	0,80	0,98	0,73	2,43	0,25	1,33
Oribates :						
Immatures .. ...	0,48	0,64	0,66	0,25	0,14	0,94
Adultes ... ..	0,79	1,72	0,52	0,44	0,33	1,21
Total ... ..	1,27	2,36	1,18	0,69	0,47	2,15
Gamasides ... ..	0,24	0,41	0,23	0,52	0,06	0,24
Uropodins ... ..	0,15	0,20	0,12	0,97	0,02	0,06
Prostigmates et autres Acariens .. ...	0,13	0,10	0,02	0,15	0,04	0,17
Insectes ... ..	2,64	1,87	1,48	1,92	0,51	1,15
Myriapodes ... ..	0,27	0,20	0,13	0,59	0,81	1,26
Isopodes .. ...	0,28	0,19	—	—	0,32	0,48
Aranéides ... ..	0,11	0,07	0,03	0,04	0,10	0,08
Total ... ..	7,26	8,74	5,10	8,00	3,05	9,07

Généralement, pour l'ensemble de la zoocénose, la biomasse est bien plus élevée en forêt qu'en prairie, même avec un nombre égal d'organismes (voir, par exemple, BYSOVA, 1964).

Les valeurs du tableau 29 ne donnent qu'une vue très fragmentaire de la masse vivante du sol. On peut raisonnablement, pour un sol brun forestier, estimer la biomasse animale à 150 g par m<sup>2</sup> environ (NEF, 1957; BACHELIER, 1963; DUVIGNEAUD et al., 1962; BERTHET, 1964a) parmi laquelle on distingue 100 g de Lombrics, 15 g de Nématodes et 10 g de Protozoaires. La faune dont il est question ici ne représenterait que 10 % environ de la biomasse animale; les Oribates, malgré leur nombre élevé et malgré un rôle très appréciable dans la décomposition des litières (BERTHET, 1964a), forment à peine 2 %. L'importance de ces Acariens se situe aussi sur un autre plan : catalyse microbienne (MACFADYEN, 1964), augmentation de la surface des

<sup>(1)</sup> Le prélèvement d'unités à volume constant offre le désavantage de recouvrir une surface variable selon l'état de décomposition de la litière.

feuilles mortes et formation de l'humus coprogène, différenciation biocénotique des peuplements (surtout grâce à leur grand nombre d'individus et d'espèces) et toutes autres implications écologiques (dynamique et équilibre biologique des sols, dégradations des lignines — voir SCHUSTER, 1956 —, etc.). Ces divers aspects synécologiques des populations d'Oribates sont trop importants pour être négligés; on y reviendra dans un prochain paragraphe.

Les résultats du tableau 29 correspondent bien aux données de la littérature (voir entre autres BACHELIER, 1963; JACKSON et RAW, 1966; BURGES et RAW, 1967). Il semble cependant que l'importance des Myriapodes soit considérablement sous-estimée (pour un sol forestier ils totalisent de 4 à 8 g au m<sup>2</sup>) en raison du mode d'extraction utilisé peu approprié à la macrofaune.

### 3. INFLUENCE DE LA TENEUR EN EAU DU SUBSTRAT SUR LES POPULATIONS D'ORIBATES.

Nous ne pouvons, avant d'aborder brièvement le présent sujet, que répéter les restrictions énoncées au premier chapitre de la première partie (description et conditions de vie des biotopes), à savoir la pauvreté des informations sur la mesure valable des facteurs abiotiques du milieu. De plus, les propriétés mêmes des couches holorganiques de surface, c'est-à-dire le pouvoir de tamponnement thermique et hydrique, l'homéostasie de l'habitat, interdisent, à l'échelle où nous nous situons, la recherche de l'hétérogénéité mésologique et l'analyse de ses effets sur la faunule. Une telle étude nécessite une planification expérimentale dont nous ne disposons pas. Nous ne pouvons, par conséquent, qu'aborder des cas particulièrement simples qui, sans être évidents, sont passibles d'apporter des informations sur l'écologie spécifique. Ainsi il apparaissait nettement du chapitre IV (Les synusies à Oribates) que les espèces caractéristiques des biocénoses corticales sont particulièrement eurythermes, les unes très xérophiles (*Licneremaeus licnophorus* et *Zygoribatula exilis*), les autres un peu moins (*Oribatella calcarata*, *Parachipteria punctata*, *Oppia unicarinata* et *Melanozetes mollicomus*, tandis que les Oribates cantonnés à la couche humifère passent pour relativement sténothermes et hygrophiles (*Oppia bicarinata*, *Rhysotritia duplicata*, *Eulohmannia ribagai*, etc.). D'autres évidences apparaissaient ainsi selon l'habitat préférentiel des espèces.

La seule mesure dont nous disposons, au niveau de l'unité d'échantillonnage, outre le dénombrement faunique, est la teneur en eau des matériaux organiques. Néanmoins, on se rappellera que la moyenne de la teneur en eau varie peu au cours de l'année. Il en est de même au niveau des prélèvements, les unités d'échantillonnage montrant, semble-t-il, des différences qui exigent des méthodes très perfectionnées pour mettre en évidence des effets sur la faune. Ainsi, en général, le coefficient de variation de la teneur en eau se situe autour de 10 % (de 5 à 13 %) en couche humifère où la teneur en eau moyenne varie peu d'un prélèvement à l'autre. En litière, par contre, la situation se présente différemment; la variabilité relative atteint le même ordre de grandeur lors des périodes d'hydratation mais non lors des périodes d'assèchement. Cette situation est normale : la couche supérieure est exposée à l'action desséchante du vent et de l'insolation. De cette manière, en litière de chênaie, on constate que la variance de la teneur en eau des échantillons est bien plus importante lorsque les feuilles semblent se déshydrater (tabl. 30). Quand la teneur en eau moyenne est élevée, à l'inverse, il semblerait qu'il y ait moins de différence entre les unités de prélèvement. En conséquence, nous avons décidé de nous intéresser aux seules séries de prélèvements où, pour la litière de la chênaie, la teneur en eau moyenne est inférieure à 50 %, à savoir le prélèvement n° 4 et le prélèvement n° 7, pour la litière de la prairie les prélèvements n° 23 et 31 (teneur en eau inférieure à 50 %



TABLEAU 30. — Variabilité de la teneur en eau de quelques prélèvements de la litière de chênaie (L<sub>1</sub>).

Prélèvement (25 unités)	Teneur en eau moyenne	Variance	C.V.
N° 4	44 %	194,0	31 %
N° 5	73 %	11,4	5 %
N° 6	63 %	44,3	9 %
N° 7	46 %	111,3	24 %
N° 8	67 %	13,2	6 %
N° 9	48 %	38,2	10 %
N° 10	70 %	13,8	5 %
N° 15	72 %	15,8	5 %
N° 16	55 %	119,9	19 %

également). Quant à la litière de la peupleraie, elle ne retiendra pas l'attention étant donné que l'effectif spécifique ne fait apparaître que deux ou trois espèces dont la densité est suffisamment élevée pour se prêter à l'analyse statistique.

La méthode utilisée est celle de la corrélation estimée entre la teneur en eau des unités et le logarithme du nombre d'individus. En supposant que pendant les périodes d'assèchement de la litière, et sous condition que les variations locales soient perceptibles par la faune, les individus d'une espèce sensible à la sécheresse, voire hygrophile, seront plus nombreux aux endroits les mieux hydratés. Il y aura alors corrélation positive entre les deux variables, soit que la population ait survécu aux endroits humides et soit partiellement morte aux endroits desséchés, soit que les individus se soient déplacés vers les lieux bien hydratés, soit la résultante des deux phénomènes.

Les résultats figurent au tableau 31 <sup>(1)</sup>. Les deux estimations concordent mal pour *Brachychthonius berlesei*, *Platynothrus peltifer*, *Metabelba papillipes* et *Oppia ornata*; il y a un accord satisfaisant pour les dix-sept autres espèces. Parmi ces dernières, *Hypochthonius rufulus*, *Eniochthonius minutissimus*, *Steganacarus magnus*, *Suctobelba subtrigona* et *Suctobelba subcornigera* réagissent positivement à l'état d'hydratation du substrat ( $r > 0,45$ ) : les zones bien hydratées sont nettement mieux peuplées que ne le sont les zones en voie de dessiccation. Précédemment, nous avons déjà relevé le fait pour *Eniochthonius minutissimus* (voir aussi FORD, 1937; MACFADYEN, 1954), *Hypochthonius rufulus*, *Suctobelba subtrigona* et *Steganacarus magnus* (LEBRUN, 1965a). Certains résultats ne se confirment pas; c'est le cas pour *Euzetes globulus*, *Oribatella quadricornuta*, *Chamobates cuspidatus* et *Oppia ornata*. Il est vrai, en toute objectivité, que les méthodes que nous avons alors utilisées sont trop globales.

<sup>(1)</sup> Calculs effectués en même temps que ceux des corrélations interspécifiques (voir chap. I de la 3<sup>e</sup> partie) sur IBM 360 du Centre de calcul de l'Université (Direction : Prof. J. MEINGUET).

TABLEAU 31. — Valeur de la corrélation entre la teneur en eau et le nombre d'individus (log.) des unités de prélèvement.

	L <sub>1</sub>		L <sub>2</sub>	
	n° 4	n° 7	n° 23	n° 31
7. <i>Hypochothonius rufulus</i> ... ..	0,48	0,32	—	—
8. <i>Eniochthonius minutissimus</i> .. ...	0,55	0,57	—	—
16. <i>Brachychthonius berlesei</i> .. ...	0,01	0,41	—	—
34. <i>Steganacarus magnus</i> ... ..	0,60	0,64	—	—
80. <i>Platynothrus peltifer</i> ... ..	0,16	0,51	—	—
136. <i>Metabelba papillipes</i> ... ..	—	—	0,47	0,06
207. <i>Tectocephus sarekensis</i> ... ..	—	—	0,00	—0,10
217. <i>Oppia ornata</i> ... ..	—0,26	0,40	—	—
223. <i>Oppia subpectinata</i> .. ...	—0,02	0,33	—	—
219. <i>Oppia fasciata</i> .. ...	—	—	0,22	0,02
224. <i>Oppia clavipectinata</i> ... ..	—	—	0,49	0,21
236. <i>Oppia quadricarinata</i> ... ..	—0,13	0,20	—	—
249. <i>Suctobelba subrigona</i> ... ..	0,54	0,72	—	—
251. <i>Suctobelba subcornigera</i> ... ..	0,33	0,62	—	—
301. <i>Oribatella quadricornuta</i> .. ...	0,05	0,08	—	—
323. <i>Trichoribates incisellus</i> ... ..	—	—	0,17	0,03
344. <i>Chamobates cuspidatus</i> ... ..	0,16	—0,17	—	—
351. <i>Euzetes globulus</i> ... ..	0,16	0,16	—	—
378. <i>Liebstadia similis</i> ... ..	—	—	0,21	0,36
380. <i>Liebstadia similis</i> var. A ... ..	—	—	0,03	0,44
383. <i>Scheloribates laevigatus</i> ... ..	—	—	0,26	0,13

## 4. RÔLE DE LA FAUNE.

Bien qu'aucune recherche expérimentale n'ait été entreprise sur ce sujet dans le cadre du présent travail, on ne peut passer sous silence un aspect aussi fondamental que le rôle des Arthropodes dans le milieu édaphique.

L'importance des Arthropodes du sol se situe, nous l'avons dit, sur plusieurs plans : fragmentation des matériaux organiques, « catalyse microbienne », dégradation chimique de chaînes carbonées, équilibre biologique des humus, diagnose des sols et différenciation biocénétique des peuplements.

La fragmentation des litières et son incorporation aux matériaux inorganiques est essentiellement due, on le sait, à l'action des Lombricides. Les recherches basées sur les techniques consistant à retenir des paquets de litière dans des filets de nylon (Bocock et al., 1960; Crossley et Høglund, 1962; Heath et al., 1964; Heath et Arnold, 1966, etc.) ont, bien

sûr, démontré l'importante action des Arthropodes, mais elles ont, d'autre part, accentué l'extraordinaire travail des Lombricides. La plupart des estimations sur ce point (voir NEF, 1957; БЕРТНЕТ, 1964a) démontrent que la litière de forêt doit passer plusieurs fois dans le tube digestif des animaux. Les Acariens et les Collembolés sont susceptibles de fragmenter eux-mêmes l'intégralité de la litière, indépendamment des Enchytraeïdes et de la macrofaune. Les Lombrics suffisent également à réaliser ce travail. Dès lors, un autre élément intervient dans la schématisation du rôle des Arthropodes dans les processus d'humification. Il s'agit de la considérable augmentation des surfaces attaquables par les micro-organismes. Selon NEF (1957) une aiguille de pin de 180 mm<sup>2</sup> déploie, après ingestion par la mésofaune, une surface totale de 1,8 m<sup>2</sup>, soit 1.000 fois plus. « Cette augmentation de surface est d'autant plus efficace qu'elle s'accomplit en même temps que le brassage de ces débris végétaux avec des micro-organismes nombreux et variés, et, dans certains cas, avec des éléments minéraux fins » (NEF, 1957).

Des travaux plus récents ont souligné une nouvelle orientation dans la signification et le rôle de la faune : son action comme « catalyseur de l'activité microbienne » (MACFADYEN, 1963b, 1964). Cette action s'exerce de trois manières. En ingérant les détritiques, et en les dispersant, les animaux facilitent la germination des spores, la propagation et le brassage des micro-organismes; les espèces mycophages éliminent les mycostases et les bactériostases avec, en conséquence, un rajeunissement sensible des populations. VAN DER DRIFT et WITKAMP (1959) ont ainsi montré que les micro-organismes en culture ont une activité bien plus importante lorsqu'on adjoint des petits Arthropodes; c'est au niveau des déjections de la mésofaune que les bactéries et champignons prolifèrent dans des proportions étonnantes. Selon GHILAROV (1963) cette propagation microbienne a pour effet d'accélérer de deux à cinq fois la vitesse de décomposition organique. Les travaux réalisés ou cités par NEF (1957), FÜHRER (1961) et KEVAN (1965) démontrent qu'il s'agit d'un véritable complexe micro-organismes — mésofaune dont l'action combinée oriente et aide l'humification. Plus récemment, WITKAMP et CROSSLEY (1966) ont prouvé expérimentalement que la diminution de la mésofaune a pour effet d'augmenter le nombre de micro-organismes sur les feuilles mortes mais de le diminuer dans l'humus et le sol et de ralentir appréciablement la décomposition organique. C'est ainsi que malgré une action au premier abord néfaste, puisqu'ils détruisent une partie des micro-organismes, les animaux favorisent considérablement l'activité microbienne. Dans cet ordre d'idées, qu'on peut nettement qualifier d'équilibre biologique des sols, les récentes observations de ROCKETT et WOODRING (1966b) laissent supposer que certains Oribates auraient également un rôle de régulateur des populations de Nématodes.

Du point de vue plus spécifiquement chimique, la mésofaune semble participer assez médiocrement à la dégradation des chaînes carbonées. Selon NIELSEN (1962), ils possèdent la plupart des enzymes nécessaires à hydrolyser les di- et trisaccharides. La dégradation des polysaccharides serait peu le fait des animaux édaphiques, qui seraient, dès lors, très inféodés aux micro-organismes. Telle serait la position actuelle, bien que certaines recherches ont souligné que, pourvus de cellulases, les animaux du sol (les Oribates, par exemple — voir GASDORF et GOODNIGHT, 1963) pourraient plus largement contribuer à la décomposition chimique des celluloses.

L'intime dépendance des micro-organismes et de la faunule, telle qu'elle est suggérée, semblerait se propager à d'autres fonctions que la nutrition. Selon VON TÖRNE (1967), en effet, la dynamique des populations d'animaux détriticoles est régie par les processus microbiens, à tel point que le taux de reproduction de certains Collembolés peut être expérimentalement altéré par modification de leur microflore intestinale.

Quant à l'importance des Arthropodes du sol en tant que matériel écologique et biocénétique elle est constamment évoquée dans le présent travail.

## TROISIÈME PARTIE

### Critères synthétiques des peuplements : Biocénotique.

#### AVERTISSEMENT.

La population est à la communauté ce qu'est l'individu à la population. La communauté, cependant, est une unité fonctionnelle à part entière qui possède, à l'instar de la population, un certain nombre de propriétés fondamentales (critères synthétiques). Nous partageons entièrement les vues de ODUM (1964) sur la manière dont il faut concevoir la communauté : « Some have suggested that the community be considered a sort of « super-organism », and its populations be considered the organs and organ systems of the super-organism. Although there are some similarities between communities and organisms in an abstract way, populations and communities are not actually put together in the same way that tissues and organs are put together to form the organism. Therefore, the super-organism concept is probably a useful analogy but not a true homology. Nevertheless, the important point to stress is that the population and community are real entities, even though one cannot usually pick them up and put them in the collecting kit as one would collect an organism. They are real things, because these group units have characteristics additional to the characteristics of the individuals composing them ».

Il est généralement admis que l'étude des communautés ressort de la biocénotique. Il est indispensable d'apporter un important correctif à cette conception. La biocénotique, en effet, groupe les problèmes écologiques propres à la biocénose, c'est-à-dire au complexe vivant occupant un biotope. Il est coutumier de limiter les études biocénotiques soit à la végétation phanérogamique, soit à la microflore, soit à une entité taxonomique animale (zooème). La biocénose est dès lors réduite à une part, représentative certes, mais qui ne reflète pas nécessairement les propriétés de l'ensemble.

Il est plus rigoureux, en conséquence, de parler de synécologie, c'est-à-dire de l'écologie des communautés représentées par un groupe taxonomique choisi à priori. Si le titre de ce Mémoire comporte malgré tout le terme de biocénotique, c'est qu'au-delà de l'intérêt local et restreint de nos recherches, nous espérons avoir touché à quelques caractéristiques de la biocénose. Un exemple parmi de nombreuses observations montre que la voie choisie n'est pas sans issue. La diversité spécifique (en bits par individu) des peuplements d'Oribates adultes des huit biotopes du cycle interne de la chênaie se présente comme suit :  $A=1,6$ ,  $B=3,1$ ,  $C=3,6$ ,  $D=3,9$ ,  $E=4,4$ ,  $G=3,7$ ,  $L_1=4,6$  et  $H_1=37$ . Si nous avons circonscrit les études à une entité taxonomique inférieure à l'ordre *Oribatei*, à savoir le sous-ordre *Oribatei inferiores*, la diversité spécifique se serait présentée de cette manière :  $A=0,84$ ,  $B=0,92$ ,  $C=0,97$ ,  $D=2,01$ ,  $E=2,46$ ,  $G=2,60$ ,  $L_1=3,25$ ,  $H_1=3,71$ . On retrouve une séquence sensiblement la même et telle que la diversité croît comme augmente l'appartenance avec le milieu édaphique.

Il importait d'émettre ces précisions avant d'aborder la partie synécologique de ce Mémoire. Une toute première approche de la communauté animale est la recherche des groupements spécifiques dont le mode de vie et l'écologie sont communs. Le réseau des relations interspécifiques tel qu'il est exposé au premier chapitre de cette partie, ambitionne de dégager la structure de la « communauté » d'Oribates par le biais d'une phase intermédiaire entre l'écologie des populations et celle des communautés.

Mais la communauté vivante, il est bon de le rappeler, ne se limite pas aux seuls Oribates. Aussi, le deuxième chapitre aborde un niveau plus synthétique déjà puisqu'il traite des relations entre les principaux groupes taxonomiques de la mésofaune rassemblés selon le critère du niveau trophique auquel ils appartiennent.

Enfin, les relations entre le nombre, l'abondance relative des espèces et le nombre d'individus de la communauté (la diversité spécifique) sont exposés au troisième chapitre.

## CHAPITRE PREMIER.

### AFFINITÉS SPÉCIFIQUES ET GROUPES RÉCURRENTS.

#### 1. PORTÉE DE LA QUESTION.

Les relations entre les espèces d'une même communauté s'inscrivent à la fois dans le cadre descriptif, explicatif et même fonctionnel de la synécologie. La description des faunes ne peut se borner à l'inventaire des espèces, même s'il tient compte de leur amplitude ou valence écologique (eurytopie et sténopathie) (BALOGH, 1958), de leur importance relative et des formes de vie (espèces indicatrices et adaptations aux conditions du milieu).

De même, postuler que toutes les populations font nécessairement partie de la communauté (unité biotique, unité fonctionnelle et unité énergétique) est loin d'être démontré, tandis que l'existence d'une communauté unique par habitat dépend fortement de l'échelle à laquelle on se place (communauté majeure ou mineure).

La communauté, par définition (MÖBIUS, 1877; ELTON, 1946; OOSTING, 1956; ODUM, 1962; MACFADYEN, 1963a,...), est composée d'espèces en interrelations. A défaut de pouvoir envisager intégralement un tel groupement d'espèces et d'individus, il est possible, comme c'est le cas dans ce travail, d'en étudier une fraction et de l'analyser partiellement à l'échelon d'un seul niveau trophique ou d'une entité taxonomique. Les relations susceptibles d'apparaître entre les populations dans un seul fragment de la communauté seraient probablement identiques quelle que soit la dimension de ce fragment. Aussi, bien que partiels, les résultats obtenus sont certainement valables. Inversement, si certaines populations ne manifestent aucune affinité au sein du fragment analysé, elles peuvent présenter des liens avec d'autres espèces, étrangères au groupe sélectionné. Malgré cette possibilité, cependant, leur importance au sein de la communauté est probablement réduite (sauf s'ils agissent comme facteurs perturbants).

De cette manière, on impose une sérieuse limitation à l'approche de l'écosystème (PHILLIPSON, 1966). En conséquence, il importe de ne pas le perdre de vue.

### 1° Affinités ou associations spécifiques.

Selon COLE (1957), on peut expliquer de quatre manières le fait que deux espèces paraissent « associées » :

1. les deux espèces exercent une attraction réciproque;
2. l'une « poursuit » l'autre;
3. l'une et l'autre sont attirées par une troisième (ou l'évitent);
4. l'une et l'autre recherchent le même « habitat » (ou l'évitent).

Cette énumération est suffisamment générale pour inclure tous les types de relations possibles entre deux espèces (symbiose, commensalisme, phorésie, parasitisme, etc.).

COLE (*loc. cit.*) précise encore qu'une trop grande hétérogénéité des prélèvements peut engendrer une association fictive (d'ordre géographique, dirions-nous) car elle se mesure à trop grande échelle. Cet obstacle peut s'annuler si l'on définit soigneusement l'unité prélevée et le niveau auquel on désire dégager les associations spécifiques (au sein d'un seul ou d'un vaste ensemble de biotopes).

Cet aspect de l'écologie peut s'envisager sur le plan autoécologique uniquement; dans ce cas il est utile de connaître les espèces qui offrent des relations avec la population étudiée (problème particulièrement intéressant lorsqu'il concerne des relations proies-prédateurs). Sur le plan synécologique, par contre, on s'efforcera de synthétiser toutes les associations observées dans la communauté dans le but de dégager des groupes récurrents et ultérieurement des groupements cénotiques. Une telle procédure constitue un premier pas dans la délimitation des communautés (voir FAGER, 1957; DAVIS, 1963).

### 2° Groupes récurrents.

Selon FAGER (1957), le groupe récurrent est celui qui satisfait aux exigences suivantes :

1. dans le groupe, l'affinité mesurée est significative au seuil 5 % pour toutes les paires d'espèces;
2. le groupe comprend le plus grand nombre possible d'espèces;
3. si plusieurs groupes ont le même nombre d'espèces, on en sélectionne le plus grand nombre possible sans qu'il y ait d'espèces en commun;
4. si deux ou plusieurs groupes comportent le même nombre d'espèces et qu'il apparaît des membres communs, on choisit celui qui s'observe le plus souvent dans les unités de prélèvements (sample units).

Les conditions 3 et 4 ne sont pas fondamentales dans la conception du groupe récurrent telle que l'imagine FAGER. Elles ne sont utiles que pour trancher entre plusieurs possibilités. La méthode que propose FAGER, on pourra s'en rendre compte ci-après, doit être nuancée sur cinq points. Le premier se rapporte au fait d'écarter les valeurs considérées comme non différentes de zéro (erreur de type II ou erreur  $\beta$ ). La puissance du test, rappelons-le, est en effet dépendante du nombre d'observations.

Le deuxième est que la méthode se veut trop synthétique et peut, dès lors, réunir deux groupes même s'il n'y a qu'une seule relation unissant une seule espèce de chacun de ces groupes. La troisième objection concerne la quatrième proposition énoncée par cet auteur lorsqu'il définit le groupe récurrent. Selon FAGER, en effet, il faut choisir à quel groupe une espèce doit se rattacher. On n'entrevoit donc nullement la possibilité qu'une espèce appartienne à deux groupes distincts entre lesquels elle ferait office de « charnière ». La bivalence de

l'espèce est pourtant bien évidente puisqu'il y a doute; s'en référer au détail des prélèvements n'est pas toujours acceptable car cette attitude accorde trop de confiance à la quantification de l'échantillon. Dans les cas douteux, une meilleure solution serait de recourir à l'analyse des espèces dans une optique plus biologique : on peut choisir à priori un certain nombre de critères écologiques déterminant le regroupement des espèces. Telle est en fait la quatrième critique : cette méthode est trop mécanique; nous préférons de loin, pour notre part, poser préalablement certains groupes hypothétiques selon un certain nombre de critères biologiques simples et vérifier s'ils se manifestent vraiment. A défaut de procéder de cette manière, on est amené à constituer des groupes d'espèces associées dont il faut essayer de comprendre la signification à posteriori, avec les risques que cela comporte. Le dernier défaut de la méthode de FAGER est qu'elle n'apporte rien de plus que le diagramme en treillis (SØRENSEN, 1948; MACFADYEN, 1954; KONTKANEN, 1957; FRANZ, 1963; LOUB, 1963, etc.), à la condition que cette dernière méthode soit appliquée correctement et qu'elle se base sur un indice d'affinité valable, ce qui semble, la plupart du temps, assez difficile (GISIN, 1963; MINDERMAN, 1963; PARKINSON, 1963). Dès lors, la méthode de FAGER offre le grand avantage d'éviter les erreurs dues à une trop grande précipitation dans l'interprétation. En fait, elle peut parfaitement convenir, en apportant les amendements appropriés, pour synthétiser le détail des groupes récurrents de la communauté. A ce titre, nous l'utiliserons comme étape intermédiaire dans l'analyse de nos résultats.

### 3° Aperçu des méthodes visant à quantifier l'association spécifique.

Ces méthodes sont multiples et ont été revues et discutées par de nombreux auteurs (COLE, 1949, 1957; GOODALL, 1953; DEBAUCHE, 1958, 1962; DAGNELIE, 1960; GREIG-SMITH, 1964; BONNET, 1964; SOUTHWOOD, 1966; CANCELA DA FONSECA, 1966). Toutes ces mesures de l'affinité spécifique sont quantitatives; les unes, cependant, se basent sur l'unique critère présence-absence et sont regroupées sous l'appellation générale de méthode du  $\chi^2$ . Les autres utilisent les données de comptage des individus présents dans les prélèvements. Parmi ces dernières, le coefficient de corrélation semble réunir le plus d'avantages et de sécurité. Les méthodes du chi-carré (tables de contingences principalement) impliquent deux difficultés. La première, à notre avis, est fondamentale : la valeur  $\chi^2$  est indéterminée dans le cas des espèces « ubiquistes » qui peuvent être associées avec d'autres dans certaines conditions. La deuxième objection est qu'on accorde la même importance à la présence d'une espèce qu'elle soit représentée par un seul ou par de nombreux individus.

La mesure de l'association spécifique peut se faire au moyen du coefficient de corrélation paramétrique de BRAVAIS-PEARSON (SNEDECOR, 1954) ou non paramétrique de SPEARMAN ( $r_s$ ) ou de KENDALL ( $\tau$ ) (SPEARMAN, 1904; KENDALL, 1962; GHENT, 1963). La corrélation paramétrique nécessite la transformation des données. Dans un travail récent, GÉRARD et BERTHET (1966) ont montré que la transformation logarithmique selon  $x = \log(u+1)$  appliquée à des données de comptage d'Oribates diminue appréciablement l'asymétrie et la « curtose » des distributions. Lorsque les densités sont faibles, cependant, l'efficacité de la transformation est insuffisante en raison de la trop grande fréquence de la classe zéro. Les tests de normalité démontrent, semble-t-il, que la transformation est efficace si les moyennes sont relativement élevées (2,5 par unité prélevée dans le cas, semblable au nôtre, relaté par ces deux auteurs). Pour d'autres problèmes de statistique paramétrique (comparaison de moyennes par test de t ou par analyse de variance entre autres), où l'homogénéité des variances s'avère indispensable, la transformation réduit appréciablement leur hétérogénéité sans pour autant engendrer une homogénéité au sens statistique. Les mêmes auteurs conseillent l'utilisation de la transformation logarithmique selon :

$$x = 0,5 [\log u + \log (u+1)] \text{ (THOMPSON, 1951).}$$

Cette transformation a l'avantage de « pondérer » les faibles valeurs (surtout de 0 à 10); on s'en convaincra par simple comparaison des tables de logarithmes dont il est question. Dans le cas des densités faibles, néanmoins, on ne parvient pas à normaliser la distribution observée (tronquée au point zéro) en raison de la trop grande fréquence de cette classe.

## 2. RECHERCHES PERSONNELLES.

### 1° Méthodes.

#### a) Mesure de l'association spécifique.

Les conclusions dégagées au paragraphe précédent ont donc amené à choisir le coefficient de corrélation de BRAVAIS-PEARSON (SNEDECOR, 1954) pour mesurer l'affinité spécifique. On rejette donc les méthodes du  $\chi^2$  surtout parce qu'elles conduisent rapidement à l'indétermination et parce que, dans notre cas, elles sont trop dépendantes de la dimension de l'unité de prélèvement. D'autre part, la transformation de variables impliquée par le classement en rang de la corrélation non paramétrique nous paraît constituer une dépréciation des données initiales. L'utilisation du coefficient de corrélation postule le respect des deux conditions suivantes :

- transformation des données de comptage selon  $x = [0,5 \log u + \log (u + 1)]$  (transformation de THOMPSON);
- rejet des données lorsque la moyenne est inférieure à deux individus par unité de 60 cm<sup>3</sup> ou lorsque la fréquence 0 est supérieure à 25 % (transformation inefficace).

Précisons encore que nous mesurons ainsi l'association spécifique à l'échelle d'unités d'échantillonnage de 30 à 50 cm<sup>2</sup>, surface déjà appréciable vu la petitesse des animaux étudiés. « La signification de la méthode des corrélations est claire : la distribution corrélative d'une espèce par rapport à une autre espèce ou par rapport à une certaine condition stationnelle dénote des affinités écologiques évidentes » (GISIN, 1951).

#### b) Matériel.

Nous avons voulu étudier les affinités spécifiques à plusieurs temps et dans plusieurs milieux. En vue de respecter les conditions imposées nous avons retenu 54 séries de 25 prélèvements correspondant aux 6 biotopes principaux (L<sub>1</sub>, H<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>, H<sub>3</sub>) expérimentés à plusieurs époques de l'année. L'époque et le lieu des séries de 25 unités de prélèvement et le nombre d'espèces sélectionnées à chacun d'eux figurent dans le tableau suivant (tabl. 32).

Cette étude synécologique repose sur un seul groupe animal : les Oribates à la stase adulte exclusivement. Le nombre des espèces entrant en ligne de compte, variable selon le milieu et l'époque, est de 43 au total. Idéalement, par conséquent, si l'on suppose que ces 43 espèces sont suffisamment représentées dans chaque biotope à toutes les époques envisagées, on disposera de 54 estimations de la corrélation unissant chacun des 903 couples possibles.

En fait, il n'en est évidemment rien; pour un couple d'espèces, le nombre maximum d'estimations observées est 28 et le minimum une seulement, puisque aucune population n'atteint une densité suffisante dans chaque milieu à tous les temps.

#### c) Définitions et hypothèses de travail.

Le but de cette analyse est de rechercher les espèces numériquement dépendantes. Pour en dégager les groupes récurrents, on posera comme exigence que cette dépendance se manifeste régulièrement dans le temps et dans l'espace.



TABLEAU 32. — Matériel choisi pour le calcul des corrélations interspécifiques.

	Chênaie				Prairie				Peupleraie			
	L <sub>1</sub>		H <sub>1</sub>		L <sub>2</sub>		H <sub>2</sub>		L <sub>3</sub>		H <sub>3</sub>	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Avril 1963 .. ...	1 (4)	16	10 (25)	19	20 (45)	8	32 (60)	9	—	—	46 (90)	15
Mai 1963 ... ..	2 (5)	15	11 (26)	19	21 (46)	9	33 (61)	8	44 (76)	10	47 (91)	15
Juin 1963 .. ...	3 (6)	16	12 (27)	19	22 (47)	9	34 (62)	8	—	—	48 (92)	15
Juillet 1963 ...	4 (7)	14	13 (28)	19	23 (48)	8	35 (63)	8	—	—	—	—
Août 1963 .. ...	5 (8)	14	14 (29)	19	24 (49)	8	36 (64)	9	45 (79)	10	49 (94)	15
Septembre 1963	6 (9)	15	15 (30)	19	25 (50)	9	37 (65)	9	—	—	50 (95)	14
Octobre 1963 ...	7 (10)	13	16 (31)	19	26 (51)	8	38 (66)	9	—	—	51 (96)	15
Novembre 1963 .	—	—	—	—	27 (52)	8	39 (67)	8	—	—	52 (97)	12
Janvier 1964 ...	—	—	—	—	28 (53)	8	40 (68)	7	—	—	—	—
Février 1964 ...	—	—	—	—	29 (54)	9	41 (69)	8	—	—	—	—
Mars 1964 .. ...	8 (15)	13	17 (36)	19	30 (55)	9	42 (70)	8	—	—	53 (100)	12
Avril 1964 .. ...	9 (16)	13	18 (37)	19	31 (56)	8	43 (71)	8	—	—	54 (101)	13
Mai 1964 ... ..	—	—	19 (38)	19	—	—	—	—	—	—	—	—

## Légendes :

A : Numéro de l'expérience (numéro du prélèvement).

B : Nombre d'espèces envisagées.

Par groupe récurrent, on entend un certain nombre d'espèces associées, cette liaison étant envisagée *in abstracto* quelle qu'en soit la cause. Dans un biotope, seules les espèces bien représentées peuvent faire partie du groupe. Selon notre optique, le groupe récurrent représente donc une entité taxonomique au niveau de la communauté. C'est un assemblage naturel comportant une unité écologique des espèces qui le composent. On admettra que l'ensemble de plusieurs groupes récurrents représentent la ou les communautés.

Dans le cas de la communauté des Oribates, il est bien évident que l'association est exclusivement écologique : ce sont les facteurs du milieu qui provoquent une réaction identique, laquelle entraîne un rapprochement de deux espèces attirées de la même façon.

On peut dès lors fixer, au préalable, certaines lignes de conduite qui vont nous permettre de mieux dégager les groupes.

— C'est au sein d'un groupe écologique défini que se manifeste le groupe récurrent. On suppose ainsi, que des associations positives se retrouveront d'après le critère de stratification (entre les espèces litiécoles, entre les espèces humicoles, selon le critère d'alimentation (entre les espèces macrophytophages, entre les espèces microphytophages et entre les espèces non spécialisées), selon le critère hydrique (entre les espèces hygrophiles ou entre les espèces xérophiles). L'ensemble de ces caractères pouvant interférer selon des combinaisons à 1, 2 ou 3 critères.

— On posera également comme critère supplémentaire (non valable à lui seul) la parenté des espèces au sein d'un même genre, voire de genres très voisins dans une même famille. A titre d'exemple, *Steganacarus magnus* et *Steganacarus striculus* n'ont de commun que l'appartenance générique, puisque l'un est litiéicole et l'autre pseudohumicole et que ni l'un ni l'autre ne montrent une semblable réaction au facteur hydrique ni un régime alimentaire commun (du moins à notre connaissance). Initialement donc, rien ne nous porte à supposer une relation entre ces deux espèces. Par contre, une association pourrait exister entre *Oppia nova* et *Oppia bicarinata*, toutes deux espèces humicoles dont l'alimentation est d'un type identique.

Selon les bases énoncées précédemment, les corrélations entre les groupes d'espèces ont été calculées à chacune des 54 expériences <sup>(1)</sup>. En principe, seuls les couples d'espèces pouvant présenter une dépendance numérique d'après les critères choisis ont été analysés de la manière suivante.

Soit  $N (=n_1 + n_2 + n_3)$  estimations de la corrélation unissant l'espèce A à l'espèce B, chaque  $n_i$  se rapportant à un biotope. Dans le cas présent les espèces A et B cohabitent en nombre suffisant pour permettre le calcul de la corrélation  $n_1$  fois dans le milieu 1,  $n_2$  fois dans le milieu 2 et  $n_3$  fois dans le milieu 3. Si les  $n_i$  estimations de la corrélation sont du même ordre de grandeur, on suppose qu'elles reflètent le même phénomène « d'association ». On obtient ainsi  $i\hat{\rho}_i$  correspondant aux  $i$  milieux et un  $\hat{\rho}$  général englobant tous les milieux et tous les temps <sup>(2)</sup>.

Voici un exemple concernant la corrélation entre *Quadroppia quadricarinata* et *Suctobelba subtrigona* (tabl. 33).

On remarquera que les deux moyennes des corrélations ne sont guère différentes entre la litière et l'humus de la chênaie; dans les mousses humifères de la peupleraie, par contre, l'association est nettement moins marquée (voir tabl. 33). Il serait illusoire d'espérer que dans des biotopes aussi différents l'intensité d'une association se marque de la même manière. Nonobstant, il est manifeste que globalement l'association existe dans les trois biotopes, quelle que soit l'époque de l'année, même si ce lien paraît s'atténuer dans certains habitats ou à certaines périodes (voir plus loin : reproductibilité des résultats).

Ajoutons que dans les cas douteux nous ferons usage du test d'homogénéité d'un ensemble de corrélations (RAO, 1952) comme exposé au chapitre II de la présente partie <sup>(3)</sup>.

## 2° Résultats.

### a) La litière de chênaie.

Afin de mieux dégager les groupes récurrents, on a utilisé la méthode graphique des polygones due à BONNET (1964). La figure 55 fait apparaître avec netteté trois groupes intimement liés. Le premier (groupe A) est composé de *Chamobates cuspidatus* (espèce n° 344), *Oribatella quadricornuta* (301) et *Carabodes marginatus* (197) et se soude étroitement à *Oppia ornata* (217) et *Platynothrhus peltifer* (80), espèces présentant elles-mêmes une forte affinité avec *Eniochthonius minutissimus* (8) et *Brachychthonius berlesei* (16). Ces quatre populations (formant un deuxième groupe, le groupe B) jouent véritablement le rôle de charnière entre

<sup>(1)</sup> Les opérations ont été effectuées par IBM 360, au Centre de Calcul de l'Université.

<sup>(2)</sup> Voir également le chapitre II.

<sup>(3)</sup> Très rarement, en réalité, car les interactions spécifiques et le nombre de degrés de liberté empêchent l'application systématique de ce test.

TABLEAU 33. — Association spécifique mesurée par la corrélation liant l'abondance de *Oppia quadricarinata* et *Suctobelba subtrigona*. Comparaison de trois biotopes.

Corrélation estimée en	Biotope 1 (L <sub>1</sub> )	Biotope 2 (H <sub>1</sub> )	Biotope 3 (H <sub>3</sub> )
Avril 1963 (1) ... ..	0,69	0,36	0,54
Mai 1963 ... ..	0,72	0,32	0,20
Juin 1963 ... ..	0,51	0,60	0,41
Juillet 1963 .. ...	0,52	0,57	—
Août 1963 ... ..	0,27	0,73	0,49
Septembre 1963 ... ..	0,72	0,40	0,15
Octobre 1963 ... ..	0,39	0,59	0,27
Novembre 1963 ... ..	—	—	0,28
Mars 1964 ... ..	0,46	0,64	0,42
Avril 1964 ... ..	0,72	0,20	0,41
Mai 1964 ... ..	—	0,64	—
Test d'homogénéité	Les 9 corrélations sont homogènes. $\chi^2_8=10,3$ ; $\hat{\rho}_1=0,58$ .	Les 10 corrélations sont homogènes. $\chi^2_9=11,4$ ; $\hat{\rho}_2=0,51$ .	Les 9 corrélations sont homogènes. $\chi^2_8=6,7$ ; $\hat{\rho}_3=0,37$ .
	Les 28 corrélations sont homogènes; $\chi^2_{27}=38,1$ . $\hat{\rho}$ général=0,48.		

(1) Pour chaque mois, l'échantillon est constitué de 25 unités de prélèvement.

le groupe A et celui que constituent *Suctobelba subtrigona* (249), *Suctobelba subcornigera* (251) et *Oppia quadricarinata* (236) (groupe C). On remarquera que sans l'ensemble formé par le quatuor central (groupe B), les deux trios d'espèces associées (le groupe A et le groupe B) seraient tout à fait individualisés. Plus encore, si l'on supprime la paire *Brachychthonius berlesei* (16)-*Eniochthonius minutissimus* (8), deux groupes tout à fait isolés se dégagent : *Oppia ornata* (217) et *Platynothrus peltifer* (80) se rattachant au groupe A, le groupe C restant en place. De même, par suppression du couple d'espèces *Oppia ornata* (217)-*Platynothrus peltifer* (80) l'ensemble A s'isole à nouveau du groupe C auquel se greffe la paire *Eniochthonius minutissimus* (8)-*Brachychthonius berlesei* (16).

Dans ces conditions, il est logique de considérer le groupe B comme formé en fait de deux charnières réunissant les groupes A et C, par ailleurs fort différents.

On remarquera que quelques espèces offrent des affinités avec d'autres Oribates. Ces associations isolées ont été figurées en dehors du polygone pour bien montrer leur caractère secondaire. Ces espèces n'interviennent pas dans les groupes récurrents de la communauté; on peut les considérer comme « satellites » des espèces hautement affines. Cette dépendance accessoire est le cas de *Liochthonius hystricinus* (13), *Euzetes globulus* (351), *Steganacarus magnus* (34), *Phthiracarus piger* (39) et *Oppia subpectinata* (223).

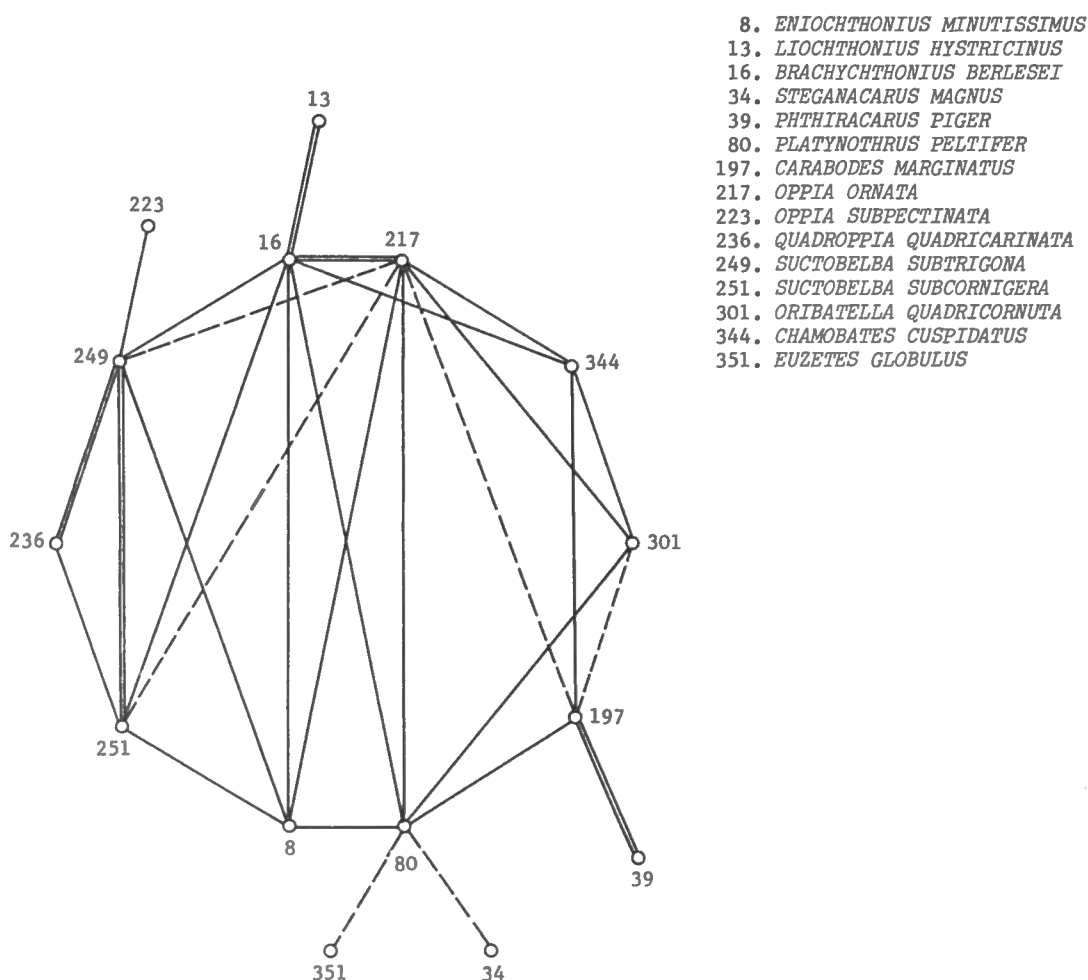


FIG. 55. — Représentation des affinités interspécifiques de la litière de chênaie.

## b) Humus de la chênaie.

La figure 56 comprend le détail des affinités spécifiques décelées entre les 22 espèces représentées dans la couche humifère de la chênaie. Une quarantaine de liaisons apparaissent de manière constante, l'ensemble des estimations étant homogène pour les 40 liens interspécifiques. Des affinités nombreuses et de valeurs très élevées se marquent entre les diverses espèces des genres *Suctobelba* et *Oppia*. Le groupe B que nous avons dégagé de l'examen des associations spécifiques en litière se manifeste également dans la couche humifère. Nous l'avons représenté hors du polygone afin d'alléger la figure. Le groupe C apparaît de nouveau, lui aussi, mais comme ensemble de transition puisqu'il se rattache étroitement à un groupement charnière formé par *Oppia nova* (212) et *Suctobelba trigona* (248), et à *Oppia bicarinata* (216). Cette dernière espèce sert de trait d'union entre le groupe fondamental de l'humus que nous désignerons par la lettre F [*Oppia quadricarinata* (236), *Suctobelba subtrigona* (249), *Suctobelba subcornigera* (251), *Oppia nova* (212), et *Suctobelba trigona* (248)] et deux espèces étroitement associées *Eulohmannia ribagai* (61) et *Autogneta willmanni* (237) avec lesquelles *Oppia bicarinata* (216) forme un noyau humicole. De même, *Oppia nova* (212), bien que faisant partie du groupe central de l'humus, participe cependant à la formation d'un second groupe caractéristique de l'humus avec *Nothrus silvestris* (67) et *Rhysotritia duplicata* (55).

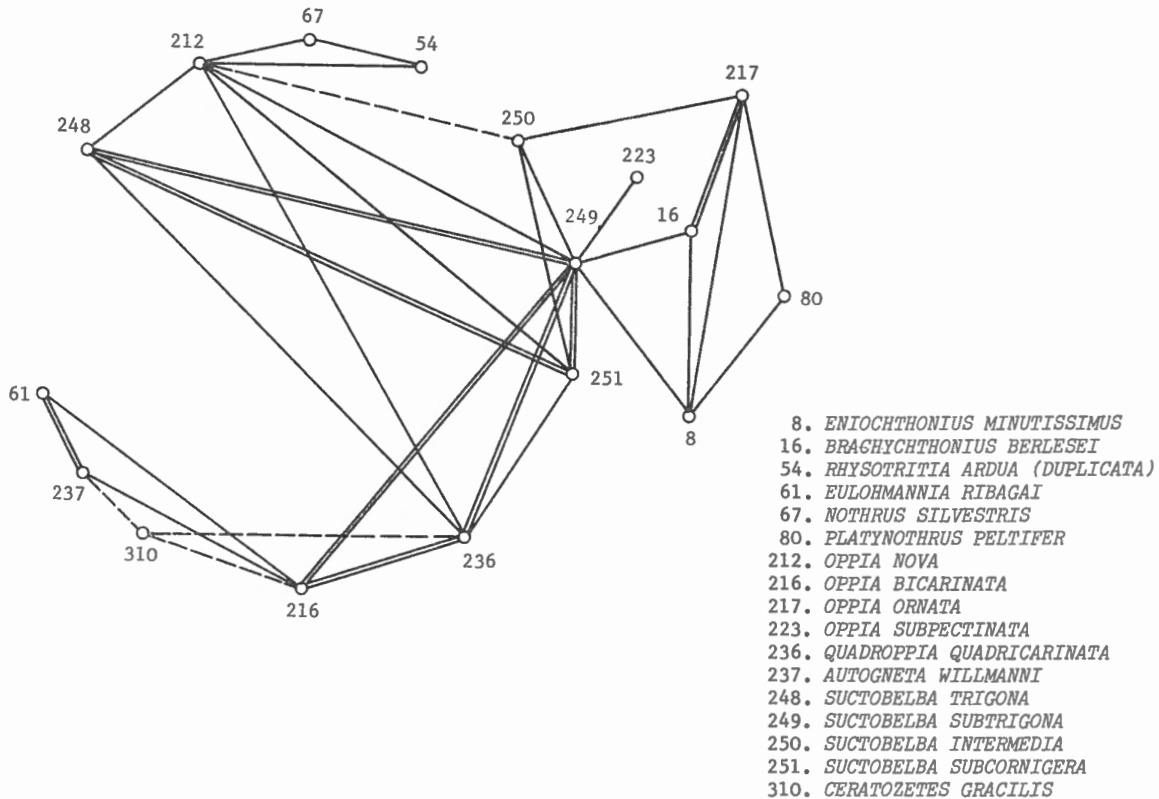


FIG. 56. — Représentation des affinités interspécifiques dans la couche humifère de la chênaie.

Trois espèces au moins [*Oppia nova* (212), *Oppia bicarinata* (216), et *Oppia quadricarinata* (236)] peuvent manifester une bi- ou multivalence selon leur appartenance à deux ou à plusieurs groupes différents. A titre d'exemple en effet, on remarquera que *Oppia bicarinata* (216) peut aussi bien former un groupe central avec *Oppia quadricarinata* (236) et *Suctobelba subtrigona* (249) et servir de point de départ à un groupe marginal avec *Eulohmannia ribagai* (61) et *Autogneta willmanni* (237).

Cette « plurivalence » caractérise les espèces que nous appellerons hautement affines. Pour la litière c'était le cas de *Oppia ornata* (217), *Platynothrus peltifer* (80), *Eniochthonius minutissimus* (8) et *Brachychthonius berlesei* (16). Dans la couche humifère, les cinq espèces du groupe que nous avons appelé fondamental (groupe F), auxquelles on peut adjoindre *Oppia bicarinata* (216) et *Suctobelba intermedia* (250), présentent les mêmes propriétés d'affinité élevée. *Ceratozetes gracilis* (310), également caractéristique de la couche humifère, manifeste en fait des affinités très faibles qui renforcent cependant l'unité du premier groupe humicole.

### c) Synthèse des affinités spécifiques de la chênaie.

Dans l'analyse des affinités spécifiques en litière et en humus, un certain nombre de groupements se retrouvent dans les deux habitats. Les 2 couches hébergent 10 espèces communes à densité suffisamment élevée pour permettre le calcul des corrélations interspécifiques. Pour ces 10 Oribates, lorsqu'une liaison apparaît dans une couche, elle se retrouve le plus souvent dans l'autre. Sur 13 liaisons décelées parmi ces 10 espèces communes, 10 se

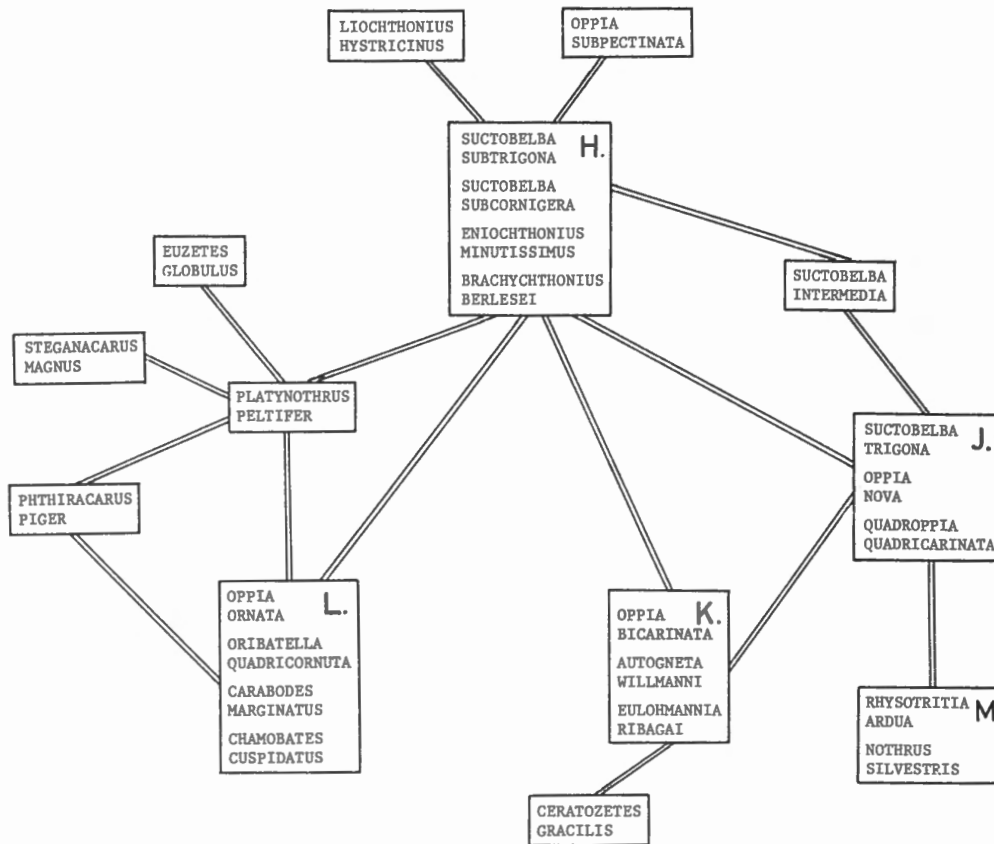


FIG. 57. — Synthèse des affinités spécifiques de la chèneaie montrant les divers groupes récurrents par application de la méthode de FAGER (1957).

manifestent dans les 2 strates (selon une intensité différente bien entendu). Il existe donc une information simultanée aux deux couches hologaniques de surface, de telle façon que pour dégager les groupes récurrents et la structure de la communauté, il est souhaitable de les réunir. La figure 57, établie par application de la méthode proposée par FAGER (1957), synthétise les relations qui apparaissent entre les espèces. On a donc superposé les résultats relatifs à la litière et à l'humus (fig. 57). La structure générale des relations spécifiques se dégage bien de cette représentation. Cinq groupes importants semblent s'individualiser parmi l'ensemble des Oribates :

- *Eniochthonius minutissimus* (8), *Brachychthonius berlesei* (16), *Suctobelba subtrigona* (249) et *Suctobelba subcornigera* (251) (groupe H);
- *Oppia quadricarinata* (236), *Suctobelba trigona* (248) et *Oppia bicarinata* (216) (groupe J);
- *Autogneta willmanni* (237), *Eulohmannia ribagai* (61), *Oppia bicarinata* (216) (groupe K);
- *Oppia ornata* (217), *Oribatella quadricornuta* (301), *Carabodes marginatus* (197) et *Chamobates cuspidatus* (344) (groupe L);
- *Oppia nova* (212), *Rhysotritia duplicata* (55) et *Nothrus silvestris* (67) (groupe M).

On y retrouve sensiblement le même assemblage que la méthode des polygones avait déjà dégagé. Les groupes humicoles et litiériques caractérisant les deux communautés (?) se présentent sous la même structure. Par suite de la réunion des deux couches hologaniques de

surface, le groupe central de la litière (groupe B) et l'ensemble fondamental de l'humus (groupe F) se subdivisent en laissant un groupe commun formé de quatre espèces (groupe H), et un regroupement de trois espèces (groupe J) tandis que d'une part *Oppia ornata* (217) rejoint le groupe litiéricole A (devenant le groupe L) et d'autre part *Platynothrus peltifer* (80) reste isolé bien qu'associé à de nombreuses autres espèces d'Oribates. On aura constaté ici le caractère plurivalent des espèces hautement affines, ces deux caractères étant immanquablement liés. Selon la représentation synthétique et assez rigide de FAGER, il n'est pas possible de faire entrer la même espèce dans deux groupes différents, ce qui a pour effet de supprimer les éléments de transition (chaînon) entre les groupes voisins. En outre, on risque d'isoler des espèces « clef » et de réunir deux groupes selon qu'ils ont indifféremment une, deux ou plusieurs affinités spécifiques entre eux. Il est assez inexact, enfin, de relier les espèces satellites à un groupe particulier, l'affinité n'existant qu'avec une seule espèce du groupe.

Prenant ces considérations comme base, nous avons combiné la méthode des polygones et celle de FAGER pour présenter une synthèse plus exhaustive de l'ensemble des relations interspécifiques. A la figure 58, chaque population est représentée par un rectangle, les liaisons étant figurées par un trait, unissant les rectangles (fig. 58).

Cette représentation offre de multiples avantages :

- L'appartenance de certaines espèces (hautement affines) à plusieurs groupes (plurivalence) et leur rôle de chaînon entre des groupes écologiquement très différents apparaissent avec netteté.
- On remarque mieux quelles sont les liaisons et espèces secondaires, à savoir celles qui, disparaissant, ne changent rien à la structure de la (ou des) communauté(s).
- Les différentes combinaisons pouvant amener la formation de groupes récurrents ressortent de manière satisfaisante sans devoir trancher selon un seul critère méthodologique.
- Enfin, cette représentation facilite une meilleure conception de l'espèce satellite (liaison unique) et de l'intensité des liens entre les groupes (liaison simple, double, multiple, ... selon le cas).

La structure de la communauté telle qu'elle apparaît à la figure 58 montre un évident parallélisme en litière comme en humus. Le groupe central composé de *Brachychthonius berlesii*, *Eniochthonius minutissimus*, *Suctobelba subtrigona* et *Suctobelba subcornigera* (groupe H) se réunit en litière, à une paire de transition formée par *Oppia ornata* et *Platynothrus peltifer* sur laquelle se greffe l'unique groupe litiéricole (groupe A). Dans la couche humifère, ce groupe central s'appuie sur trois espèces formant liaison (groupe J) qui engendre deux groupes récurrents propres à l'humus (groupe K et groupe M). Si, par contre, on souhaite envisager deux communautés distinctes, bien qu'intimement réunies, en subdivisant le groupe central de la chénaie (groupe H) on retrouve deux structures assez semblables. En litière apparaît le groupe A qui se rattache étroitement au « quatuor » déjà décelé (groupe B); en humus on remarque que les deux groupes humicoles K et M se réunissent intimement aux cinq espèces du groupe fondamental de l'humus (groupe F).

La position marginale de *Suctobelba intermedia* doit être nuancée : cette espèce se rattache, par suite d'une affinité naturelle, à *Suctobelba subtrigona* et *Suctobelba subcornigera*. Cependant, cet Oribate présente encore deux liaisons : l'une avec la « communauté » de la litière grâce à *Oppia ornata*, l'autre beaucoup plus variable <sup>(1)</sup> avec la « communauté » de

(1) On entend par là variable dans le temps. Malgré une moyenne assez élevée, les nombreuses estimations de la corrélation sont très différentes.

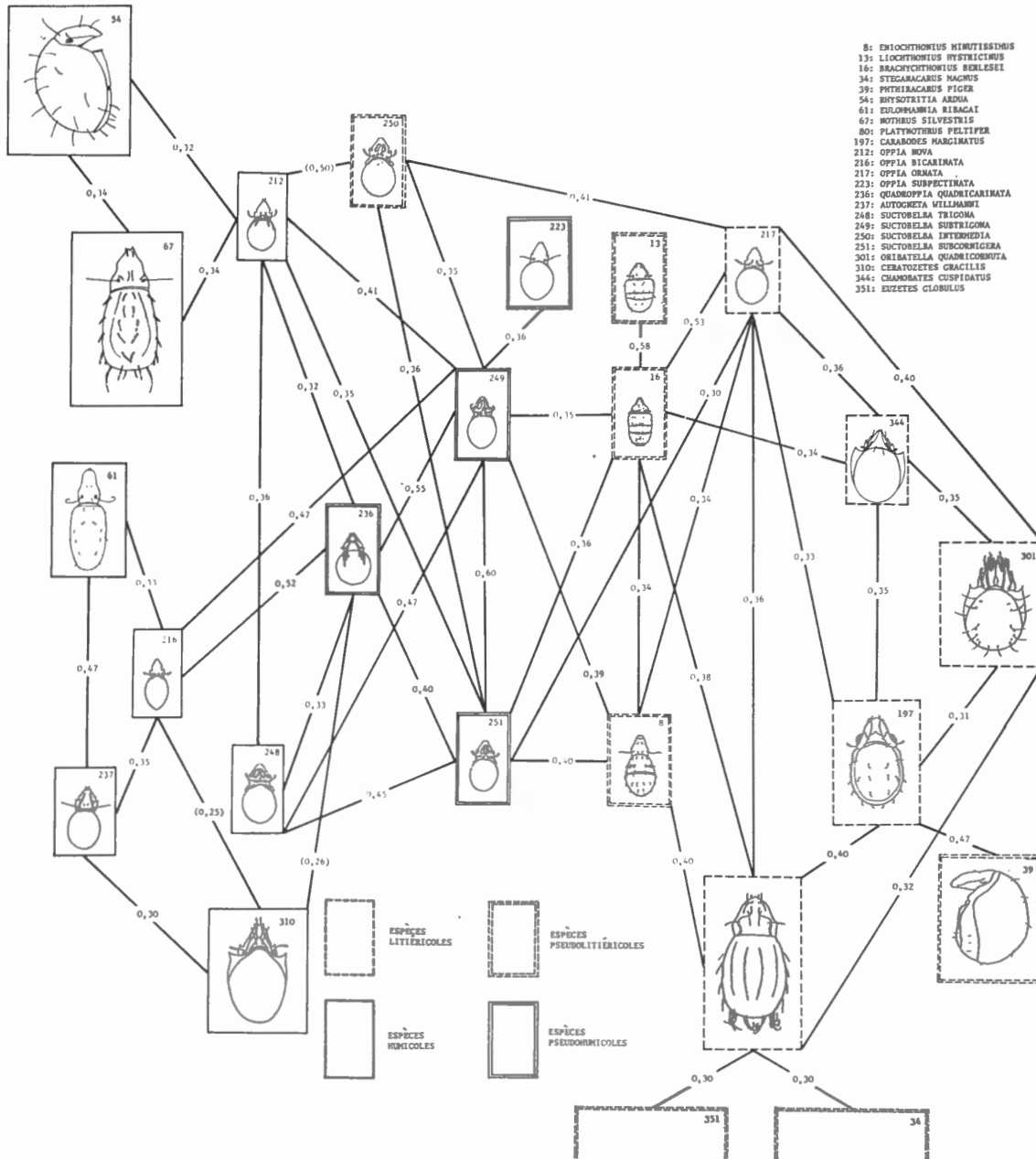


FIG. 58. — Structure de la communauté des Oribates de la chênaie par l'analyse des relations interspécifiques.

l'humus par l'intermédiaire de *Oppia nova*. Il apparaît là un lien supplémentaire entre les deux communautés mineures supposées; peut-être serait-il plus raisonnable dès lors de concevoir une seule communauté de premier ordre. On reviendra sur ce point lors de la discussion des résultats.

d) Affinités spécifiques dans la prairie.

La figure 59 est construite selon le même procédé que le schéma des affinités entre les Oribates de la chênaie. L'éventail spécifique étant le même, aussi bien dans la couche supérieure (fânes) que dans la couche minéralisée, les deux ensembles sont traités simultanément.



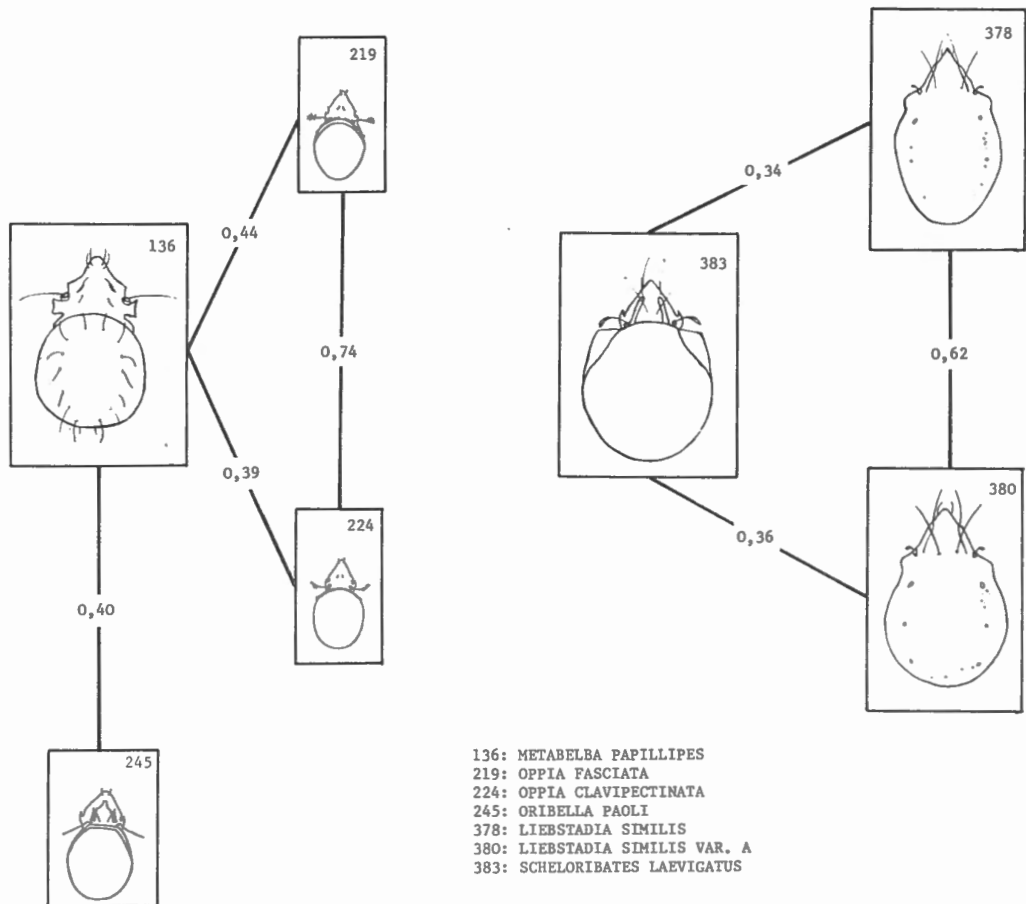


FIG. 59. — Structure de la communauté des Oribates de la prairie.

Deux groupes isolés se dégagent. L'un constitué de *Liebstadia similis* (378), *Liebstadia similis* var. A (380) et de *Schelorbates laevigatus* (383) répond bien à la physionomie de ce site; ce sont en effet trois espèces parmi les plus abondantes et représentant plus de 70 % de la biomasse des Oribates à l'écosystème.

Le second groupe [*Oppia fasciata* (219), *Oppia clavipectinata* (224) et *Metabelba papillipes* (136)] comprend également des espèces typiques de la prairie. Ces six espèces englobent presque l'intégralité du nombre d'Oribates (plus de 80%). Une seule espèce satellite : *Oribella paoli* (245), qui montre une liaison spécifique assez élevée avec *Metabelba papillipes* (136). La pauvreté de ce réseau d'affinités montre bien le caractère partiel de l'étude de la structure des communautés au moyen des affinités spécifiques par le biais d'un seul groupe animal. On pourrait croire, en effet, que ces deux groupes récurrents isolés reflètent deux communautés distinctes. Ce serait vrai, si ces Oribates étaient intégrés aux groupes fondamentaux. Or, vu l'abondance des Collemboles et des Uropodins dans la prairie, c'est vraisemblablement au sein de ces deux groupes taxonomiques que se situent les groupes centraux de la communauté des Microarthropodes de ce biotope. Les deux ensembles d'Oribates observés seraient marginaux et relativement accessoires.

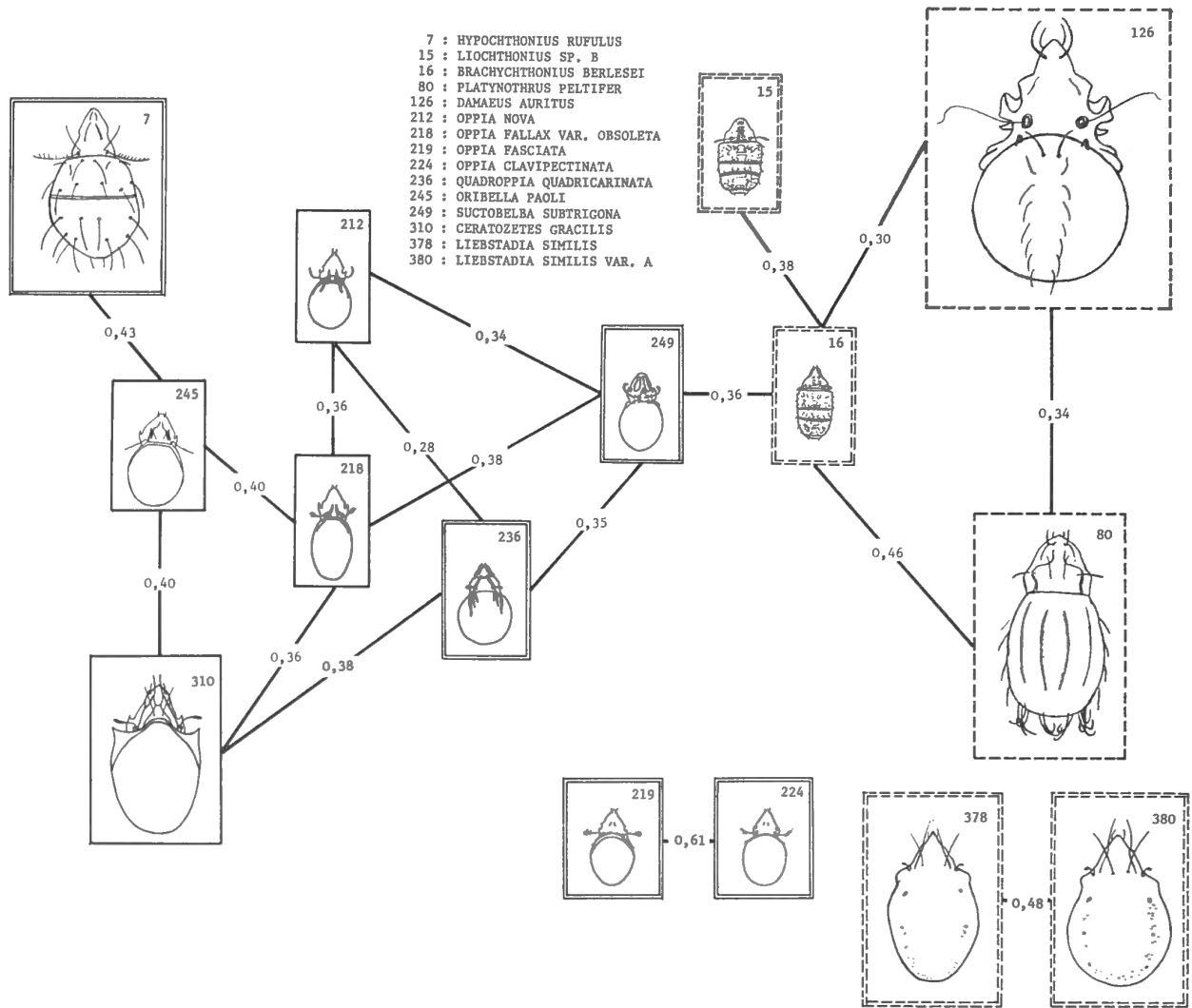


FIG. 60. — Structure de la communauté des Oribates dans la peupleraie.

## e) Affinités spécifiques dans la peupleraie.

Comme dans la prairie, l'éventail spécifique des Oribates atteignant une densité suffisante étant peu différent entre les deux couches, nous les avons étudiées ensemble. De plus, la majorité des espèces n'étant vraiment abondantes en litière que durant deux mois de l'année, ces deux recensements ont été inclus dans la série des dix autres se rapportant à la couche inférieure (mousses humifères).

La figure 60 montre la structure de la communauté des Oribates propres à ce biotope. Comme dans la chênaie, un groupe composé d'espèces litiécoles [*Damaeus auritus* (126) et *Platynothrus peltifer* (80)] communique avec un groupe humicole [*Oppia nova* (212), *Oppia fallax obsoleta* (218), *Oribella paoli* (245) et *Ceratozetes gracilis* (310)] par l'intermédiaire d'un groupe central composé de *Brachychthonius berlesei* (16) et *Suctobelba subtrigona* (249). On retrouve strictement la même séquence d'affinité que dans la chênaie : *Platynothrus peltifer* (80) → *Brachychthonius berlesei* (16) → *Suctobelba subtrigona* (249) → *Oppia quadricarinata* (236) → *Oppia nova* (212).

Toutefois, précisons-le dès à présent, l'intensité des relations de cette succession est nettement moins accentuée que dans la chênaie. La valeur de la corrélation moyenne entre *Oppia nova* et *Oppia quadricarinata*, par exemple, n'est que de 0,28 contre 0,35.

Il est étrange de constater que *Hypochothonius rufulus* (7), espèce commune dans la chênaie où elle ne présentait aucune affinité avec d'autres Oribates, semble être associée à *Oribella paoli* (245). Une affinité naturelle se manifeste entre *Liochthonius* sp. B (15) et *Brachychthonius berlesei* (16); on avait relevé une liaison identique dans la chênaie entre *Liochthonius hystericinus* (13) et *Brachychthonius berlesei* (16) encore.

On aura remarqué un certain parallélisme entre la position de *Ceratozetes gracilis* (310) en peupleraie et en chênaie. Bien que les relations interspécifiques de cet Oribate soient assez faibles dans la forêt, leur régularité et l'analogie de la situation de cette espèce dans les deux écosystèmes sont à souligner, en même temps que la double substitution entre *Oppia obsoleta* (218) et *Oppia bicarinata* (216) et entre *Oribella paoli* (245) et *Autogneta willmanni* (237). Ces Oribates ont entre eux des équivalences morphologiques et éthologiques indéniables. Cette étonnante convergence est peut-être fortuite.

On aura découvert que les couples *Oppia fasciata* (219) — *Oppia clavipectinata* (224) et *Liebstadia similis* (378) — *Liebstadia similis* var. A (380) se dégagent également; vu leur isolement, on peut supposer que ces espèces sont importées de la prairie et sont étrangères à la structure de la communauté de la peupleraie.

### 3° Discussion et conclusions.

#### a) Signification et interprétation.

Les causes déterminant l'association entre deux espèces sont à notre sens exclusivement de nature écologique. C'est par l'intermédiaire des conditions de vie de l'habitat que deux espèces tendent à se concentrer ou à fuir les mêmes endroits. Selon nos hypothèses, le groupe récurrent s'intègre dans un complexe écologique fondé sur des propriétés communes aux différentes espèces composantes. Ces propriétés sont de deux natures : microclimatiques et biotiques.

L'effet du microclimat semble assez évident; l'importance locale de l'hydratation, de l'hygrométrie, de la concentration en gaz est probablement déterminante sur la distribution des individus d'une espèce. Deux espèces très exigeantes cohabitent le plus souvent guidées par un tactisme semblable.

Les nombreux facteurs biotiques multiplient les possibilités de cooccurrence proportionnelles entre deux espèces; une alimentation de même type, des adaptations morphologiques et des formes biologiques homologues (« Lebensformen ») nous semblent des causes déterminantes.

Les influences locales se superposent aux facteurs microclimatiques et biotiques; un point particulier de l'habitat répond à des propriétés particulières. D'une manière plus globale, la localisation à une couche hologranique donne déjà de précieux renseignements sur la nature du mode de vie commun (voir les tabl. 21, 22 et 23).

Selon les critères posés comme hypothèses de travail (critère de stratification, d'alimentation, hydrique et générique), analysons à présent les groupes récurrents propres à chaque écosystème.

1. Dans la chênaie, le groupe A et la paire de liaison *Oppia ornata-Platynothrus peltifer*, dont nous avons déjà souligné le caractère litiéicole, comprend des espèces se caractérisant comme suit :

*Platynothrus peltifer* : espèce de la litière, macrophytophage

- Carabodes marginatus* : espèce de la litière, macrophytophage  
*Oribatella quadricornuta* : espèce de la litière, non spécialisée  
*Chamobates cuspidatus* : espèce de la litière, microphytophage  
*Oppia ornata* : espèce de la litière, microphytophage.

On pourrait dès lors distinguer deux groupes récurrents, propres à la litière, l'un macrophytophage (*Platynothrus peltifer*, *Carabodes marginatus* et *Oribatella quadricornuta*), l'autre, microphytophage (*Oppia ornata*, *Chamobates cuspidatus* et *Oribatella quadricornuta*), d'autant plus que la liaison entre *Carabodes marginatus* et *Oppia ornata* est peu accentuée ( $\hat{\rho}=0,33$ ); elle n'est que de 0,35 entre *Chamobates cuspidatus* et *Carabodes marginatus*.

*Oribatella quadricornuta*, on le voit, occupe par conséquent une place centrale dans ce modèle; cette situation trouve sans doute une cause dans des exigences alimentaires peu strictes.

Le groupe central de la chénaie (groupe H) offre des liaisons assez évidentes. Les quatre espèces qui le constituent sont microphytophages (nous le supposons en ce qui concerne *Brachychthonius berlesei*). Le couple *Eniochthonius minutissimus-Brachychthonius berlesei* est pseudolitiéicole; il se rattache aux groupes litiéicoles macrophytophage et microphytophage. Bien que de morphologie assez dissemblable, ces deux espèces sont taxonomiquement très proches. Leur petite taille (300  $\mu$  et 250  $\mu$ ) leur confère probablement des tendances éthologiques voisines.

Le couple *Suctobelba subtrigona-Suctobelba subcornigera* est plus étroitement associé; les caractéristiques de ces deux espèces sont intégralement communes. Toutes deux sont pseudohumicoles et présentent de fortes affinités avec les groupes propres à l'humus. L'une et l'autre ont un régime alimentaire commun (la structure des mandibules dans le genre *Suctobelba* est significative à cet égard!), une morphologie identique et même une égale tendance à se localiser aux endroits les plus humides du substrat. Cette dernière propriété est aussi l'apanage de *Eniochthonius minutissimus*.

Les affinités naturelles (génériques) se marquent également dans le groupe J incluant trois espèces de morphologie semblable, deux d'entre elles étant humicoles (*Oppia bicarinata* et *Suctobelba trigona*), deux autres appartenant au même genre *Oppia*, et toutes trois largement associées au couple *Suctobelba subtrigona-Suctobelba subcornigera*. Ce type d'affinité naturelle se marque nettement en ce qui concerne *Suctobelba intermedia* (espèce pseudolitiéicole). Cet Oribate est en effet lié à *Suctobelba subtrigona* et *Suctobelba subcornigera* (pseudohumicoles) mais non avec *Suctobelba trigona*, espèces franchement humicoles. De même, *Suctobelba intermedia* n'est rattaché au groupe de la litière que par l'intermédiaire de *Oppia ornata*, seule espèce litiéicole avec laquelle elle présente des affinités naturelles d'ordre taxinomique.

Les trois espèces du groupe M ont en commun le fait d'être humicoles. Il serait plus conforme à la réalité de considérer *Oppia nova* comme espèce chaînon, unissant le groupe composé des *Oppia* et *Suctobelba* au couple *Rhysotritia duplicata-Nothrus silvestris*. Ces deux dernières espèces, en effet, ont en commun deux caractères surprenants pour la couche humifère, à savoir le régime alimentaire macrophytophage et une taille élevée (600  $\mu$  environ).

Par opposition, le groupe humicole K est composé d'espèces microphytophages (nous supposons que tel est le régime alimentaire de *Eulohmannia ribagai*). L'affinité la plus élevée affecte *Autogneta willmanni* et *Eulohmannia ribagai*, deux types morphologiques bien différents cependant. Ces deux espèces sont, avec *Ceratozetes gracilis*, les plus localisées à l'humus parmi l'éventail des Oribates recensés. Il n'est donc pas étonnant de les retrouver étroitement associées dans un même groupe.

2. Dans la prairie, deux groupes récurrents seulement apparaissent : on a déjà souligné le fait que les Oribates ne constituent qu'une faible fraction de la faune de cet écosystème. Les deux groupes reposent sur des affinités naturelles et surtout morphologiques.

Le groupe composé de *Liebstadia similis*-*Liebstadia similis* var. A et de *Schelorbites laevigatus* offre en commun les traits suivants :

- morphologie du même type et dimension semblable (caractère particulièrement démonstratif aux stases nymphales, voir HAARLØV, 1957);
- affinité systématique étroite;
- aplatissement dorso-ventral indiquant un mode de vie analogue;
- régime alimentaire probablement microphytophage.

L'ensemble formé par le deuxième groupe apparaît moins justifié : le régime alimentaire microphytophage est le seul caractère commun, outre l'affinité générique et morphologique des deux *Oppia*. On remarquera d'ailleurs que leurs affinités avec *Metabelba papillipes* sont élevées malgré l'absence de caractères analogues. La même remarque vaut pour *Oribella paoli*, espèce « satellite » de *Metabelba papillipes*.

3. Les justifications de la structure observée dans l'écosystème peupleraie sont du même ordre que celles de la chênaie. Les affinités génériques, morphologiques, alimentaires et la localisation à une strate particulière des couches holorganiques de surface se retrouvent de façon identique.

En voici le détail :

— Localisation à une strate :

le groupe *Platynothrus peltifer*-*Damaeus auritus* (avec *Brachychthonius berlesei* dans une moindre mesure),

*Oppia nova*-*Oppia fallax* var. *obsoleta*,

*Ceratozetes gracilis*-*Oribella paoli*-*Oppia fallax* *obsoleta*.

— Affinité naturelle et morphologique :

*Oppia quadricarinata*-*Suctobelba subtrigona*,

*Oppia nova*-*Oppia fallax* *obsoleta*,

*Oribella paoli*-*Oppia fallax* *obsoleta*,

*Oppia nova*-*Suctobelba subtrigona*.

— Régime alimentaire :

*Brachychthonius berlesei*-*Suctobelba subtrigona*,

*Brachychthonius berlesei*-*Damaeus auritus*,

*Oppia*-*Suctobelba*-*Oribella paoli*,

*Oppia fallax* *obsoleta*-*Ceratozetes gracilis*-*Oribella paoli*.

Rappelons que dans cet écosystème, on constate la présence de certains fragments de groupes déjà reconnus dans la chênaie ou dans la prairie. On admettra que si les couples *Oppia fasciata*-*Oppia clavipectinata* et *Liebstadia similis*-*Liebstadia similis* var. A sont des reliquats <sup>(1)</sup> (et par là on entend des espèces qui se sont maintenues malgré la perturbation du

<sup>(1)</sup> Ce qui n'exclut pas nécessairement une importation directe, constante, due à l'effet de bordure résultant de la proximité des placeaux.

biotope) de l'ancienne prairie antérieure à la plantation, la séquence partant de *Platynothrus* et arrivant à *Oppia nova* résulte d'une néoformation tendant vers une structure analogue à celle de la forêt mésophile à humus doux.

b) Reproductibilité des résultats.

En commençant cette analyse des associations spécifiques, nous avons postulé que si une liaison quelconque apparaît constamment dans le temps entre deux espèces d'un même biotope, ce lien doit, s'il correspond à une réalité, se retrouver quel que soit l'habitat. Bien entendu, l'intensité même de la liaison est fortement dépendante du milieu où cohabitent les espèces, partant de l'intensité des facteurs déterminant la relation.

Le tableau 34 représente l'estimation de  $\rho$  unissant le nombre d'individus de deux espèces présentes dans deux milieux simultanément au moins. On remarquera que dans la majorité des cas, l'accord entre les différents milieux est excellent. Soulignons immédiatement des divergences selon le biotope. Trois couples d'espèces présentent une liaison différente dans deux habitats contigus ( $L_1$  et  $H_1$ ) : *Eniochthonius minutissimus*-*Suctobelba subtrigona* (0,39 et 0,19), *Oppia ornata*-*Suctobelba subtrigona* (0,34 et 0,16) et *Oppia ornata*-*Suctobelba subcornigera* (0,38 et 0,23). Pour ces trois liaisons, une valeur élevée apparaît dans la litière uniquement. Seul un commun besoin d'une atmosphère saturée d'eau semble régir l'association *Eniochthonius minutissimus*-*Suctobelba subtrigona*. Selon les raisons que nous avons exposées précédemment (voir le chap. V de la 2<sup>e</sup> partie), il est normal, par conséquent, que la relation entre ces deux espèces ne se manifeste qu'en litière.

N'apparaissent qu'en litière également les liaisons *Oppia ornata*-*Suctobelba subtrigona* et *Oppia ornata*-*Suctobelba subcornigera*, couples peu importants dans la structure de la communauté d'Oribates telle que nous l'avons proposée. Malgré leurs différences, l'ensemble des 19 corrélations (9 en provenance de la litière et 10 en provenance de l'humus) ne semble pas hétérogène et la corrélation moyenne peu élevée ( $\hat{\rho}=0,25$  dans le premier cas et 0,31 dans le second). Le caractère secondaire de ces liaisons modifie peu la structure de la communauté; elles sont le reflet de l'affinité naturelle de ces trois espèces.

Il ressort bien de ces constatations que la liaison de la communauté de la litière avec celle de l'humus repose plus sur une option que sur des faits. Pour notre part, nous préférons bien davantage envisager deux communautés présentant des affinités spécifiques identiques. Nous avons maintes fois discuté des différences fondamentales entre les deux couches holorganiques de surface, tant sur le plan mésologique (1<sup>re</sup> partie, chap. I) que sur le plan faunique (1<sup>re</sup> partie, chap. III, 2<sup>e</sup> partie, chap. I et IV) (1964b, 1965a).

L'examen plus approfondi du tableau 34 dénote une observation assez importante : pour un quelconque couple d'espèces, la valeur de la corrélation moyenne dans un des trois écosystèmes est presque toujours plus élevée en litière qu'en humus. Ce fait, à notre sens, semble confirmer que l'association spécifique est principalement d'ordre écologique. Les propriétés de tamponnement des couches profondes, en effet, égalisent et homogénéisent les effets des facteurs écologiques. L'amplitude des variations d'un facteur donné sera par voie de conséquence plus grande dans la couche supérieure. On se rappellera sous ce rapport le simple effet de dessiccation des matériaux due à l'évaporation qui tend à s'annuler dans l'humus. Il est même possible, de plus, que la distribution spatiale soit nettement plus agrégative dans la litière où se manifestera plus nettement la superposition proportionnelle des zones de densité de deux espèces associées par un même facteur écoclimatique. La régularité de l'observation, selon laquelle l'intensité des liens interspécifiques s'exprime davantage en litière, semblerait justifier ces présomptions.

TABLEAU 34. — Reproductibilité des résultats selon le biotope.

Corrélation moyenne entre le nombre d'individus des couples d'espèces	L <sub>1</sub>	H <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	H <sub>2</sub>	H <sub>3</sub>
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Eniochthonius minutissimus</i> . ...	0,13	—0,02	—	—	—
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Brachychthonius berlesesi</i> ... ..	—0,01	—	—	—	0,02
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Steganacarus magnus</i> ... ..	0,14	0,12	—	—	—
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Tectocephus sarekensis</i> . ... ..	—	0,24	—	—	0,07
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Oppia nova</i> ... ..	—	0,05	—	—	0,08
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Oppia subpectinata</i> ... ..	0,03	—0,15	—	—	—
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Quadroppia quadricarinata</i> .. ..	0,08	0,07	—	—	—0,11
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Suctobelba subtrigona</i> ... ..	0,09	—0,07	—	—	0,15
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Suctobelba subcornigera</i> . ... ..	0,19	—0,09	—	—	—
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Achipteria coleoptrata</i> ... ..	0,19	—	—	—	0,16
<i>Hypochthonius rufulus</i> / <i>Ceratozetes gracilis</i> . ... ..	—	—0,04	—	—	0,08
<i>Eniochthonius minutissimus</i> / <i>Steganacarus magnus</i> ... ..	0,24	0,24	—	—	—
<i>Eniochthonius minutissimus</i> / <i>Oppia ornata</i> . ... ..	0,35	0,32	—	—	—
<i>Eniochthonius minutissimus</i> / <i>Oppia subpectinata</i> ... ..	0,13	0,00	—	—	—
<i>Eniochthonius minutissimus</i> / <i>Quadroppia quadricarinata</i> ...	0,24	0,17	—	—	—
<i>Eniochthonius minutissimus</i> / <i>Suctobelba subtrigona</i> ... ..	0,39	0,09	—	—	—
<i>Brachychthonius berlesesi</i> / <i>Quadroppia quadricarinata</i> ...	0,20	—	—	—	0,01
<i>Brachychthonius berlesesi</i> / <i>Suctobelba subtrigona</i> .. ..	0,35	—	—	—	0,30
<i>Brachychthonius berlesesi</i> / <i>Achipteria coleoptrata</i> . ... ..	—0,12	—	—	—	0,13
<i>Steganacarus magnus</i> / <i>Oppia ornata</i> ... ..	0,13	0,19	—	—	—
<i>Steganacarus magnus</i> / <i>Oppia subpectinata</i> .. ..	—0,10	—0,04	—	—	—
<i>Steganacarus magnus</i> / <i>Quadroppia quadricarinata</i> ... ..	0,02	—0,02	—	—	—
<i>Steganacarus magnus</i> / <i>Suctobelba subtrigona</i> ... ..	0,17	0,02	—	—	—
<i>Steganacarus magnus</i> / <i>Suctobelba subcornigera</i> ... ..	0,15	0,11	—	—	—
<i>Metabelba papillipes</i> / <i>Oppia fasciata</i> ... ..	—	—	0,54	0,31	—
<i>Metabelba papillipes</i> / <i>Oppia clavipectinata</i> .. ..	—	—	0,49	0,32	—
<i>Tectocephus sarekensis</i> / <i>Oppia nova</i> ... ..	—	0,21	—	—	0,20
<i>Tectocephus sarekensis</i> / <i>Oppia fasciata</i> ... ..	—	—	0,19	0,21	0,15
<i>Tectocephus sarekensis</i> / <i>Oppia clavipectinata</i> ... ..	—	—	0,16	0,16	0,15
<i>Tectocephus sarekensis</i> / <i>Quadroppia quadricarinata</i> .. ..	—	0,27	—	—	0,16
<i>Tectocephus sarekensis</i> / <i>Oribella paoli</i> . ... ..	—	—	—	0,05	—0,06
<i>Tectocephus sarekensis</i> / <i>Suctobelba subtrigona</i> ... ..	—	0,03	—	—	0,08
<i>Tectocephus sarekensis</i> / <i>Ceratozetes gracilis</i> ... ..	—	—0,11	—	—	0,10
<i>Oppia nova</i> / <i>Suctobelba subtrigona</i> ... ..	—	0,40	—	—	0,30
<i>Oppia nova</i> / <i>Ceratozetes gracilis</i> ... ..	—	0,12	—	—	0,05
<i>Oppia ornata</i> / <i>Oppia subpectinata</i> ... ..	0,20	0,12	—	—	—

TABLEAU 34 (suite).

Corrélation moyenne entre le nombre d'individus des couples d'espèces	L <sub>1</sub>	H <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	H <sub>2</sub>	H <sub>3</sub>
<i>Oppia ornata</i> / <i>Quadroppia quadricarinata</i> .. ...	0,25	0,29	—	—	—
<i>Oppia ornata</i> / <i>Suctobelba subtrigona</i> ... ..	0,34	0,16	—	—	—
<i>Oppia ornata</i> / <i>Suctobelba subcornigera</i> . ...	0,38	0,23	—	—	—
<i>Oppia fasciata</i> / <i>Oppia clavipectinata</i> ... ..	—	—	0,70	0,58	0,61
<i>Oppia fasciata</i> / <i>Oribella paoli</i> ... ..	—	—	—	0,12	—0,01
<i>Oppia subpectinata</i> / <i>Suctobelba subtrigona</i> ..	0,39	0,32	—	—	—
<i>Oppia subpectinata</i> / <i>Suctobelba subcornigera</i> ...	0,26	0,20	—	—	—
<i>Quadroppia quadricarinata</i> / <i>Suctobelba subtrigona</i> ...	0,58	0,51	—	—	0,37
<i>Quadroppia quadricarinata</i> / <i>Suctobelba subcornigera</i> ..	0,45	0,34	—	—	—
<i>Quadroppia quadricarinata</i> / <i>Ceratozetes gracilis</i> ..	—	0,25	—	—	0,38
<i>Suctobelba subtrigona</i> / <i>Suctobelba subcornigera</i> ...	0,65	0,56	—	—	—
<i>Suctobelba subtrigona</i> / <i>Achipteria coleoprata</i> ...	—0,09	—	—	—	0,04
<i>Liebstadia similis</i> / <i>Liebstadia similis</i> var. A ...	—	—	0,68	0,57	0,48
<i>Liebstadia similis</i> / <i>Scheloribates laevigatus</i> ..	—	—	0,39	0,34	—
<i>Liebstadia similis</i> var. A / <i>Scheloribates laevigatus</i> ...	—	—	0,36	0,30	—

Lorsque l'association spécifique mesurée par la corrélation moyenne est particulièrement élevée, il n'est pas étonnant de constater qu'elle apparaît dans plusieurs biotopes, chaque fois significativement différente de zéro.

### c) Espèces affines et espèces indépendantes.

On a déjà mis l'accent sur une particularité propre à certaines espèces, à savoir un nombre élevé de liaisons avec d'autres Oribates. Parmi ces espèces, que nous avons appelées hautement affines, se retrouvent *Platynothrus peltifer*, *Eniochthonius minutissimus*, *Oppia ornata*, *Brachychthonius berlesei*, *Suctobelba subtrigona*, *Suctobelba subcornigera*, *Oppia quadricarinata* et *Oppia nova* pour la chênaie principalement. Ces huit populations forment une séquence étroitement réunie dont on retrouve un important fragment dans la peupleraie. Il est probable que, dans l'avenir, il sera possible de définir rigoureusement des associations édaphiques et de les classer selon leur implantation et leurs caractéristiques propres. Il n'est pas exclu, par conséquent, que c'est au sein de cette séquence que se signaleront les espèces typiques des litières de la chênaie mésophile.

Un certain nombre d'Oribates ne présentent aucune affinité; on qualifiera ces espèces d'indépendantes. Ce sont, tout d'abord, *Tectocephus sarekensis* et *Achipteria coleoprata* qui, relativement abondantes dans les trois écosystèmes analysés, ne présentent aucune liaison. Bien que présentant une affinité élevée et peut-être fortuite avec *Oribella paoli* dans la peupleraie, on peut considérer que *Hypochthonius rufulus* répond aux mêmes caractéristiques. D'autres espèces indépendantes apparaissent dans les différents écosystèmes : *Nanhermannia nanus* et *Steganacarus striculus* en chênaie, *Eupelops* sp. et *Trichoribates incisellus* en prairie, *Nothrus*



*palustris* en peupleraie. On y ajoutera *Galumna alata*, espèce commune à la prairie et à la plantation de peupliers. Aucune de ces espèces indépendantes n'est constamment confinée à un biotope (litière ou humus); elles se répartissent pour la plupart indifféremment entre les couches hologaniques de surface. Les espèces indépendantes de la chênaie, en plus, sont celles-là même, exception faite pour *Tectocephus sarekensis*, dont nous avons décelé la localisation saisonnière à une couche selon l'époque de l'année (voir la 2<sup>e</sup> partie, chap. I : double migration saisonnière). Deux explications principales peuvent justifier « l'indépendance » de ces Oribates, l'une et l'autre se fondant sur l'hypothèse d'une large amplitude et d'une grande tolérance écologiques de ces populations. On y associera le caractère ubiquiste de la plupart d'entre elles. La première explication est qu'on se trouve en présence d'animaux « baladeurs », peu localisés. La seconde, par voie de conséquence, est qu'aucune de ces espèces ne participe vraiment à la communauté (ces Oribates seraient éventuellement importés de communautés voisines). Leur présence n'est nullement conditionnée par un ensemble biotique et serait autonome, voire occasionnelle, sans pour autant exclure une certaine constance due à la physionomie de l'habitat.

En conclusion, si de nombreux résultats émergent de cette étude, nous pensons qu'elle a mis en évidence quelques caractères très importants de la synécologie des populations d'Oribates. De nouvelles hypothèses peuvent apparaître et serviront de base à des recherches futures.

#### d) Associations cénotiques.

En fait, nous ne doutons pas que cette étude est bien incomplète si l'on cherche à définir les groupements cénotiques. Dans cette optique, deux conclusions importantes apparaissent cependant du présent travail. En premier lieu, l'association interspécifique, lorsqu'elle existe, se manifeste de façon assez régulière dans le temps et, avec moins de certitude, dans des biotopes différents. En second lieu, l'association interspécifique serait la résultante des facteurs écologiques gouvernant les deux populations d'Oribates concernées.

Par conséquent, nous nuancerons quelque peu l'opinion de KÜHNELT (1951) lorsqu'il écrit : « Une association d'organismes peut être soumise à de fortes modifications temporaires et elle peut présenter des oscillations à courtes périodes (jour et nuit) ou a périodiques (intempéries) ou de longue durée (saisonnières ou plus longues, jusqu'à une durée de plusieurs années) ».

L'association entre organismes, en effet, est non seulement la résultante du passé, de l'histoire du biotope, mais elle intègre aussi les effets des facteurs mésologiques. Admettre que la nature même du biotope détermine et détruit simultanément la biocénose revient à nier les propriétés fondamentales de l'écosystème. Il importe donc de distinguer entre liaisons fortuites et liaisons régulières (structurelles), tout en concédant que ces dernières s'expriment suivant différentes intensités selon le lieu et selon le moment.

Sur ces bases, nous souhaitons que se développent les recherches axées sur l'exploration à un seul temps d'un large choix de biotopes avec comme but ultime la mise en évidence des groupes récurrents communs. Une telle recherche permettrait le classement des écosystèmes selon une taxonomie à l'échelle des communautés.

## CHAPITRE II.

### RELATIONS ENTRE LES PRINCIPAUX GROUPES TAXONOMIQUES.

#### 1. LES RAPPORTS ENTRE ACARIENS ET COLLEMBOLÉS.

##### 1° Etat de la question.

De nombreux auteurs se sont déjà penchés sur la question des rapports quantitatifs entre les groupes animaux les plus abondants de la faune édaphique. Il est logique, en effet, de supposer que certaines lois déterminent l'équilibre entre les faunules.

La plupart du temps, les investigations se limitent à établir le rapport numérique Acariens/Collembolés pour une série de biotopes dont les caractéristiques permettent un classement en gradient (selon un ou plusieurs critères). Les différentes valeurs du rapport Acariens/Collembolés sont alors comparées et mises en relation avec une hypothèse formulée préalablement.

Le tableau suivant (tabl. 35) fait état de quelques valeurs obtenues du rapport Acariens/Collembolés, ne concernant que les sols des régions d'Europe occidentale. Pour établir cette liste, nous nous sommes efforcé, dans la mesure du possible, de présenter des valeurs comparables en tenant compte du biotope exploré, de l'épaisseur des prélèvements, de leur nature, etc. Ainsi ne seront mises en parallèle que des grandeurs d'origine analogue. Il n'empêche que, pour un certain nombre d'études, un doute subsiste quant à la signification des valeurs obtenues, les auteurs ne précisant pas toujours l'épaisseur et la nature des matériaux prélevés<sup>(1)</sup>. De plus, les données concernent les unes un cycle annuel, les autres une ou deux séries de prélèvements à un quelconque moment de l'année (tabl. 35).

Malgré ces restrictions, l'examen du tableau 35 permet de dégager quelques caractères marquants.

Relativement au nombre d'Acariens, le nombre de Collembolés est nettement plus élevé dans les prairies; dans certains cas, ces Insectes sont majoritaires. L'inverse se manifeste dans les sols du type « mor », moins fertiles en principe, où les Acariens sont nettement plus abondants; ce fait se marque particulièrement bien dans les sols de bruyères où il n'est pas rare de trouver dix fois plus d'Acariens. Il semble également que les couches hologaniques de surface des sols forestiers (bois, taillis, et forêts à « mull ») hébergent un plus grand nombre d'Acariens, dans une moindre mesure toutefois qu'au sein des humus du type « mor ».

##### 2° Signification et interprétation.

Il semble que le type d'humification et l'humidité des biotopes exercent une action sur l'importance relative plus ou moins grande des Acariens et des Collembolés, ce qui en fait implique un très grand nombre de phénomènes biologiques en interférence. Selon МУРФЫ (1953) les Acariens auraient tendance à être plus nombreux dans les « mor » et dans les habitats les moins fertiles, ce qui semble également apparaître du tableau 35.

---

(<sup>1</sup>) Le mode d'extraction de la faune, différent selon les auteurs, constitue aussi une source d'erreurs.

TABLEAU 35. — Valeur du rapport Acariens/Collemboles dans divers biotopes.

Biotopes	A/C	Référence
<b>1. HUMUS TYPE MOR.</b>		
<i>a) Total des couches holorganiques de surface :</i>		
Pessière — Allemagne .. ... .. .	3,6	ULRICH, 1933
Pessière mélangée — Suède .. ... .. .	6,0	FORSSLUND, 1943
Pin d'Ecosse — Pays-Bas .. ... .. .	11,0	VAN DER DRIFT, 1964
Pessière — Danemark . ... .. .	3,6	BORNEBUSCH, 1930
<i>b) Litière :</i>		
Hêtraie — Pays-Bas ... .. .	4,0	VAN DER DRIFT, 1951
Hêtraie — Belgique ... .. .	3,2	MOREAU, 1965
Hêtraie — Belgique ... .. .	6,6	DUFÉY, 1957
<i>c) Bruyères :</i>		
Site naturel — Belgique ... .. .	8,9	NEF, 1955
Site naturel — Pays-Bas ... .. .	5,8	VAN DER DRIFT, 1964
Site naturel — Grande-Bretagne ... .. .	25,0	MURPHY, 1953
Site naturel (litière) — Grande-Bretagne ... .. .	18,0	MURPHY, 1955
<b>2. PRAIRIES ET PÂTURAGES DIVERS.</b>		
Pâturage — Grande-Bretagne ... .. .	1,3	DAVIS, 1963
Pâturage — Danemark ... .. .	1,6	HAARLØV, 1960
Pâturage — Grande-Bretagne ... .. .	1,5	SHEALS, 1957
Pâturage — Danemark ... .. .	2,7	WEIS-FOGH, 1948
Pâturage — Grande-Bretagne ... .. .	2,7	SALT <i>et al.</i> , 1948
Pâturage sur sable — Pays-Bas ... .. .	0,6	VAN DER DRIFT, 1964
Luzernière — France .. ... .. .	1,3	CANCELA DA FONSECA, 1965
Prairie de fauche — Belgique ... .. .	1,9	Présente étude.
<b>3. MARAIS.</b>		
Prairie marécageuse — Allemagne ... .. .	5,4	STENZKE, 1952
Prairie marécageuse — Grande-Bretagne ... .. .	5,3	MACFADYEN, 1952
<b>4. HUMUS MODER OU MULL.</b>		
<i>a) Total des couches holorganiques de surface :</i>		
Hêtraie — Danemark .. ... .. .	2,7	BORNEBUSCH, 1930
Chênaie — Belgique ... .. .	2,8	MOREAU, 1965
Hêtraie (moder) — Belgique ... .. .	4,2	DUFÉY, 1957
<i>b) Litière :</i>		
Taillis — Danemark ... .. .	1,9	HAARLØV, 1960
Taillis — Belgique ... .. .	2,1	MOREAU, 1965
Sous-bois — France ... .. .	2,1	CANCELA DA FONSECA, 1965
Sous-bois — Belgique .. ... .. .	2,0	DELVILLE, 1957
Sous-bois — Belgique .. ... .. .	2,2	BERTHET, 1965
Chênaie — Belgique ... .. .	3,1	Présente étude.
Peupleraie — Belgique ... .. .	3,1	Présente étude.

Le même auteur fait état de recensements réalisés par RIHA (1944) montrant que les Collembolés sont nettement prépondérants dans certains types de sols (terra fusca : argiles brunes calcaires). La justification de cet aspect particulier de l'abondance des Collembolés est donnée par KÜHNELT (1950) à la lumière des étroites relations entre les Acariens (et surtout les Oribates) et les champignons édaphiques. Les Oribates, en effet, freinent le développement des « fungi » en consommant les matières organiques en voie de décomposition et en limitant le substrat nutritif des Cryptogammes. Par contre, dans certains biotopes édaphiques où les conditions physiques sont défavorables aux Oribates, et c'est le cas des sols étudiés par RIHA (1944), la dominance des champignons empêche le développement de ces Acariens et s'accompagne, la plupart du temps, d'une grande abondance de Collembolés.

Précisons, pour notre part, que l'analyse des données du Laboratoire d'Écologie animale montre bien la nette supériorité des Acariens sur les Collembolés dans les biotopes apparentés au sol du type « mor » (hêtraies et plantations de résineux) où la densité élevée des champignons (bien moindre dans les « mulls ») s'accorde mal avec les explications avancées par KÜHNELT (1950).

Pour AGRELL (1941), le facteur principal gouvernant la dominance d'un groupe sur l'autre est l'humidité du sol. Avant lui, FRENZEL (1936), donnant pour facteur important l'espace vital, avait énoncé que les Collembolés dominent dans les prairies humides et, inversement, les Acariens dans les prairies sèches. Sous cet angle, MALDAGUE (1961) trouve effectivement une forte réduction du nombre des Collembolés dans un pâturage où la compacité du sol est grande et la porosité réduite. KÜHNELT (1950) considère cependant que la compétition entre Acariens et Collembolés pour la nourriture et l'espace vital est faible et ne se fait que par l'intermédiaire des champignons comme exposé ci-dessus. Enfin, selon BESSARD et BOUCHÉ (1966), la densité des Acariens diminue dans les biotopes naturels ouverts et dans les sols colonisés par l'homme.

Il n'est pas dans nos intentions de passer en revue l'ensemble des hypothèses soutenues pour expliquer cette alternance de dominance des Collembolés ou des Acariens. Il semble cependant que le phénomène de « relations » entre les deux groupes, s'il existe vraiment, soit plus le fait d'un ensemble de facteurs concourant à la réalisation d'un équilibre dynamique. Dans certains cas, et nous en exposons un ci-après, un seul facteur biotique ou abiotique peut justifier la répartition, mais cette unique explication motrice synthétise en fait un réseau d'éléments divers (biologiques ou abiotiques) qui agissent en synchronisation.

Ce n'est que dans le cadre d'un contexte bien défini qu'apparaîtra cet élément moteur, car la complexité des phénomènes en cause nous échappe encore actuellement.

Dans le contexte du travail de MALDAGUE (1961), où la série des biocénoses étudiées se succède selon un ordre logique, « l'élément moteur » est ce que cet auteur appelle leur dégradation. MALDAGUE met cet aspect en relation avec la proportion de Collembolés : celle-ci augmente avec la diversité et la « stabilité » des peuplements animaux et pourrait être l'indice de l'état d'équilibre des biocénoses.

L'ensemble des hypothèses relatées nous a conduit à vérifier dans quelle mesure l'éventail des biotopes explorés ne pouvait pas mieux éclairer les problèmes évoqués. Si l'on suppose préalablement que l'état d'hydratation des matériaux organiques conditionne pour une grande part l'importance relative des Acariens vis-à-vis des Collembolés, une première difficulté se pose : la comparaison de l'état d'hydratation lui-même. Afin d'éviter cette source d'erreur, nous avons groupé les habitats en trois lots au sein desquels la rétention en eau des matériaux et la signification de la mesure de la teneur en eau exprimée en fonction du poids frais  $\left( \frac{\text{Poids frais} - \text{Poids sec}}{\text{Poids frais}} \right)$  est postulée identique. Le tableau suivant (tabl. 36) montre que ces

TABLEAU 36. — Rapport Acariens/Collembolés, teneur en eau du substrat et diversité spécifique (voir texte).

Biotopes	A/C	% H <sub>2</sub> O	$\alpha$	H <sub>R</sub>
<b>1. Mousses et humus :</b>				
Mousses épigées (G) ... ..	3,2	32	9,2	3,7
Mousses humifères (H <sub>3</sub> ) ... ..	3,6	35	4,4	3,5
Mousses corticoles (C) ... ..	3,8	44	6,1	3,6
Humus de chênaie (H <sub>1</sub> ) ... ..	4,5	49	7,8	3,7
<b>2. Biotopes corticoles :</b>				
Troncs et écorces secs (A) ... ..	1,9	12	2,9	1,6
Troncs et écorces humides (B) ... ..	2,3	33	4,2	3,1
Troncs et écorces pourris (souches:D) ... ..	3,0	67	8,0	3,9
<b>3. Litières :</b>				
Litière de chênaie (L <sub>1</sub> ) .. ..	3,1	64	10,4	4,5
Litière de peupleraie (L <sub>3</sub> ) ... ..	3,1	53	4,7	2,5
Fanes de la prairie (L <sub>2</sub> ) ... ..	3,2	63	4,2	3,0

trois lots réunissent la majorité des biotopes de l'étude. Parallèlement à cette échelle de mesure de l'hydratation des matériaux organiques, on a mis dans les deux colonnes suivantes du tableau les valeurs de deux indices de diversité : l'indice alpha de FISHER et la fonction H de SHANNON (nous renvoyons au chap. III pour la justification et la signification de ces indices de diversité). Que les relations entre Acariens et Collembolés soient la résultante des forces internes de la biocénose qui tendent à établir et entretenir un équilibre, nous n'en doutons pas. Mais, au niveau biogénotique, niveau éminemment synthétique, il est difficile, sinon impossible, d'entrevoir l'ensemble des causes agissant sur la communauté vivante. Le rapport numérique entre deux groupes aussi importants (les plus importants de la mésofaune) que Acariens et Collembolés ne représente qu'une synthèse partielle de la structure des peuplements. Dans les biotopes où ces deux ensembles forment l'essentiel de la faune (et c'est le cas des biotopes corticoles) les hypothèses formulées ci-avant ne peuvent être rejetées (voir tabl. 36). C'est le cas, dans une moindre mesure, pour les mousses et humus où la mésofaune est déjà proportionnellement moins importante. Pour des biotopes comme les litières, qui, au sein de chaque écosystème, constituent le réseau biogénotique le plus complexe, il importe certainement de trouver d'autres critères, moins partiels, la mésofaune ne représentant qu'une faible majorité de la faune.

La variation du rapport A/C, si ce quotient ambitionne de mesurer l'équilibre de la biocénose, nous semble très élevée, trop même pour le but proposé (fig. 61). Dans la chênaie, pour l'ensemble des couches holorganiques de surface, ce rapport oscille entre 2,8 et 6,8; il varie dans des limites plus étroites en prairie (de 1,3 à 3,0), plus larges en peupleraie (1,5 à 7,7). Certes, il est normal que cette mesure varie selon une certaine amplitude; cependant, dans le cas présent, elle apparaît excessive, ce qui est incompatible avec une grandeur choisie comme

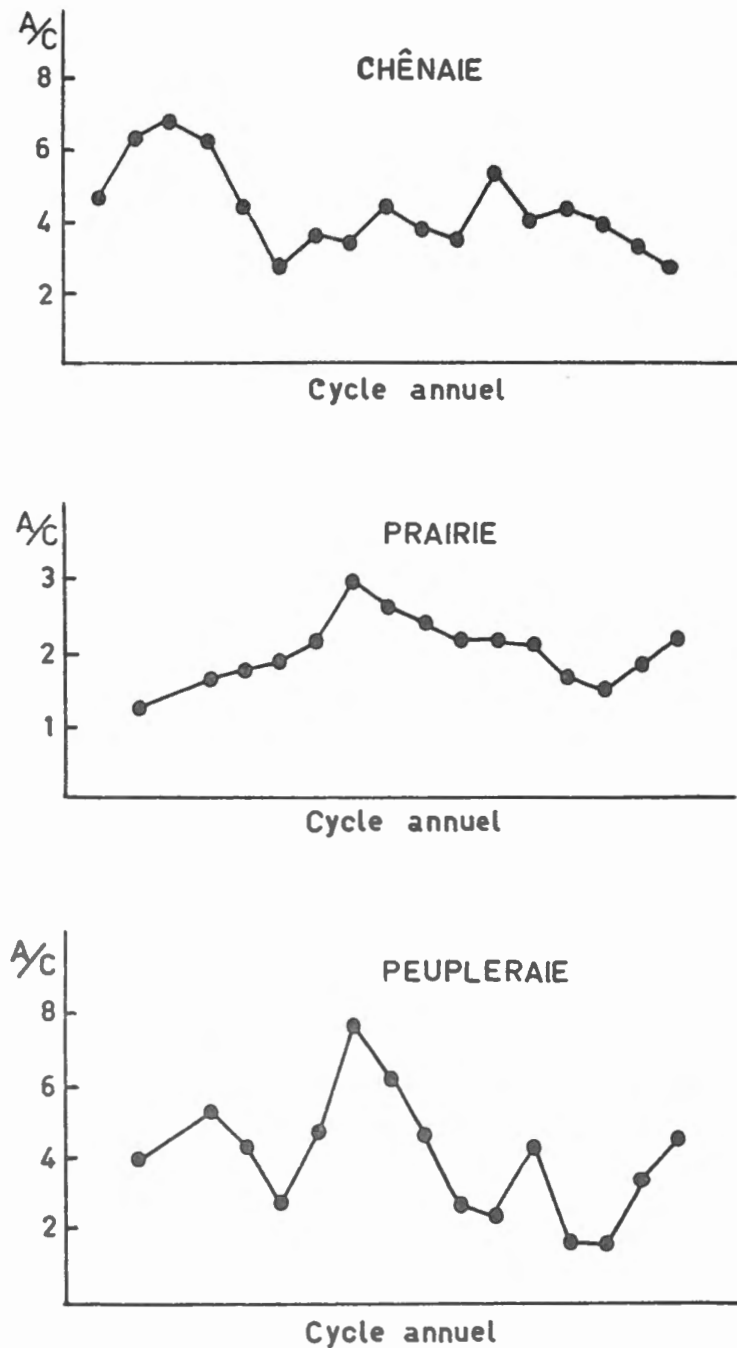


FIG. 61. — Evolution annuelle du rapport A/C dans les trois écosystèmes (total des couches holorganiques de surface).

paramètre biocénétique (à ce sujet voir, par exemple, le chap. III : « La diversité spécifique »). En postulant, pour une biocénose, que la valeur de A/C égale une constante, il est nécessaire tout d'abord de montrer qu'il y a dépendance entre ces deux groupes et ensuite de définir le type de relation qui les unit. Il importe, en plus, d'envisager non pas les Acariens *in toto* mais de les subdiviser en ensembles taxonomiques homogènes.

## 2. RELATIONS QUANTITATIVES ENTRE LES COLLEMBOLLES ET LES DIFFÉRENTS GROUPES D'ACARIENS.

### 1° Méthodes et résultats.

1. Lorsque nous nous sommes attaché au problème des éventuelles relations entre Acariens et Collembolles, il nous est apparu indispensable d'aborder ce sujet d'une façon assez approfondie.

Trois grandes lignes de conduite doivent, nous semble-t-il, guider l'étude :

- Il est nécessaire d'envisager les groupes d'Acariens séparément selon un critère d'ensemble, approximatif, mais susceptible de former des groupes assez homogènes. Ainsi, on distinguera les Oribates (régime alimentaire principalement saprophage), les Gamasides (prédateurs carnivores, quoique déjà très spécialisés : KARG, 1962), les Uropodinés (saprophages, voire nécrophages) et les Prostigmatés (principalement carnivores) <sup>(1)</sup>.
- Il est essentiel de démontrer l'existence d'une relation globale entre ces groupes plutôt que la postuler.
- Si une relation semble exister vraiment, il faut qu'elle apparaisse toujours, et dans le temps, et dans l'espace; exception peut être faite pour des époques ou des biotopes très différents, les conditions du milieu lui-même ou les variations des facteurs externes pouvant déterminer des relations exclusivement temporaires.

Notre principal but sera de montrer s'il existe des relations constantes entre certains groupes d'Acariens, entre eux ou avec les Collembolles.

Nous travaillerons au moyen du coefficient de corrélation de BRAVAIS-PEARSON, calculé sur les données de recensement après transformation logarithmique selon  $x = 0,5 [\log r + \log (r+1)]$  (THOMPSON, 1951) (voir à ce sujet le précédent chapitre : « Associations spécifiques et groupes récurrents »).

Lorsque les coefficients de corrélation se rapportant à la mesure du même phénomène de relation semblent du même ordre de grandeur, on considère l'ensemble comme homogène. La « corrélation moyenne » ( $\hat{\rho}$ ) s'obtient selon  $z_{\hat{\rho}} = \frac{T_1}{N}$  (voir ci-dessous). Dans les cas douteux, on utilisera le test d'homogénéité d'un ensemble de corrélations (voir RAO, 1952). En bref, le principe de ce test repose sur la transformation préalable de  $r$  (coefficient de corrélation) en variable  $z_r \left( z_r = 0,5 \ln \frac{1+r}{1-r} \right)$  dont la distribution est sensiblement normale (table de transformation : GUENTHER, 1965). L'homogénéité de l'ensemble des  $k$  coefficients de corrélation se teste au moyen de la statistique :

$$\chi^2 = T_2 - T_1^2/N \text{ [variable aléatoire } \chi^2 \text{ à } (k-1) \text{ d.l.]}$$

où  $T_2 = \sum_k (n_i - 3) z_{r_i}^2$  ( $n_i$  étant le nombre de paires de données utilisées pour établir  $r_i$ , soit la grandeur de l'échantillon  $i$ ).

$$T_1 = \sum_k (n_i - 3) z_{r_i} \text{ et } N = \sum_k (n_i - 3).$$

Dans le cas où l'homogénéité <sup>(2)</sup> est acceptée, la meilleure estimation de  $z_{\hat{\rho}}$  est donnée par

$$z_{\hat{\rho}} = \frac{T_1}{N},$$

d'où on déduira  $\hat{\rho}$ .

<sup>(1)</sup> Chacun de ces groupes réunit indistinctement adultes et immatures.

<sup>(2)</sup> En fait, lorsqu'il n'y a pas une homogénéité manifeste.

Le but de ce test est de contrôler si l'ensemble des coefficients de corrélation estimés sont issus de la même population statistique. Dans notre cas, par conséquent, il vérifie si les différentes estimations de l'intensité de la relation entre deux groupes animaux (mesurés par  $r$ ) peuvent être acceptées comme reflétant un même phénomène. Dans l'affirmative, les différences observées parmi l'éventail des corrélations sont l'effet du hasard et l'ensemble est supposé homogène.

2. Disposant de 6 biotopes (L1, H1, L2, H2, L3 et H3) recensés pendant 15 mois consécutifs au moins, à raison de 25 unités prélevées chaque fois (voir chap. II de la 1<sup>re</sup> partie), on peut ainsi utiliser 90 totaux de 25 unités relatifs à chacun des 5 groupes animaux qui nous intéressent pour le moment. Les 90 quintettes de données ont été numérotés de 1 à 90 et, afin de réduire leur nombre, on a échantillonné par 2 fois 25 au hasard. Sur ces 2 échantillons de 25 données on a calculé les coefficients de corrélation de Bravais-Pearson (après transformation logarithmique).

Ainsi, pour deux groupes animaux, le total des 25 couples de données constitue un mélange quelconque de 6 biotopes et de 15 périodes de l'année, chaque couple étant issu de n'importe quel temps ou lieu. La relation mesurée de cette manière est indépendante du temps et de l'espace.

La liste qui suit énumère les valeurs des corrélations calculées entre chaque groupe pris 2 à 2, selon les deux estimations successives.

Collemboles/Oribates . ... ..	0,46 et 0,57	
Collemboles/Gamasides ... ..	0,84 et 0,73	
Collemboles/Uropodinsés . ... ..	0,77 et 0,75	
Collemboles/Prostigmates . ... ..	0,56 et 0,50	
Oribates/Gamasides ... ..	0,58 et 0,72	
Oribates/Uropodinsés . ... ..	-0,35 et 0,36	(les 2 estimations sont significativement différentes).
Oribates/Prostigmates ... ..	0,02 et 0,15	
Gamasides/Uropodinsés ... ..	0,49 et 0,70	
Gamasides Prostigmates . ... ..	0,22 et 0,23	
Uropodinsés Prostigmates . ... ..	0,24 et 0,37	

Il semble que le choix des 25 quintettes parmi les 90 disponibles donne une excellente reproductibilité de l'estimation de la corrélation existante entre les nombres conjoints d'individus de deux groupes taxonomiques. A titre de contrôle, en effet, nous avons tiré au hasard 5 séries de 25 couples relatifs au groupe Collemboles/Uropodinsés qui nous intéressait plus particulièrement. Les 5 estimations obtenues ont les valeurs suivantes : 0,77, 0,80, 0,81, 0,71 et 0,75, tandis que sur les 90 couples de données, la corrélation observée est de 0,74.

On remarquera que les Collemboles sont en étroite corrélation avec tous les groupes d'Acariens, l'intensité du phénomène étant particulièrement élevée avec les Gamasides et les Uropodinsés. Une relation existe entre Oribates et Gamasides et entre ces derniers et les Uropodinsés. Il est surprenant de constater que la densité des Prostigmates est tout à fait indépendante de la densité des autres groupes si ce n'est des Collemboles, et encore, cette relation est plutôt faible comparativement aux autres groupes. Il semble donc bien que, indépendamment du lieu et du temps, il y ait des relations entre certains des cinq groupes animaux traités ici.

Ces liaisons pourraient, étudiées de cette manière, ne refléter que la richesse intrinsèque des biotopes ou des époques auxquelles les recensements ont été effectués (<sup>1</sup>). Dans les conditions

(<sup>1</sup>) Remarquons cependant que, compte tenu de la richesse intrinsèque d'un biotope à une époque donnée (habitabilité), rien ne nous force à supposer que tous les groupes animaux contribuent à l'abondance faunique.



imposées ici, il est impossible de dissocier ces deux effets de l'existence réelle d'une relation entre deux groupes. Par conséquent, une analyse identique réalisée sur un seul milieu d'abord, à un seul temps ensuite, se justifie amplement.

Auparavant, suite à une hypothèse suggérée par l'observation des résultats préliminaires (voir le 3<sup>e</sup> chap. de la 1<sup>re</sup> partie), nous avons essayé de démontrer l'existence d'une « compensation compétitive » parmi les différents taxons d'Acariens. On se souviendra, en effet, que dans les biotopes où les Oribates sont particulièrement minoritaires un autre groupe d'Acariens manifeste « automatiquement » une densité fort élevée <sup>(1)</sup>. On peut concevoir, dès lors, une étude de la corrélation basée sur des couples de données : densité des Oribates et densité du groupe d'Acariens le plus abondant (soit Gamasides, soit Uropodins, soit Prostigmates suivant le cas). En opérant comme précédemment, les deux estimations de la corrélation ainsi conçue ne sont pas significativement différentes et atteignent les valeurs de  $-0,29$  et  $+0,25$ .

La conclusion qui se dégage dès à présent est qu'il y a indépendance entre la densité des Oribates et celle du groupe d'Acariens le plus abondant, compte non tenu du temps et de l'espace.

3. Comme nous l'avons annoncé, il est indispensable de reproduire les estimations de la corrélation unissant deux groupes taxonomiques en dissociant les 6 milieux. Ainsi, disposant de 6 valeurs de l'intensité de la relation, correspondant à 6 biotopes différents, on peut, si les corrélations sont du même ordre de grandeur, déterminer si les densités de deux taxons évoluent conjointement dans le temps et sensiblement de la même façon dans chacun des habitats. Le tableau 37 donne l'ensemble des résultats obtenus selon cette procédure. On rappellera que chaque corrélation est issue de 15 couples de données (15 totaux de 25 unités correspondant aux 15 prélèvements mensuels). Il est utile de ne pas perdre de vue que l'estimation est moins précise que ci-avant (2) où nous disposions de 25 quintettes de données.

Avant de regrouper les 10 ensembles de 6 corrélations, nous avons voulu, tout d'abord, montrer les nombreuses divergences qui apparaissent selon le biotope. A la figure 62, on a représenté chaque habitat par une pyramide à 5 sommets, chacun occupé fictivement par un groupe animal. Si une corrélation élevée apparaît entre deux groupes animaux ( $r > 0,4$ ), on joint par un trait plein les sommets correspondants (en l'occurrence, seules des relations positives apparaissent). On constate tout d'abord (fig. 62) que pour les trois couches supérieures les 4 relations Collembolles-Acariens se manifestent toujours, tandis que pour les couches inférieures la relation Gamasides/Collembolles apparaît très faiblement et celle qui unit les Oribates à ces Insectes se manifeste peu dans les mousses humifères (H3).

Quelle que soit la couche considérée, il y a plus de relations élevées dans la prairie, moins dans la peupleraie.

Deux relations possibles n'apparaissent jamais de manière très prononcée : entre Prostigmates et Gamasides, d'une part, entre Oribates et Prostigmates, d'autre part, dont les variations temporelles de densité semblent, par conséquent, évoluer différemment.

Afin de voir plus clairement la synthèse des relations potentielles entre les groupes, la liste ci-après donne l'estimation de  $\rho$  exclusivement en ce qui concerne les couples pour lesquels les six corrélations obtenues sont considérées comme homogènes :

Collembolles/Oribates . . . . .	$\hat{\rho} = 0,60;$	Oribates/Prostigmates . . . . .	$\hat{\rho} = 0,26;$
Collembolles/Uropodins . . . . .	$\hat{\rho} = 0,62;$	Gamasides/Prostigmates . . . . .	$\hat{\rho} = 0,19;$
Collembolles/Prostigmates . . . . .	$\hat{\rho} = 0,69;$	Uropodins/Prostigmates . . . . .	$\hat{\rho} = 0,42;$
Gamasides/Oribates . . . . .	$\hat{\rho} = 0,60;$	Uropodins/Oribates . . . . .	$\hat{\rho} = 0,41.$
Collembolles/Gamasides . . . . .	$\hat{\rho} = 0,45;$		

(1) Cette observation serait bien entendu douteuse au simple examen de la densité relative; elle est fondée sur la densité absolue.

TABLEAU 37. — Valeurs des corrélations unissant les groupes animaux dans les six biotopes.

	Collemboles			Oribates			Gamasides			Uropodins			Prostigmates
Collemboles	/			$\hat{\rho}=0,60$			$\hat{\rho}=0,47$			$\hat{\rho}=0,62$			$\hat{\rho}=0,69$
Oribates	0,67 0,55	0,67 0,68	0,66 0,27	/			$\hat{\rho}=0,60$			$(\hat{\rho}=0,41)$			$\hat{\rho}=0,26$
Gamasides	0,69 -0,02	0,74 0,35	0,56 0,22	0,75 0,11	0,78 0,38	0,82 0,46	/			NH			$\hat{\rho}=0,19$
Uropodins	0,74 0,67	0,76 0,53	0,43 0,50	0,82 0,41	0,69 0,02	0,15 0,06	0,63 -0,31	0,85 -0,09	0,26 0,10	/			$\hat{\rho}=0,42$
Prostigmates	0,52 0,78	0,54 0,85	0,54 0,79	0,31 0,42	0,44 0,22	-0,22 0,38	0,45 -0,01	0,40 0,32	-0,39 0,24	0,23 0,29	0,68 0,50	0,37 0,48	/

Biotopes :

L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>
H <sub>1</sub>	H <sub>2</sub>	H <sub>3</sub>

A la partie du tableau sur la droite de la diagonale : corrélation moyenne. (NH=non homogène.)

Sans anticiper sur les conclusions, il est cependant bon de remarquer que ces corrélations dans le temps souffrent d'un biais conceptuel. Il est évident que les corrélations prendront plus facilement une valeur positive, ne serait-ce que par cause des minima démographiques dus à l'hiver. Dans le cas présent, une corrélation positive et élevée ne signifie nullement « association cénotique » directe ou par l'intermédiaire d'un facteur mésologique ou biotique, mais bien évolution synchrone attribuable aux conditions climatiques surtout. Pour plus de précisions, il est donc nécessaire d'éliminer ce facteur chronologique et de considérer les éventuelles relations dans l'espace uniquement (à une époque quelconque).

La corrélation entre la densité des Oribates et celle du groupe d'Acariens le plus abondant donne les résultats suivants :

Litière de chênaie ... ..	$r= 0,27;$	« Humus » de la prairie . ... ..	$r= 0,14;$
Humus de la chênaie ... ..	$r= 0,32;$	Litière de peupleraie ... ..	$r= -0,01;$
« Litière » de prairie ... ..	$r= 0,41;$	« Humus » de la peupleraie . ... ..	$r= 0,06.$

Les six corrélations sont assez peu différentes et l'estimation de la corrélation « collective » est :  $\hat{\rho}=0,21$ . Les densités sont par conséquent indépendantes : dans chacun des six habitats, les variations saisonnières de la densité des Oribates ne s'accompagne pas d'une variation analogue chez le groupe d'Acariens non-Oribates le plus abondant.

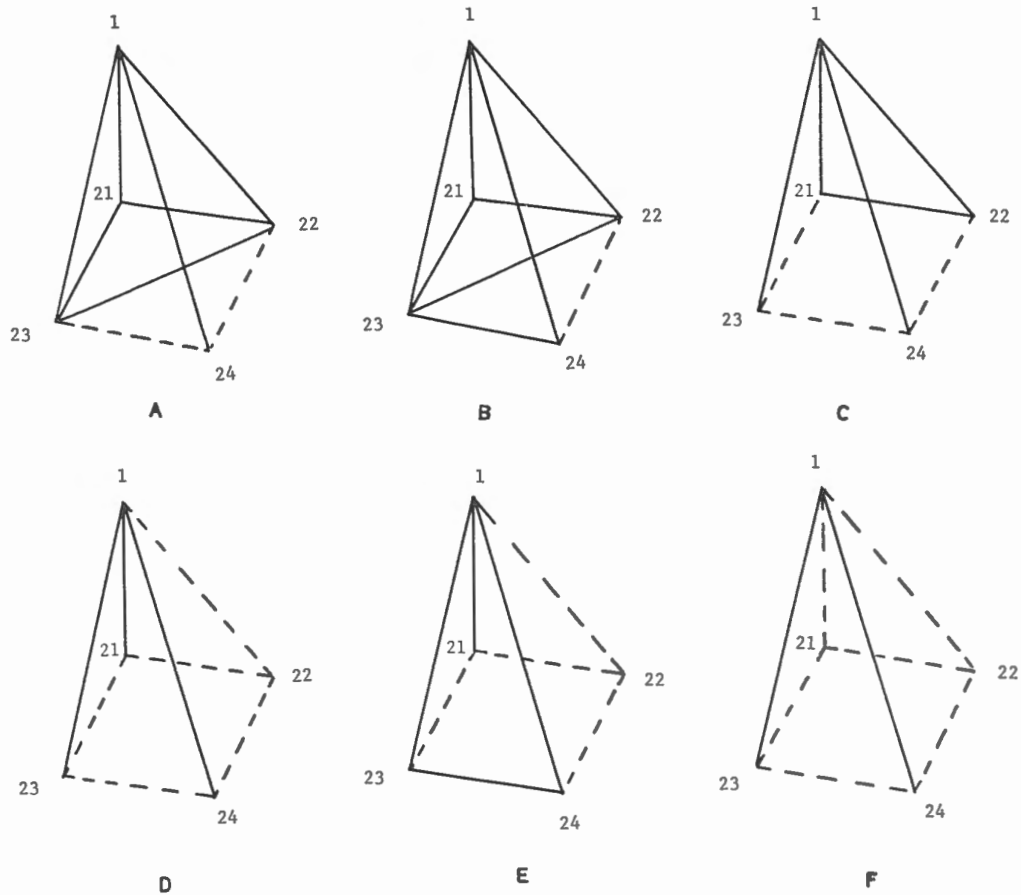


FIG. 62. — Représentation symbolique des relations décelées entre les principaux groupes animaux (1=Collemboles, 21=Oribates, 22=Gamasides, 23=Uropodins, 24=Prostigmates).

Les traits pleins indiquent une corrélation. Seules des relations positives apparaissent.

- A : L 1 (Litière de chênaie).
- B : L 2 (« Litière » de prairie).
- C : L 3 (Litière de la peupleraie).
- D : H 1 (Humus de la chênaie).
- E : H 2 (Couche humifère de la prairie).
- F : H 3 (Mousses humifères de la peupleraie).

4. Considérons à présent les éventuelles relations entre Acariens et Collemboles de façon ponctuelle, dans l'espace, indépendamment des biotopes et du temps. Pour chaque biotope, en effet, à deux temps choisis arbitrairement parmi les quinze recensements mensuels dont nous disposons (mai 1963 et octobre 1963, dans le but de recouvrir les deux phénophases fondamentales), nous avons calculé les corrélations en nous basant sur le nombre d'individus de chaque groupe contenu dans chaque unité du prélèvement (après transformation logarithmique comme à notre habitude). Le tableau ci-après (tabl. 38) donne des résultats fragmentaires : en effet, le nombre moyen des Uropodins n'est pas suffisamment élevé en mai dans la litière de la peupleraie et en octobre dans les deux couches de la plantation de peuplier pour autoriser un calcul valable (voir tabl. 38).

TABLEAU 38. — Valeurs des corrélations unissant les groupes animaux dans les six biotopes et à deux époques de l'année (mai et octobre).

	Collemboles			Oribates			Gamasides			Uropodins			Prostigmates
Collemboles	/			Mai : $\hat{\rho}=0,16$ Octobre : $\hat{\rho}=0,44$			$\hat{\rho}=0,46$			$\hat{\rho}=0,47$			NH
Oribates	0,38	-0,17	0,51	/			Mai : $\hat{\rho}=0,19$ Octobre : $\hat{\rho}=0,45$			$\hat{\rho}=0,20$			NH
	-0,07	0,03	0,19										
	0,61	0,31	0,56										
	0,45	0,37	0,30										
Gamasides	0,36	0,47	0,53	0,31	-0,03	0,35	/			$\hat{\rho}=0,19$			$\hat{\rho}=0,17$
	0,24	0,60	0,40	0,10	0,13	0,29							
	0,70	0,18	0,46	0,77	0,51	0,35							
	0,40	0,57	0,41	0,07	0,24	0,35							
Uropodins	0,36	0,48	—	0,16	0,16	—	0,04	0,38	—	/			$\hat{\rho}=0,06$
	0,29	0,39	0,42	0,18	0,53	0,47	0,13	0,23	0,06				
	0,71	0,48	—	0,72	0,01	—	0,48	0,31	—				
	0,28	0,46	—	0,18	0,06	—	0,30	0,39	—				
Prostigmates	0,49	0,17	0,37	0,42	0,07	0,33	-0,04	0,29	—	-0,14	-0,06	—	/
	0,20	0,14	0,57	0,43	0,24	0,08	-0,09	0,43	0,22	0,18	0,32	0,24	
	0,04	-0,10	0,73	-0,18	0,01	0,67	-0,04	-0,12	—	-0,12	0,24	—	
	0,17	0,27	0,43	0,28	0,30	0,63	0,09	0,25	0,43	-0,06	0,14	—	

Biotopes :

L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	} mai
H <sub>1</sub>	H <sub>2</sub>	H <sub>3</sub>	
L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	} oct.
H <sub>1</sub>	H <sub>2</sub>	H <sub>3</sub>	

Nous estimons que ne sont pas homogènes les douze corrélations relatives aux paires de groupes suivantes :

- Collemboles/Oribates;
- Collemboles/Prostigmates;
- Oribates/Gamasides;
- Oribates/Prostigmates.

Les corrélations sont, semble-t-il, peu différentes pour les couples :

Collemboles/Gamasides ... ..	$\hat{\rho}=0,46;$	Gamasides/Uropodinsés ... ..	$\hat{\rho}=0,19;$
Collemboles/Uropodinsés . ... ..	$\hat{\rho}=0,47;$	Gamasides/Prostigmates . ... ..	$\hat{\rho}=0,17;$
Oribates/Uropodinsés . ... ..	$\hat{\rho}=0,20;$	Uropodinsés/Prostigmates . ... ..	$\hat{\rho}=0,06.$

Si, dérogeant quelque peu à une des conditions que nous avons assignée, on dissocie les deux temps pour les couples Collemboles/Oribates et Oribates/Gamasides, il apparaît les constatations suivantes :

Collemboles/Oribates :

en mai, les six corrélations sont homogènes ... ..	$\hat{\rho}=0,16;$
en octobre, les six corrélations sont homogènes ... ..	$\hat{\rho}=0,44.$

Oribates/Gamasides :

en mai, les six corrélations sont homogènes ... ..	$\hat{\rho}=0,19;$
en octobre, les six corrélations sont homogènes ... ..	$\hat{\rho}=0,45.$

Entre les Oribates et le groupe d'Acariens le plus abondant, l'ensemble des corrélations obtenues paraît homogène; la corrélation moyenne estimée est 0,35. Voici le détail des douze corrélations :

$L_1$ . ... ..	0,38 en mai et -0,18 en octobre;
$H_1$ . ... ..	0,19 en mai et 0,33 en octobre;
$L_2$ . ... ..	0,17 en mai et 0,16 en octobre;
$H_2$ . ... ..	0,34 en mai et -0,09 en octobre;
$L_3$ . ... ..	0,32 en mai et 0,67 en octobre;
$H_3$ . ... ..	0,08 en mai et 0,41 en octobre.

## 2° Synthèse et conclusions.

Le tableau 39 présente la synthèse des résultats obtenus selon les trois sources que nous avons choisies. Lorsqu'une valeur manque au tableau, cela signifie que l'homogénéité de l'ensemble des coefficients de corrélation n'est pas raisonnablement acceptable.

Deux couples présentent un grand intérêt : Collemboles/Gamasides et Collemboles/Uropodinsés, pour lesquels il semble réellement exister une relation d'association permanente.

A la lumière des résultats, on peut énoncer quelques faits marquants.

a) Seraient dépendantes à n'importe quel temps et dans n'importe quel milieu, les densités conjointes des couples suivants :

Collemboles/Oribates;  
 Collemboles/Gamasides;  
 Collemboles/Uropodinsés;  
 Collemboles/Prostigmates;  
 Oribates/Gamasides;  
 Gamasides/Uropodinsés.

Cette observation signifie que si l'un de ces groupes est soit abondant, soit peu représenté dans un biotope et à une époque déterminée le second le sera également (et inversement) sans pour autant se localiser aux mêmes endroits ou évoluer dans le temps de manière parallèle. Il est possible, dès lors, puisqu'il semble que l'abondance des Collemboles s'accompagne de l'abondance de tous les groupes d'Acariens, que les liaisons Oribates/Gamasides et Gamasides/Uropodinsés soient dues à ce premier lien, ou tout au moins accentuées par lui. L'inverse serait également possible.

TABLEAU 39. — Synthèse des corrélations moyennes obtenues selon les trois sources (voir texte).

	Collemboles	Oribates	Gamasides	Uropodins	Prostigmates
Collemboles	/				
Oribates	$\hat{\rho}_1=0,51$ $\hat{\rho}_2=0,60$ 0,16 (mai) $\hat{\rho}_3=0,44$ (oct.)	/			
Gamasides	$\hat{\rho}_1=0,77$ $\hat{\rho}_2=0,47$ $\hat{\rho}_3=0,46$	$\hat{\rho}_1=0,64$ $\hat{\rho}_2=0,60$ 0,19 (mai) $\hat{\rho}_3=0,45$ (oct.)	/		
Uropodins	$\hat{\rho}_1=0,75$ $\hat{\rho}_2=0,62$ $\hat{\rho}_3=0,47$	$\hat{\rho}_1=0,02$ $\hat{\rho}_2=0,41$ $\hat{\rho}_3=0,20$	$\hat{\rho}_1=0,54$ $\hat{\rho}_2=—$ $\hat{\rho}_3=0,19$	/	
Prostigmates	$\hat{\rho}_1=0,52$ $\hat{\rho}_2=0,69$ $\hat{\rho}_3=—$	$\hat{\rho}_1=0,08$ $\hat{\rho}_2=0,26$ $\hat{\rho}_3=—$	$\hat{\rho}_1=0,22$ $\hat{\rho}_2=0,19$ $\hat{\rho}_3=0,17$	$\hat{\rho}_1=0,29$ $\hat{\rho}_2=0,42$ $\hat{\rho}_3=0,06$	/
Groupe d'Acariens le plus abondant.		$\hat{\rho}_1=-0,02$ $\hat{\rho}_2=0,21$ $\hat{\rho}_3=0,35$			

b) Il semble que certains groupes animaux évoluent dans le temps de façon parallèle. Tel serait le cas des couples :

Collemboles/Oribates;  
Collemboles/Uropodins;  
Collemboles/Prostigmates;  
Gamasides/Oribates;  
Collemboles/Gamasides (dans une moindre mesure).

Il s'agit en fait des mêmes paires que ci-avant, moins celle qui concerne les Gamasides/Uropodins.

Les densités des couples de taxa intéressés atteignent « grosso modo » leurs maxima et minima en même temps dans chacun des six biotopes sans pour autant coïncider dans l'espace. De même, les oscillations démographiques n'ont pas nécessairement le même aspect dans chaque milieu. On ne perdra pas de vue non plus que les minima de densité de la période hivernale influencent fortement la corrélation dans le sens positif.

c) Pour les deux époques choisies, et dans chacun des six biotopes, il y a coexistence positive en des lieux bien précis de l'habitat édaphique entre l'abondance des deux couples : Collembolés/Gamasides et Collembolés/Uropodins. Cette cooccurrence numérique locale ne se marque qu'en octobre pour les deux couples : Collembolés/Oribates et Oribates/Gamasides. Ici, nous touchons à un concept déjà plus fondamental : la superposition des zones à densité faible ou élevée. Les conditions de vie (microclimat, nourriture...) des différents lieux (unités de prélèvement) inventoriés peuvent régir cette formation particulière. La relation entre les deux groupes pourrait être exclusivement d'ordre mésologique : les deux entités taxonomiques répondent alors aux mêmes impératifs écologiques. Cependant, vu le caractère propre des groupes intéressés, il est beaucoup plus plausible de considérer cette répartition parallèle comme étant la résultante d'une association nutritionnelle simultanée. De plus, postuler une unité écologique au sein d'un quelconque groupe taxonomique de l'édaphon est une position peu vraisemblable vu le grand nombre d'espèces et de formes différentes. Dès lors, sachant que les deux couples intéressés sont, d'une part, les Gamasides « associés » aux Collembolés, d'autre part, ces derniers liés aux Uropodins, on peut conjecturer de leurs relations réciproques de la manière suivante :

- Les Gamasides sont essentiellement prédateurs de Collembolés. Ce sont des animaux très mobiles dont les déplacements à l'état adulte sont particulièrement étendus et, sans doute, conditionnés par l'abondance des Collembolés en divers points du territoire. Il n'est pas contradictoire, de surcroît, de constater que l'évolution temporelle des deux groupes est peu synchronisée quel que soit le biotope ( $\hat{\rho}=0,47$ ). En vertu de l'explication globale proposée pour justifier l'« association », il serait surprenant de déceler une évolution synchrone (ou même décalée dans le temps) de la densité de ces deux taxons, comme il est classique de l'observer entre le prédateur et sa proie. Le grand nombre d'espèces en cause masque certainement ce phénomène. La corrélation unissant l'évolution temporelle de la densité des deux groupes a été estimée pour chaque biotope en décalant d'un mois la valeur concernant les Gamasides. La corrélation moyenne obtenue est de 0,38 seulement.

Les Gamasides occupent en fait quasi tous les biotopes édaphiques au sens large au même titre que les Collembolés. Si, bien entendu, leur composition spécifique varie, la densité totale du groupe semble être étroitement dépendante de celles des Collembolés à un temps et dans un biotope quelconques ( $\hat{\rho}=0,77$ ). Si nos hypothèses sont justifiées il est normal que plus le stock alimentaire est élevé, en un lieu donné, plus le groupe qui en dépend se développe identiquement. Dans cette optique, il serait préférable de baser l'estimation de la corrélation sur la biomasse au lieu de la densité numérique.

En résumé, si les Collembolés se répartissent dans le biotope selon les conditions mésologiques, ils sont probablement « poursuivis » par les Gamasides. S'ils évoluent dans le temps selon le contexte climatique, les Gamasides ne suivent pas cette fluctuation de manière tranchée, ni avec un certain décalage dans le temps (type classique de l'évolution temporelle du prédateur par rapport à sa proie). La densité de ces deux groupes animaux dans un milieu à un temps donné est en étroite corrélation : le stock disponible occasionne, selon nous, le développement des prédateurs.

- L'« association » entre les Uropodins et les Collembolés se marque également dans le temps et dans l'espace. On sait que le régime alimentaire saprophage des Uropodins est principalement axé sur des matériaux d'origine animale. Les populations de Collembolés ont un potentiel de croissance très élevé et une durée de développement très brève relativement aux Acariens. Nombreuses seraient les populations de Collembolés dont la

vitesse de croissance amènerait une grande accumulation de déchets organiques disponibles pour d'autres niveaux trophiques. Les Uropodinés seraient parmi les premiers utilisateurs (créophages). Quelques observations d'élevages (Collemboles et Uropodinés simultanément) en laboratoire n'ont pu nous renseigner avec certitude sur ce point, quoique nous ayons pu constater le régime créophage et coprophage de certaines espèces (voir aussi KÜHNELT, 1950). Il semblerait (BACHELIER, 1963) qu'une augmentation des Uropodinés correspond généralement à une plus forte activité bactérienne. En ce sens, il n'y a pas incompatibilité entre le régime créophage, coprophage et détritiphage d'un lot d'Uropodinés divers concentré dans les zones où les Collemboles sont le plus abondants.

d) Le rapport Oribates/Thrombidiformes (Prostigmates) étudié par LOOTS et RYKЕ (1967) dans dix-sept biocénoses d'Afrique du Sud semble, selon les conclusions de ces deux auteurs, dépendre de la teneur en matériaux organiques du sol. Les sols riches en matières organiques ont une densité d'Oribates relativement très élevée par rapport à celle des Thrombidiformes et inversement. Selon TISCHLER (1955), les Thrombidiformes sont plus abondants dans les sols sableux, mieux ventilés, tandis que DZIUBA (1966) considère que les rapports entre les groupes d'Acariens sont essentiellement régis par la nature et la structure des sols.

Il est apparu, dans notre travail, que la densité des Prostigmates est indépendante de celle des Oribates; une corrélation négative aurait pu indiquer une répartition temporelle ou spatiale inversement proportionnelle, susceptible d'être mise en rapport avec les différentes caractéristiques de l'habitat (teneur en matière organique, teneur en eau...). Néanmoins, l'absence de corrélation semble indiquer le manque de quelconques relations entre Prostigmates et Oribates. De cette manière, dans le cadre du présent travail, il n'est pas possible d'analyser les liaisons entre ces deux groupes animaux.

La même remarque vaut pour les autres Ordres d'Acariens entre eux ou avec les Collemboles, exception faite pour les relations déjà commentées.

### CHAPITRE III.

#### LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE.

##### 1. CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES.

De longue date, les naturalistes ont été frappés par les différences, parfois considérables, que montrent les inventaires spécifiques des biocénoses. Très tôt, les relevés fauniques soulignèrent l'intérêt de la « richesse spécifique » des milieux, son importance dans la différenciation des biocénoses et surtout dans leur évolution. A mesure que progressaient les données biocénotiques, il est apparu nettement que le nombre d'espèces ne donne qu'un aperçu partiel de la diversité intrinsèque de la biocénose. Les écologistes, en comparant des faunes dans le temps et dans l'espace, firent alors intervenir le nombre d'individus et l'importance relative des espèces en plus de leur nombre proprement dit. Il est notoire, en effet, que, dans une biocénose, quelques espèces seulement sont très abondantes, d'autres le sont moins, tandis que la majorité des populations sont représentées par un faible nombre d'individus.



De là naquirent les indices de diversité qui expriment les relations entre le nombre d'espèces et le nombre d'individus occupant un biotope. Une des premières approches destinées à formuler de façon mathématique la diversité spécifique et à la quantifier est celle de FISHER, CORBET, et WILLIAMS (1943).

L'indice de diversité  $\alpha$  rassemble les trois composantes de la diversité spécifique, à savoir l'importance relative des espèces (impliquée dans le modèle des séries logarithmiques), le nombre d'espèces et le nombre d'individus.

Plus récemment, MARGALEF (1957) a proposé l'expression  $d = \frac{S-1}{\log N}$  <sup>(1)</sup> comme mesure de la diversité spécifique. En réalité cette expression est similaire à celle de FISHER (le nombre d'espèces est proportionnel au logarithme du nombre d'individus). La relation de MARGALEF, résultant d'observations et ne reposant en principe sur aucun modèle mathématique, n'est fondamentalement pas différente de celle de GLEASON (1922, 1925). Ce dernier assumait que le nombre d'espèces végétales est une fonction du logarithme de l'aire explorée ( $S = k \log A$ ).

A l'appui des données expérimentales, MENHINICK (1964) propose un indice nouveau ( $S = D N^{\frac{1}{2}}$ ), seul indice, parmi ceux qu'il éprouve, qui soit indépendant de la grandeur de l'échantillon et qui différencie deux biocénoses de manière satisfaisante.

Avec la théorie de l'information naît une nouvelle conception de l'indice de diversité dans laquelle l'accent est plus particulièrement mis sur l'importance relative des espèces. La fonction H de SHANNON et WEAVER (1949) ( $H = -\sum p_i \log p_i$ ), a servi à différents auteurs pour proposer des indices de diversité ou de stabilité (MAC ARTHUR, 1955, 1957; MARGALEF, 1957; PIELOU, 1966a; DI CASTRI et ASTUDILLO, 1966; COVARRUBIAS, 1966). Cette relation a été largement utilisée par MAC ARTHUR et MAC ARTHUR (1961) avec le souci de mettre en parallèle la diversité spécifique des oiseaux et celle du feuillage des arbres examinés à différents niveaux du sol.

Plus tard, MAC ARTHUR propose trois modèles destinés à s'ajuster avec la distribution de l'abondance relative des espèces. L'un d'eux, celui qui suppose que les « niches écologiques » des espèces se touchent sans se superposer semble, d'après les auteurs (LLOYD et GHELARDI, 1964; KING, 1964; CANCELA DA FONSECA, 1967), être le mieux approprié à la mesure de la diversité spécifique. L'abondance relative des espèces est basée sur le « broken stick model » (longueur unitaire aléatoirement divisée en S fragments) et se calcule selon

$$a_r = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^r \frac{1}{S-i+1}$$

( $r$  se rapporte à la  $r^{\text{me}}$  espèce;  $a_1$  étant l'abondance relative de l'espèce la moins abondante). L'accord entre les abondances relatives prédites et observées se teste par un  $\chi^2$ . Bien souvent (KING, 1964; HAIRSTON, 1959; CANCELA DA FONSECA, 1967a), l'accord ne se réalise pas; nous avons pu constater la discordance sur de nombreux recensements d'Oribates effectués au Laboratoire d'Écologie animale, et BERTHET comme GÉRARD nous l'ont confirmé (communications personnelles).

Tout en admettant la validité du modèle de MAC ARTHUR, LLOYD et GHELARDI (1964) suggèrent une intéressante mesure de la diversité spécifique. Ces auteurs proposent l'utilisation de la fonction de SHANNON,  $H = -\sum p_i \log p_i$  ( $p_i = \frac{n_i}{N}$ ,  $n_i$  étant le nombre d'individus de l'espèce  $i$ ) dans laquelle aux probabilités individuelles d'occurrence des espèces ( $p_i$ ) on substitue

(1) Où  $S$  = le nombre d'espèces et  $N$  = le nombre d'individus; ces symboles valent pour toute la suite de l'exposé.

$\pi_r (= \frac{a_r}{N}, a_r$  étant l'abondance relative prédite par la relation de MAC ARTHUR). Dès lors, deux valeurs de la diversité sont déduites, l'une  $H(S)$  correspond à l'observation, l'autre  $M(S)$  à la valeur théorique prévue (considérée comme la « diversité écologique maximale », concept assez imprécis : HAIRSTON, 1959; SLOBODKIN, 1966; PRESTON, 1962). A chacune de ces deux valeurs appartiennent un nombre d'espèces déterminé : d'une part,  $S$  le nombre d'espèces effectivement observé, d'autre part,  $S'$  le nombre d'espèces possibles en regard de la valeur de  $H(S)$  (toujours sous le postulat de l'ajustement au modèle de MAC ARTHUR). En d'autres termes, la diversité empirique  $H(S)$ , comportant  $S$  espèces, peut être égalée à  $M(S')$ , indétermination qui, sous le modèle de MAC ARTHUR, implique  $S'$  espèces. Le rapport des deux grandeurs spécifiques donne « l'équitabilité » mesurée selon :  $\varepsilon = \frac{S'}{S}$ , qui compare le nombre d'espèces que la valeur de l'indétermination observée rend possible (s'il y a ajustement au « broken stick model ») au nombre d'espèces effectivement observé.

Ainsi se formule la conception de la diversité selon ces deux auteurs. Selon ceux-ci, elle impliquerait, en effet, deux composantes : l'une, le nombre d'espèces, l'autre l'équitabilité, à savoir la possibilité que l'abondance relative de chaque espèce approche l'égalité de telle manière que les populations les moins abondantes deviennent plus abondantes et inversement.

PIELOU (1966b) propose de quantifier la diversité spécifique par l'utilisation de la fonction  $H$  selon le rapport  $\frac{H_R}{H_{\max}}$ , où  $H_R$  représente l'indétermination observée, propre au recensement de la communauté, et  $H_{\max}$  l'indétermination maximale en regard du nombre d'espèces dénombrées. Cette dernière serait réalisée si chacune des  $S$  espèces était représentée par un nombre égal d'individus. Cet auteur souligne également que la mesure de la diversité dépend fortement du nombre d'individus collectés ( $N$ ) lorsque leur nombre est petit. Enfin, parmi les nombreux modèles théoriques destinés à condenser les relations entre le nombre d'individus et le nombre d'espèces des biocénoses, nous nous devons de signaler ceux de PRESTON (1948, 1962) et de WHITTAKER (1961).

De cette brève revue de la littérature, il est possible de regrouper les différentes méthodes proposées pour la mesure de la diversité spécifique selon les principes qu'elles postulent.

1. Au point de vue méthodologique, trois groupes apparaissent; le premier est basé sur l'utilisation de la fonction  $H$  de SHANNON, le deuxième sur la relation logarithmique entre  $N$  et  $S$  et le troisième, empirique, sur l'expérimentation seule.

2. Au point de vue conceptuel, on peut diviser les différentes mesures de la diversité spécifique en deux catégories. L'une repose sur un modèle mathématique qui s'ajuste avec la répartition des individus parmi les espèces, l'autre, par contre, ne s'appuie en principe sur aucun modèle initial (<sup>1</sup>).

Il importe, à notre point de vue d'utilisateur, de préciser les avantages et les inconvénients des indices de diversité spécifique, selon deux aspects très importants : l'ajustement au modèle théorique et l'influence du nombre d'individus.

L'indice  $\alpha$  de FISHER, celui de MAC ARTHUR et celui de LLOYD et GHELARDI s'appuient chacun sur un modèle hypothétique, s'ajustant aux données des promoteurs mais peu souvent à celles d'autres auteurs (voir, par exemple, WOOD, 1967a). Le modèle des séries logarithmiques aussi bien que le modèle du bâton brisé, se fondent l'un et l'autre sur des considérations

(<sup>1</sup>) « L'équiprobabilité » correspondant à la diversité maximale pour un nombre donné d'espèces constitue en soi un modèle théorique.

expérimentales et théoriques. Ce dernier, cependant, requiert d'autres hypothèses telle la non-superposition des niches écologiques, etc. La diversité mesurée comme le proposent LLOYD et GHELARDI suppose, d'une part, l'ajustement au modèle de MAC ARTHUR tout en impliquant un écart à cet ajustement. Cette « distorsion » se mesure par le rapport du nombre d'espèces prévu par la théorie à celui de l'observation. Or, comme il est admis qu'il n'y a pas ajustement, la valeur spécifique théorique est nécessairement biaisée et le rapport mesuré par  $\epsilon$  le sera également. De plus, l'équiprobabilité numérique est un non-sens écologique; LLOYD (1964) suggère, très judicieusement, de remplacer les probabilités d'occurrence numériques des espèces par des expressions corrigées en fonction du taux de reproduction et du métabolisme. Sous cet angle, ENGELMANN (1961) avait précédemment obtenu de meilleurs ajustements au modèle de MAC ARTHUR en utilisant les biomasses et la consommation d'oxygène au lieu de l'abondance numérique. Ce résultat peut se justifier, indépendamment de toute signification biologique. Le nombre d'espèces observées, en effet, est toujours supérieur au nombre utilisé par le modèle de MAC ARTHUR. Substituer la biomasse, par exemple, à la densité revient, tout d'abord, à diminuer le nombre « d'espèces utiles ». Par là, on entend les espèces dont la densité relative est suffisamment élevée pour influencer la valeur de l'indice  $H_R$  de la communauté. En d'autres termes, dans la plupart des biotopes, la majorité du nombre d'individus (95 %, par exemple) se répartit entre un plus grand nombre d'espèces que ne se distribue 95 % de la biomasse. Voici quelques données à ce sujet (tabl. 40).

TABLEAU 40. — Nombre d'espèces totalisant 95 % de la densité relative exprimée en nombre ou biomasse d'individus.

Biotope	Densité relative numérique	Densité relative pondérale (Biomasse)
A	5	5
B	41	7
C	20	10
D	20	18
E	28	15
G	19	14
L <sub>1</sub>	29	20
H <sub>1</sub>	25	24
L <sub>2</sub>	9	9
H <sub>2</sub>	15	14
L <sub>3</sub>	13	6
H <sub>3</sub>	15	9

D'autre part, on souhaite, par utilisation de la biomasse, obtenir une abondance relative des espèces mieux équilibrée. Ces observations se rapprochent assez bien de la tendance à l'équitabilité de LLOYD et GHELARDI, puisque la densité numérique transformée en biomasse tend, en principe, à rendre les espèces abondantes (les « petites » espèces en général) moins importantes, tandis que les espèces les moins abondantes (les plus « grosses » le plus

souvent) prennent beaucoup plus d'importance lorsque leur abondance relative est exprimée en biomasse. En réalité, il n'en est rien, cette équitabilité excède le nivellement espéré, du moins pour l'ensemble des biotopes que nous avons inventoriés.

Le tableau 41 montre que (exception faite pour le biotope corticole A) la diversité spécifique numérique est toujours supérieure à la diversité spécifique pondérale (l'une et l'autre exprimées en unités d'indétermination : bits par individus). Enfin, si l'on tient compte de l'activité métabolique, cet état défavorable va en s'accroissant.

TABLEAU 41. — Comparaison de la valeur de la diversité spécifique (mesurée par  $H_R$ ) selon qu'elle se fonde sur le nombre [ $H_R$  (num.)] ou la biomasse [ $H_R$  (pond.)] des individus.

Biotope	$H_R$ (num.)	$H_R$ (pond.)	Biotope	$H_R$ (num.)	$H_R$ (pond.)
A	1,5	2,2	L <sub>1</sub>	4,6	3,3
B	3,1	2,2	H <sub>1</sub>	3,8	3,7
C	3,6	2,6	L <sub>2</sub>	3,0	2,7
D	3,9	3,6	H <sub>2</sub>	3,4	3,0
E	4,3	3,4	L <sub>3</sub>	2,5	2,0
G	3,6	2,8	H <sub>3</sub>	3,5	2,3

La valeur de  $H_R$  est estimée sur les proportions et en ne tenant compte que des « espèces utiles », dont le nombre est donné au Tableau 40.

Outre l'ajustement au modèle postulé, le nombre d'individus est une composante importante de la diversité spécifique. Les indices s'apparentant à la théorie de l'information ne différencient pas les biocénoses qui se distinguent uniquement par le nombre d'individus au m<sup>2</sup> (densité). Si deux faunes, en effet, comportent un même nombre d'espèces dont l'importance relative est identique et que la densité totale, c'est-à-dire la richesse intrinsèque du site, est différente, leurs diversités seront identiques si on la mesure par un indice issu de la fonction de SHANNON-WEAVER. Elle serait plus élevée pour la biocénose la moins riche en individus par l'utilisation de  $\alpha$  de FISHER ou par l'utilisation de  $d$  de MARGALEF. Identiquement, si l'on a prélevé le même nombre d'espèces pour un même nombre d'individus dans deux biotopes, les indices de diversité  $\alpha$ ,  $d$  et  $\epsilon$  seront pareils d'un côté comme de l'autre, en vertu du postulat de l'ajustement au modèle initial. Par contre, dans le cas présent, la valeur de  $H_R$  sera différente selon les divergences entre les proportions spécifiques. Un tel raisonnement se base sur des situations probablement irréalisables en nature; il importe de le considérer sous l'angle euristique.

Parmi les indices proposés, on le voit, chacun présente au moins une source d'imprécision. Si l'on cherche à distinguer des biocénoses fort différentes, n'importe quelle mesure de la diversité spécifique peut convenir. Mais, comme dans tout problème d'écologie quantitative, les extrêmes ne nécessitent pas la mise en œuvre de méthodes très poussées (en matière de diversité, le nombre d'espèces est un critère satisfaisant !). Ce sont les biocénoses très voisines, les cas douteux, dont il est intéressant de quantifier la divergence. Dans cette optique, il est difficile de choisir un indice de diversité valable. La fonction  $H$  de SHANNON-WEAVER semble réunir le plus de qualités. L'indice  $\alpha$  de FISHER, CORBET et WILLIAMS répond

à d'excellentes qualités lui aussi. Le modèle sous-jacent est relativement proche de la réalité et offre l'avantage d'une certaine souplesse. Ces deux indices serviront pour l'analyse de nos résultats.

## 2. RÉSULTATS ET DISCUSSION.

1. Le tableau 42 donne les valeurs de l'indice de diversité  $\alpha$  et  $H_R$  pour chacun des biotopes de la chênaie (mai et septembre 1964) <sup>(1)</sup>. Rappelons que seuls les Oribates adultes sont pris en considération. La diversité spécifique est la plus élevée en litière, la plus faible dans le peuplement des écorces sèches; le nombre d'espèces reconnues dans ces deux biotopes est bien significatif à cet égard. D'une manière générale, la diversité spécifique croît comme croît l'appartenance au milieu épiedaphique. La surface du sol, en effet, à savoir la litière et les branches mortes mêlées aux feuilles, abrite une faune d'Oribates très diversifiée. Les mousses terricoles paraissent héberger une faunule plus diversifiée que les mousses corticoles (il semble qu'il y ait une forte différence si l'on utilise l'indice  $\alpha$ ). Signalons à ce sujet le travail de DI CASTRI et al. (1964) qui montre que la diversité spécifique des biocénoses muscicoles croît selon le substrat dans le sens : mousses sur rocher, sur arbre, sur arbre et sol et sur sol proprement dit. Ces conclusions apparaissent aussi bien en utilisant la fonction H que la relation de MARGALEF.

TABLEAU 42. — Valeur de la diversité spécifique des biocénoses de la chênaie.

Biotope	Nombre d'espèces	$\alpha$	$H_R$
A	19	2,9	1,6
B	28	4,2	3,1
C	47	6,7	3,6
D	40	8,0	3,9
E	46	9,1	4,4
G	54	9,2	3,7
L <sub>1</sub>	61	10,2	4,6
H <sub>1</sub>	55	8,1	3,7

La diversité spécifique n'est pas nécessairement liée à l'intensité avec laquelle les facteurs du milieu agissent sur la faune. Ce serait le cas pour les biotopes corticoles où l'influence du microclimat se marque de façon très différentielle. Par contre, malgré leurs notables propriétés de tamponnement microclimatique, les mousses terricoles et l'humus supportent un peuplement animal qui ne paraît pas mieux diversifié. Les disponibilités alimentaires et les interactions fauniques elles-mêmes sont également déterminantes dans l'équilibre des rapports entre le

<sup>(1)</sup> On remarquera, par comparaison avec le tableau 41, que la valeur de  $H_R$  est sensiblement du même ordre de grandeur selon qu'elle se calcule sur les données vraies ou sur la densité relative jusqu'à concurrence de 95 % des effectifs.

nombre d'espèces et le nombre d'individus de la biocénose. L'ensemble de ces influences se résume dans l'expression « conditions favorables »; de cette manière la deuxième loi biocénotique de THIENEMANN (1926) se vérifie toujours (voir par exemple MALDAGUE, 1961; KARG, 1967) : la diversité spécifique est d'autant plus grande que les conditions de vie sont plus favorables. Comme nous l'avons maintes fois exprimé lors de notre étude sur *Nothrus palustris* <sup>(1)</sup>, le stock énergétique, et plus précisément la quantité d'énergie traversant la population ou la communauté, serait l'élément primordial des « conditions de vie ». Selon CONNELL et ORIAS (1964), le niveau de la diversité spécifique serait uniquement déterminé par la valeur du flux énergétique qui traverse la communauté.

2. Dans les six biotopes principaux, outre la valeur « annuelle » de la diversité spécifique, on peut en suivre la variation temporelle et « dimensionnelle » (en fonction du nombre d'unités prélevées).

Le tableau 43 présente les valeurs de  $\alpha$  et de  $H_R$  sous un angle assez particulier : on compare, en effet, la diversité moyenne observée en 1963 à celle de 1964. La confrontation porte, pour les biotopes  $L_1$  et  $H_1$ , sur l'ensemble des deux années : ( $L_1$  : prélèvements n° 1 à 11 pour 1963, n° 12 à 21 pour 1964;  $H_1$  : prélèvements n° 22 à 32 pour 1963, 33 à 42 pour 1964). Pour les biotopes  $L_2$ ,  $H_2$ ,  $L_3$  et  $H_3$  les données utilisées concernent les prélèvements du printemps uniquement ( $L_2$  : n° 44, 45 et 46 contre les n° 55, 56 et 57;  $H_2$  : n° 59, 60 et 61 contre n° 70, 71 et 72;  $L_3$  : n° 74, 75 et 76 contre n° 85, 86 et 87;  $H_3$  : n° 89, 90 et 91 contre n° 100, 101 et 102).

Pour les 6 biotopes, la valeur moyenne a été calculée sur le total de tous les prélèvements réalisés (voir tabl. 43).

TABLEAU 43. — Valeur de l'indice de diversité spécifique pour les deux années de l'étude et pour le total des prélèvements (six biotopes principaux).

Biotope	$H_R$			$\alpha$		
	1963	1964	Total	1963	1964	Total
$L_1$	4,28	4,61	4,49	9,8	10,3	10,4
$H_1$	3,64	3,68	3,67	7,9	7,8	7,8
$L_2$	2,66	2,94	3,02	3,3	3,8	4,2
$H_2$	2,92	3,64	3,38	3,9	5,4	5,2
$L_3$	2,28	2,54	2,53	3,8	4,9	4,7
$H_3$	3,58	3,33	3,46	4,4	4,3	4,4

Que ce soit à l'analyse de l'indice de diversité  $\alpha$  ou  $H_R$ , les mêmes conclusions se dégagent. La diversité spécifique, en effet, semble constante dans les deux biotopes les mieux tamponnés vis-à-vis des conditions climatiques ( $H_2$  et surtout  $H_1$ ). Les 4 biotopes paraissent assez différents selon l'année; la diversité spécifique est toujours plus élevée en 1964, la couche minéralisée de la prairie manifestant des différences assez étonnantes à ce point de vue. On se

<sup>(1)</sup> Recherches publiées ailleurs.

souviendra, à ce propos, de l'évolution climatique assez tranchée entre le printemps de 1963 et de 1964 (voir le 1<sup>er</sup> chapitre de la 1<sup>re</sup> partie). En valeur moyenne, sur l'ensemble des prélèvements, les deux biotopes de la chênaie, assez différents entre eux, manifestent une diversité spécifique bien plus élevée (lois de THIENEMANN, 1926), tandis que si l'on considère les trois écosystèmes comme un tout, par le total des couches holorganiques de surface, la diversité décroît dans le sens chênaie ( $\alpha=9,4$ ;  $H_R=4,10$ ), prairie ( $\alpha=5,7$ ;  $H_R=3,31$ ), peupleraie ( $\alpha=5,0$ ;  $H_R=3,22$ ). On pourrait supposer que cette gradation se juxtapose à l'histoire ou à l'origine des écosystèmes; le déboisement et l'installation d'une prairie, déjà ancienne lors de l'observation, occasionneraient une chute de la diversité spécifique. Le reboisement accentue le phénomène : le déséquilibre dans l'abondance relative des espèces et la disparition des espèces de la prairie semblent, vu le jeune âge de la plantation, dominer encore l'instauration d'un écosystème forestier plus diversifié, par nature, que la prairie sur laquelle il s'installe.

La diversité de la chênaie, par conséquent, atteint un niveau de loin supérieur à celui des autres écosystèmes, peu différents sous cet aspect. Prairie et peupleraie ont des affinités incontestables ne fût-ce que par leur caractère rudéral (voir LEBRUN, 1965b). La peupleraie, cependant, présente un aspect peu individuel; c'est un milieu artificiel et transitoire où se rencontre un mélange faunique hétéroclite. L'analyse des affinités spécifiques et groupes récurrents (voir le 1<sup>er</sup> chapitre de la présente partie) avait montré, en effet, la coexistence plus ou moins indépendante de « reliquats spécifiques » propres à la prairie et la néoformation de groupes d'espèces de la litière de forêt.

Les sols de culture et de prairies ont toujours une diversité spécifique très inférieure à celle des sols forestiers. Expérimentalement, si l'on enlève la litière de forêt, la diversité spécifique tombe rapidement pour atteindre une valeur proche de celle des sols de culture; même la composition spécifique offre une étroite similitude (KARG, 1967). Le déboisement, lui aussi, engendre de profonds remaniements de la communauté (MORITZ, 1965). On pourrait, par le biais de ce critère synthétique, que représente la diversité, discuter longuement de la justification de la séquence observée dans la richesse spécifique des trois écosystèmes. Historiquement, rappelons-le, elle peut se justifier; les groupes d'espèces le confirment, mais les propriétés mésologiques et la diversité végétale ne recourent pas cette observation. C'est le caractère artificiel et transitoire de la peupleraie qui l'emporte sur son caractère forestier. En rapport avec cette apparente contradiction, les recherches de HUHTA et al. (1967) ont démontré que non seulement le déboisement mais également le reboisement ont des effets défavorables sur les densités de populations d'Oribates.

3. La variabilité de la diversité spécifique peut être envisagée comme une caractéristique de la biocénose au même titre que sa valeur moyenne. Il est illusoire, en effet, de postuler que la diversité est une constante propre au peuplement animal. Une litière de forêt, au printemps, subit tant de transformations qu'il est vain de l'identifier à ce qu'elle devient à la fin de l'été, peu avant la chute foliaire. Indépendamment de toute évolution de l'habitat lui-même, les conditions climatiques à elles seules, en influençant l'abondance relative des espèces et leur phénologie, peuvent donner naissance à des niveaux de diversité bien différents selon la période du prélèvement. En principe, on peut raisonnablement supposer que tout au long du cycle annuel, la diversité spécifique d'une biocénose oscille entre certaines limites plus ou moins rapprochées selon les influences externes et selon l'évolution normale du peuplement animal et de l'habitat lui-même. Nous proposerons ici de prendre la variabilité de la diversité spécifique comme mesure de l'état d'équilibre de la biocénose; afin de permettre les comparaisons, nous ferons usage de la variabilité relative (coefficient de variation). Ainsi conçu, l'équilibre du biotope se définit comme étant la variance relative de la diversité spécifique, à savoir une

mesure simultanée des relations entre le nombre d'espèces, leur importance relative et le nombre d'individus. Le tableau suivant (tabl. 44) donne, pour chacun des 6 biotopes, la mesure de la variabilité relative de la diversité spécifique, mesurée par le biais de l'indice  $\alpha$  et de la fonction H. Selon l'utilisation de l'une ou l'autre mesure de la diversité, la variabilité relative diffère considérablement; d'une manière générale, dans un écosystème, la variation annuelle de la diversité est plus élevée dans le biotope de surface plus exposé aux influences climatiques. Ce fait se marque d'autant plus que la stratification des couches holorganiques de surface est plus tranchée. Une fois encore, les différences observées pour la prairie sont minimales, nouvel indice d'une faible divergence entre les couches supérieures de cet écosystème où la stratification semble très secondaire, en surface du moins (voir 1<sup>re</sup> partie, chap. III; 2<sup>e</sup> partie, chap. II, III et V).

TABLEAU 44. — Variabilité relative de la diversité spécifique.

	Nombre d'observations	CV $\alpha$	CV <sub>H</sub>	Nombre maximal d'espèces	Nombre minimal d'espèces
L <sub>1</sub>	21	17 %	6 %	58	20
H <sub>1</sub>	21	7 %	6 %	55	45
L <sub>2</sub>	15	16 %	9 %	23	16
H <sub>2</sub>	15	13 %	7 %	25	16
L <sub>3</sub>	15	33 %	44 %	25	10
H <sub>3</sub>	15	8 %	5 %	32	26

Légende :

CV $\alpha$  : coefficient de variation de l'indice  $\alpha$ .  
 CV<sub>H</sub> : coefficient de variation de l'indice H<sub>R</sub>.

La différence de l'état d'équilibre se manifeste avec plus de netteté si l'on utilise soit l'indice  $\alpha$  soit la fonction H. La relation de FISHER, on l'a vu, accorde une grande importance au nombre d'espèces. La fonction H, quant à elle, se fonde principalement sur l'abondance relative des espèces. Il s'ensuit qu'à un moment donné dans un biotope non perturbé, une diminution du nombre d'espèces aura pour conséquence une diminution de la valeur de l'indice  $\alpha$  car ce seront surtout les espèces peu abondantes qui disparaîtront. Simultanément, si la variation du nombre spécifique est le seul élément en cause, la grandeur de H restera sensiblement la même. Dans cette optique, on comprend mieux pourquoi dans un biotope comme la litière de la chênaie, l'état d'équilibre mesuré par le biais de l'indice  $\alpha$  est bien moins satisfaisant puisque le nombre de populations d'Oribates recensées varie annuellement entre 20 et 58, soit dans un rapport, énorme, de 1 à 3. On aperçoit mieux, par conséquent, étant donné que la variabilité relative de la valeur de H est faible, que si un grand nombre d'espèces apparaissent ou disparaissent chroniquement, l'abondance relative des espèces numériquement importantes change peu tout au long de l'année, malgré l'évolution chimique et la dégradation de la litière. Ce même raisonnement peut valablement s'appliquer aux autres biotopes examinés (H<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, H<sub>2</sub> et H<sub>3</sub>). La litière de la plantation de peupliers représente un cas extrême où non seulement le nombre d'espèces mais encore leurs proportions relatives varient



considérablement au cours du cycle annuel. Cette situation est le résultat de l'originalité même de ce biotope : litière rapidement désorganisée, implantation forcée des peupliers, ... On se souviendra de l'interprétation déjà donnée (1<sup>re</sup> partie, chap. III) quant aux divers aspects mésologiques et fauniques de la biocénose de la litière de peupleraie. Le type végétal naturel de l'écosystème est constitué par le boisement arbustif apparenté aux formations nitrophiles riveraines et de la strate muscinale. La litière elle-même est un « supplément » artificiellement importé qui confère à l'ensemble faunique une certaine parenté avec les peuplements des forêts mésophiles. Il semblerait donc que le manque d'équilibre de cette biocénose soit un des signes de son évolution elle-même.

TABLEAU 45. — Variation de l'indice de diversité spécifique  $\alpha$  en fonction du nombre d'unités prélevées.

Biotope	Numéro du prélèvement	Unités 1 à 5	Unités 1 à 10	Unités 1 à 15	Unités 1 à 20	Unités 1 à 25
L <sub>1</sub>	3	9,7	10,5	11,2	9,9	9,6
	4	10,5	10,8	10,9	10,7	10,5
	15	9,8	9,2	9,7	9,8	9,5
H <sub>1</sub>	24	7,2	7,9	7,9	7,6	7,6
	25	7,9	7,7	7,8	7,4	7,4
	32	7,5	7,7	8,2	8,1	8,1
L <sub>2</sub>	45	1,9	1,8	1,8	2,0	2,4
	46	1,9	1,8	2,0	2,1	2,3
	50	2,0	2,2	2,4	2,9	3,1
H <sub>2</sub>	60	2,1	2,2	2,5	3,0	3,2
	61	3,0	3,1	3,0	3,1	3,0
	65	2,6	2,5	2,4	2,9	3,0
L <sub>3</sub>	76	3,7	3,9	3,9	3,7	3,6
	79	5,2	4,8	4,7	4,8	4,9
	81	2,2	2,2	2,6	2,5	2,5
H <sub>3</sub>	89	4,3	4,4	4,2	4,3	4,5
	90	4,6	4,4	4,3	4,2	4,1
	91	4,1	4,0	4,0	4,1	4,5

4. La variation « dimensionnelle » (selon le nombre d'unités prélevées) peut donner quelques indications sur la confiance à accorder aux indices de diversité spécifique (voir par exemple MENHINICK, 1964). Le tableau 45 donne la valeur de l'indice  $\alpha$  calculé par tranche de 5 unités de prélèvement, en cumulant le nombre d'individus et d'espèces des unités 1 à 5, puis 1 à 10, 1 à 15, 1 à 20 et enfin 1 à 25. Trois prélèvements ont été choisis par biotope (tabl. 45). D'une manière générale, il semble que, au sein d'un même prélèvement, la variabilité de l'indice  $\alpha$  atteint une dimension déjà appréciable, moins accentuée cependant dans les biotopes L<sub>1</sub>, L<sub>3</sub>, H<sub>1</sub> et H<sub>3</sub>. Ce sont les deux couches holorganiques de surface de la prairie qui

présentent les plus gros écarts observés. Il est difficile de préjuger de l'hétérogénéité des biotopes, facteur important dans l'estimation de la diversité spécifique, en raison de la distribution agrégative des populations d'Oribates (voir BERTHET et GÉRARD, 1965; GÉRARD, 1967, 1969). Par rapport aux deux écosystèmes boisés cependant, non seulement l'influence climatique plus marquée mais encore l'appréciable variété des plages végétales, détermine probablement une plus grande hétérogénéité du substrat habitable de la prairie. Une telle proposition permet de mieux comprendre l'hiatus dans la précision de l'estimation de la diversité spécifique des biocénoses de la prairie comparativement à celle des deux autres écosystèmes.

Il est évident que, comme tout autre critère des communautés, la diversité spécifique est dépendante du groupe animal envisagé. Si, relativement à un groupe animal donné, la diversité est élevée, elle ne le sera pas nécessairement si l'on se réfère à d'autres taxons. De cette manière apparaît le caractère essentiellement comparatif des études se fondant sur un seul groupe animal, même s'il est abondamment représenté et riche en espèces. Ainsi, si l'on se réfère au nombre d'espèces de Collembolés, il semblerait, au premier abord, que leur nombre est bien plus élevé dans la prairie que dans la chênaie. Cette constatation n'est bien entendu qu'un indice car la densité des Collembolés est élevée en prairie et nous ignorons l'abondance relative des espèces.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

### Le complexe milieu-êtres vivants.

Dans ce Mémoire, on a distingué plusieurs degrés d'investigations : écologie des populations, écologie des groupes, écologie des « communautés ». A chacun de ces niveaux, nous nous sommes attaché à un certain nombre de problèmes parmi ceux qui semblaient réunir le plus d'intérêt. Notre but peut se résumer en quelques mots : décrire et connaître, comparer, comprendre et expliquer; notre ligne de conduite majeure a été : la place de la mésofaune dans le milieu édaphique.

Il n'est pas dans notre intention de retracer l'ensemble des conclusions dégagées après l'étude de chaque problème; on se référera à chacun des chapitres pour en connaître l'essentiel. Nous voulons plutôt donner ici une illustration de la nature même de l'écologie : le complexe milieu-êtres vivants.

Dès l'abord, on est frappé par l'extrême localisation de la faune. Que ce soit au niveau des groupes taxonomiques ou au niveau spécifique, chaque biotope héberge une faune caractéristique. On rappellera, à ce propos, que les biotopes corticoles ne sont occupés que par les Acariens (surtout les Oribates) et par les Collemboles. Les autres Arthropodes se localisent essentiellement aux biotopes lignicoles et hémiedaphiques. C'est ainsi que les Gamasides et les larves d'Insectes forment une part importante de la biocénose des branches au sol, les Prostigmates occupent, par préférence, le bois pourri, tandis que les biocénoses édaphiques sont celles qui présentent le plus de variété faunique, chaque groupe étant fort bien représenté (Myriapodes, Isopodes, larves d'Insectes, Acariens, etc.).

On se souviendra du rôle déterminant exercé par l'abondance des matériaux organiques sur la répartition de la macrofaune et des Oribates, et celui de l'état d'hydratation des biotopes sur l'abondance relative de quelques groupes tels certains Acariens, les Isopodes et les Myriapodes.

Il est apparu avec évidence que des biotopes contigus présentent très souvent une faune fort différente. Par contre, des biotopes éloignés, mais de même nature (mousses, litières,...) sont habités par une faune parfois très semblable.

Au sein d'un même écosystème, d'autre part, le lot spécifique montre une étonnante exclusivité locale. On trouve des espèces caractéristiques des écorces (4), des mousses épiphytiques (6), du bois pourri (5), du bois fraîchement tombé au sol (6), des mousses terricoles (1), et de la litière (13) et de l'humus (11). Les biocénoses, de plus, forment des groupes particulièrement homogènes (biocénoses corticoles et lignicoles). Cet important caractère de l'écosystème forestier se dégage aussi bien par l'analyse détaillée de sa composition spécifique (synusies) ou taxonomique (répartition proportionnelle des principaux taxons) que par l'utilisation de critères synthétiques (diversité spécifique), un des nombreux faits démontrant la complémentarité des études des populations et des communautés.

Sur le plan dynamique, il apparaît aussi combien les facteurs du milieu influencent les Microarthropodes et déterminent les variations saisonnières des propriétés des populations animales. Les différences climatiques se répercutent à tous les niveaux investigués (phénologie des populations, stratification de la faune, équilibre entre adultes et immatures, parallélisme entre la répartition spatiale et temporelle de certains groupes, diversité spécifique). Dans cette optique, il est apparu que les différences mésologiques entre les deux années d'observation ont provoqué un décalage temporel, égal pour chaque population, dans les périodes de densité maximale, aussi bien pour les stases adultes que pour les immatures. De même, la répartition saisonnière des espèces indifféremment distribuées selon le niveau holorganique est en étroite relation avec les fluctuations des conditions du milieu. Par contre, indépendamment des différences d'intensité et de l'évolution saisonnière des phénomènes biologiques, variabilité d'autant plus accentuée que le biotope est mésologiquement moins stable, les peuplements animaux présentent des caractères constants. Tel est le cas des propriétés communes aux sous-populations adultes et immatures, de la localisation des espèces à un niveau holorganique, de la régularité des relations interspécifiques et intertaxonomiques, de l'identité de la composition et de la diversité spécifique d'une même biocénose à plusieurs mois d'intervalle.

A part les variations temporelles des propriétés des populations animales, il était important de vérifier leur constance dans plusieurs biotopes. Les caractéristiques mises en évidence se retrouvent avec la même fidélité quel que soit l'habitat. Il en est ainsi de la stratification de la faunule, des rapports quantitatifs entre les principaux groupes taxonomiques et de certains caractères de l'éthologie spécifique. A titre d'exemple, rappelons que sur 64 espèces d'Oribates abondamment représentées dans 11 biotopes, 63 manifestent une même tendance à se localiser soit dans la litière, soit dans la couche de fermentation, soit dans la couche d'humus.

Souvent, même, on peut parler d'une véritable fusion milieu-êtres vivants lorsqu'apparaissent des groupes spécifiques en étroite dépendance avec l'habitat. C'est ainsi que la répartition verticale, le régime alimentaire, la taille des organismes, leur adaptabilité aux conditions de vie, leurs propriétés écophysologiques, leur morphologie et leur degré de spécialisation interfèrent et concourent à constituer des groupes écologiques bien définis (mode de vie et « adaptations » communs) (voir la 2<sup>e</sup> partie, chap. I, chap. IV, et la 3<sup>e</sup> partie, chap. I).

Par ailleurs, la structure d'un écosystème rudéral comme la plantation de peuplier montre que la faune offre autant de similitudes avec ce qu'elle était auparavant (faune de la prairie) qu'avec ce qu'elle pourrait devenir (faune des forêts mésophiles). Cet état intermédiaire a pour conséquence une moindre individualité du peuplement animal, une diversité faible et une grande abondance d'espèces ubiquistes. Une situation analogue se présente au sein du cycle fermé de la chênaie où le biotope des mousses terricoles est celui dont la faune est le moins caractéristique, composée de formes ubiquistes et présentant des affinités avec toutes les autres biocénoses. C'est ce qui nous pourrions appeler le microhabitat « moyen », rôle intermédiaire exercé par le milieu muscicole (voir les chapitres consacrés aux associations spécifiques, à la diversité et aux synusies).

On rappellera encore, au niveau de l'écosystème, l'importance capitale de la quantité d'énergie fournie par les apports détritiques, et ce à propos de sa répercussion dans les facies phénologiques particuliers, dans le type de répartition verticale de l'ensemble des populations et dans la répartition numérique et pondérale des groupes détriticoles.

Le cycle fermé des biotopes de l'écosystème chênaie a retenu plus longuement notre attention. On a déjà souligné l'extrême localisation de la faunule; il est apparu que plus le biotope est riche en possibilités alimentaires, plus le nombre d'espèces caractéristiques est élevé. On peut considérer que la faune est d'autant plus diversifiée que son appartenance avec

le milieu édaphique est plus accentuée. De même, sur cette séquence abiotique air-sol, se greffent des conditions de vie de plus en plus favorables à mesure que l'on s'approche des couches holograniques de surface (gradient d'exposition, de température, d'hygrométrie et stock énergétique utilisable) et se juxtaposent d'autres séquences, d'ordre biotique, telles l'importance relative des formes primitives d'Oribates, une représentation différentielle d'espèces ubiquistes (avec des cas plus ou moins nets de « vicariance ») et une répartition plus homogène de la faunule. Dans le sol lui-même, au niveau de la zone organique, il est apparu que ces principes peuvent interférer avec de nouvelles données comme la porosité et l'espace vital liés à l'aptitude à la locomotion et à la taille des organismes.

Les commentaires qui précèdent impliquent une part importante des conclusions dégagées lors de l'étude des populations. Nous en accentuerons encore quelques aspects particulièrement éloquents en nous basant principalement sur l'étude monospécifique de *Nothrus palustris* <sup>(1)</sup>. On a pu constater que de nombreux problèmes écologiques prennent une tout autre dimension lorsqu'ils sont éclairés par une connaissance plus approfondie de la biologie de l'espèce. La régulation de la densité de population s'exerce différemment, semble-t-il, lorsque la densité est en croissance ou en décroissance. On a souligné que le contrôle, lorsque la population croît, s'exerce en dépendance avec la densité : le « milieu » se manifeste alors plus directement sur les paramètres intrinsèques de la population. Malgré une fécondité potentielle élevée et des conditions mésologiques favorables, la croissance de la population est impitoyablement freinée par réduction de la fécondité, une mortalité accrue et la limitation des ressources alimentaires et de l'espace vital. Certaines expérimentations menées en laboratoire confirment cette interprétation. Il semblerait que ce soit le cas de la majorité des Oribates. Dans le cas précis de *Nothrus palustris*, la variabilité et la longueur de l'ontogénèse accentuent cette intime dépendance entre le milieu et la population avec pour résultat une moindre variabilité temporelle de la densité <sup>(1)</sup>. On remarquera, à ce propos, que les espèces de petite taille, dont l'ontogénèse est en principe plus brève, ont généralement des fluctuations de densité bien plus accentuées.

Concernant l'étroite symbiose milieu-être vivant, nous ne pouvons que rappeler les restrictions émises sur la carence et les difficultés des mesures écoclimatiques appropriées à la petite taille de la faune.

Dès lors, les expérimentations *in situ* sont presque inexistantes. Les interprétations des corrélations mises en évidence entre les populations et certains facteurs du milieu (acidité, texture du sol, teneur en matériaux organiques, teneur en eau, etc.) restent malgré tout assez discutables, étant donné que, bien souvent, les causes réelles des phénomènes ne peuvent être déterminées avec précision. De tels résultats indiquent des orientations de recherches plus qu'ils ne dégagent des principes écologiques.

Les expériences entreprises en laboratoire ont déjà abordé plusieurs problèmes écophysiologiques : températures létales, résistance à la dessiccation, au froid, à la chaleur, influence de la lumière, préférences alimentaires, etc. (voir MADGE, 1964a, 1964b, 1965a, ...).

D'autre part, de nouvelles perspectives semblent s'ouvrir au départ d'une autre conception : celle de l'observation et l'expérimentation *in situ*. La méthode d'élevage que nous avons mise au point (1968a) offre assurément de nombreuses possibilités. L'usage des radio-traceurs pour suivre le déplacement d'animaux en fonction des variations des facteurs du milieu (voir BERTHET, 1964b), la mise au point d'un appareillage permettant de contrôler les principales conditions de vie (température et humidité relative, voir VANNIER, 1967), les mesures respirométriques sur le terrain et la stérilisation des litières par irradiation (COLEMAN

<sup>(1)</sup> Recherches publiées ailleurs.

et MACFADYEN, 1966), l'inoculation contrôlée des sols au moyen de micro-organismes (COLEMAN, 1967), l'étude en nature du rôle des Microarthropodes et de la Microflore dans la formation, l'évolution chimique et pondérale des litières au moyen de radiotraceurs et de techniques de défaunage (WITKAMP et CROSSLEY, 1966), l'analyse minutieuse du microenvironnement biotique (bactéries, enzymes, macromolécules,..., voir FÜHRER, 1961), sont autant de voies riches en découvertes.

L'application de méthodes mathématiques comme l'analyse multifactorielle permet, quant à elle (et c'est là précisément que réside la grande supériorité de ces investigations), d'estimer simultanément l'importance relative de nombreux facteurs de l'habitat et même de les mettre en relation avec la distribution spatiale des animaux (BONNET, 1964 et GÉRARD, 1969). Un autre avantage de ces dernières méthodes est qu'elles se fondent sur la situation réelle de la faune à un moment donné car, dans l'expérimentation *in situ*, le chercheur n'est jamais assuré de n'avoir pas perturbé soit le comportement, soit l'équilibre, soit la structure de la communauté vivante.

C'est bien dans ces diverses voies que se dessineront les progrès futurs, mais gardons à l'esprit que l'écologie doit combiner les compétences et les méthodes, réunir les points de vue et unifier les idées. L'écologie n'est ni expérimentation seule, ni observation fortuite, ni connaissance intuitive, ni démarche mathématique; c'est tout à la fois. Aussi, nous ne pouvons clôturer cet ouvrage que par l'opinion d'un écologiste chevronné dont la réflexion doit susciter un esprit nouveau : « In answer to our question — 'how does the ecologist go about his job ?' — it will be seen, then, that there are many approaches and many techniques in so wide-ranging a subject, that methods of analysis vary from the largely intuitive approach of the field naturalist to the refined statistical methods of the experimentalist, but that a certain group of ideas, even if seldom discussed, is constantly present, determining which phenomena will be recorded as significant and how they will be interpreted. It is only by fully appreciating this background and its effects that allowances can be made for it and advances in new directions initiated » (MACFADYEN, 1963a).

Louvain, le 18 septembre 1968.

---

## RÉSUMÉ

La première partie du travail concerne la description et les conditions de vie des milieux. On aborde tout d'abord les principaux caractères des biotopes (chap. I) et les méthodes d'investigation (chap. II). Les grands traits de la faune des Arthropodes édaphiques sont évoqués au troisième chapitre qui vise à montrer que les groupes taxonomiques se localisent aux biotopes en fonction de conditions de vie particulières.

La deuxième partie, consacrée à l'écologie des populations d'Acariens Oribates, s'attache essentiellement à la propriété fondamentale des populations, à savoir la densité. On envisage successivement la répartition verticale des espèces (chap. I), les relations entre les stases adultes et immatures (chap. II), la phénologie spécifique (chap. III) et les synusies formées au sein d'un Écosystème (chap. IV). Dans le but de confirmer les groupes écologiques dégagés, le cinquième chapitre considère le peuplement des Acariens Oribates sous trois optiques complémentaires : la répartition de la masse vivante, la proportion des formes primitives et l'influence de l'état d'hydratation du substrat.

La troisième partie, enfin, ou écologie des communautés, envisage au préalable le réseau des relations interspécifiques et l'interprète en fonction des caractères écologiques communs des espèces (chap. I). On aborde ensuite les problèmes touchant aux relations quantitatives entre les groupes taxonomiques les plus abondants de la biocénose (chap. II). En vue de synthétiser les propriétés intrinsèques des peuplements, le travail se termine par l'étude de la diversité spécifique (chap. III).

## DONNÉES.

En raison de l'ampleur des recensements, les données n'ont pu être publiées *in extenso*. Elles sont accessibles, sur simple demande, à toute personne qui souhaiterait en disposer.

---

## ABSTRACT

The first part of this paper is concerned by the description and life conditions in the sites. In chapter 1, the main characters of the biotopes are analysed and, in chapter 2, the investigation methods are described. The principal characteristics of the fauna of the edaphic Arthropods are given in chapter 3 which shows that the animals belonging to the different taxonomic groups are localized in the different micro-biotopes according to local life conditions.

The second part (Population ecology) deals mainly with the first parameter of populations : density. Thus a particular interest is given to the vertical distribution of Oribatid mites (chap. 1), the ratio between adults and juveniles (chap. 2), the specific phenology and dynamics (chap. 3) and the groups which characterize the various synusia of the oak-forest ecosystem (chap. 4). In order to confirm the observed ecological groups, the 5th chapter concerns three complementary problems : repartition of biomass, proportion of primitive Oribatids and the effects of water content of organic layers on Oribatid populations.

Finally, the third part of this work enters upon the ecology of communities. The general schema of interactions between species is interpreted by the means of the ethological characters of Oribatid species (chap. 1). Chapter 2 concerns the quantitative relations between the main important taxonomic groups of Arthropods of the biocenosis, the purpose of the last chapter is to characterize the Oribatid communities by a synthetic parameter i.e. index of diversity.

## DATAS.

Datas are available by the author : D<sup>r</sup> PH. LEBRUN, laboratoire d'Ecologie animale de l'Université de Louvain (U.C.L.), Naamsestraat 59 — 3000 Louvain — Belgique.

---



## BIBLIOGRAPHIE

1. AGRELL, I., 1941, *Zur Ökologie der Collembolen. Untersuchungen im Schwedisch Lapland*. Opusc. Ent., suppl. 3, 236 p.
2. ANDREWARTHA, H. G. and BIRCH, L. C., 1954, *The Distribution and Abundance of Animals*. The University of Chicago Press, Chicago, 782 p.
3. ANGLADE, P., 1967, *Étude de populations de Symphyles en sol cultivé et l'influence de traitements du sol*. (Progress in Soil Biology, O. GRAFF et J. E. SATCUELL éd., North-Holland Publ. Comp., 372-381.)
4. AUCAMP, J. L., 1967, *Efficiency of the grease film extraction technique in soil micro-arthropod surveys*. (Progress in Soil Biology, O. GRAFF et J. E. SATCHELL éd., North-Holland Publ., 515-524.)
5. AUCAMP, J. L. and RYKE, P. A. J., 1964, *A preliminary report on a grease film extraction method of soil microarthropods*. (Pedobiologia, 4 : 77-79.)
6. AUGIER, J., 1966, *Flore des Bryophytes*. Lechevalier, Paris, 702 p.
7. BACHELIER, G., 1963, *La vie animale dans les sols*. (O.R.S.T.O.M., Paris, 279 p.)
8. BACKLUND, H., 1945, *Wrackfauna of Sweden and Finland. Ecology and chorology*. Opusc. Ent., suppl., in DALENIUS, 1960.
9. BALOGH, J., 1953, *Grundzüge der Zoozoölogie*. Budapest, 153-248.
10. — 1958, *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Budapest, 560 p.
11. — 1961, *Identification keys of world Oribatid (Acarina) Families and Genera*. (Acta Zool., 7 : 243-344.)
12. — 1963, *Identification keys of Holarctic Oribatid Mites (Acari) Families and Genera*. (Acta Zool., 9 : 1-60.)
13. — 1965, *A synopsis of the world Oribatid (Acari) genera*. (Acta Zool., 11 : 1-99.)
14. BECK, L., 1963, *Zur Ökologie und Taxonomie der neotropischen Bodentiere. I : Zur Oribatiden-Fauna Perus*. (Zool. Jb. Syst., 90 : 299-392.)
15. BELFIELD, W., 1956, *The Arthropoda of the soil in a West African pasture*. (J. Anim. Ecol., 25 : 275-287.)
16. — 1967, *The effects of overhead watering on the meiofauna in a West African pasture*. (Progress in Soil biology, O. GRAFF et J. E. SATCHELL éd., North-Holland Publ. Comp., 192-210.)
17. BELLINGER, P., 1954, *Studies of soil fauna with special reference to the Collembola*. (Connecticut Agr. Exp. St. New Haven, Bull. 583 : 1-67.)
18. BERLESE, A., 1905, *Apparecchio per raccogliere presto e in gran numero piccoli Arthropodi*. (Redia, 2 : 85.)
19. — 1910, *Acari nuovi*. V, VI. (Redia, 6 : 199-230.)
20. BERTHET, P., 1954, *L'échantillonnage de la litière de forêts pour l'étude quantitative des populations d'Acariens et de Collemboles*. (Ann. Soc. roy. Zool. de Belgique, 85 : 5-2.)
21. — 1955, *Étude biogénotique de la litière des sous-bois*. Mémoire de Licence, Université de Louvain, 110 p.; inédit.
22. — 1960, *La mesure écologique de la température par détermination de la vitesse d'inversion du saccharose*. (Vegetatio, 9 : 197-207.)

23. BERTHET, P., 1963, *Mesure de la consommation d'oxygène des Oribatides (Acariens) de la litière de forêt.* (Soil Organisms, J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT éd., North-Holland Publ. Comp., 18-31.)
24. — 1964a, *L'activité des Oribatides (Acari : Oribatei) d'une chênaie.* (Mém. Inst. roy. Sc. nat. de Belgique, 152, 152 p.)
25. — 1964b, *Field study of the mobility of Oribatei (Acari), using radioactive tagging.* (J. Anim. Ecol., 33 : 443-449.)
26. — 1967, *The metabolic activity of Oribatid mites (Acarina) in different forest floors.* (Secondary productivity of terrestrial ecosystems, K. PETRUSEWICZ éd., Warsaw, 709-725.)
27. BERTHET, P. and GÉRARD, G., 1965, *A statistical study of microdistribution of Oribatei (Acari).* Part I : *The distribution pattern.* (Oikos, 16 : 214-227.)
28. — 1966, *Note sur l'estimation de la densité des populations édaphiques.* I.B.P. Meeting, Paris, 1966; inédit.
29. BESSARD, A. et BOUCHÉ, M. B., 1966, *Problèmes liés à la productivité de la faune du sol.* 3<sup>e</sup> Colloque sur l'Étude des Populations animales, Paris, mai 1966; inédit.
30. BIRCH, L. C., 1948, *The intrinsic rate of natural increase of an insect population.* (J. Anim. Ecol., 17 : 15-26.)
31. BLOCK, W. C., 1965, *Distribution of Soil Mites (Acarina) on the Moor House National Nature Reserve, Westmorland, with notes on their Numerical Abundance.* (Pedobiologia, 5 : 244-251.)
32. — 1966a, *The distribution of Soil Acarina on Eroding Blanket Bog.* (Pedobiologia, 6 : 27-34.)
33. — 1966b, *Seasonal fluctuations and distribution of Mites Populations in Moorland Soils, with a note on biomass.* (J. Anim. Ecol., 35 : 487-503.)
34. BLOWER, J. G., 1955, *Millipedes and Centipedes as soil animals.* (Soil Zoology, éd. D. K. McKEVAN, Butterworths, London, 138-151.)
35. BOCOCK, K. L. and GILBERT, O. J. W., 1957, *The disappearance of leaf litter under different woodland conditions.* (Plant and Soil, 9 : 179-185.)
36. BOCOCK, K. L., GILBERT, O., CAPSTICK, K., TWINN, D. G., WAD, J. S. and WOODMAN, M. J., 1960, *Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types.* I : *Losses in dry weight of oak and ash leaf litter.* (J. Soil Sc., 11 : 1-9.)
37. BONNET, L., 1964, *Le peuplement thécamœbien des sols.* (Rev. Écol. Biol. Sol, 1 : 123-408.)
38. BORNEBUSCH, C., 1930, *The fauna of forest soil.* (Det forstlige Forsøgsvaesen i Danmark, 11, 158 p.)
39. BOUCHÉ, M. B., 1967, *Établissement et comparaison de diverses bioquantités pour trois espèces de Lumbricidae.* (Progress in Soil Biology, O. GRAFF et J. E. SATCHELL éd., North-Holland Publ. Comp., 595-600.)
40. BRAY, J. R., 1964, in BRAY et GORHAM, 1964.
41. BRAY, J. R. and GORHAM, E., 1964, *Litter Production in Forests of the World.* (Advances in Ecological Research, J. B. GRAGG éd., Academic Press, London, vol. 2 : 101-157.)
42. BURGESS, A., 1967, *The decomposition of organic matter in the soil.* (Soil Biology, BURGESS et RAW éd., Academic Press, chap. 16, 479-492.)
43. BURGESS, A. and RAW, F., 1967, *Soil Biology.* Academic Press, London, 532 p.
44. BYZOVA, J. B., 1964, *Oribatidy jugo-vostocnych predgorij Salairskogo krjaza (Kemerovskaja oblast').* (Pedobiologia, 4 : 181-191.)
45. CANCELA DA FONSECA, J.-P., 1965, *L'Outil Statistique en Biologie du Sol. I : Distribution de Fréquences et Tests de Signification.* (Rev. Écol. Biol. Sol, 2 : 299-332.)
46. — 1966, *L'Outil Statistique en Biologie du Sol. III : Indices d'intérêt écologique.* (Rev. Écol. Biol. Sol, 3 : 381-407.)
47. — 1967, *Théorie de l'information et diversité spécifique.* (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 38 : 961-968.)
48. — 1968, *L'Outil Statistique en Biologie du Sol. IV : Corrélation de rang et affinités écologiques.* (Rev. Écol. Biol. Sol, 5 : 41-54.)

49. CASSAGNAU, P., 1961, *Écologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les biocénoses à Collemboles*. (Act. Scient. et Industr., 283, 235 p.)
50. CASSAGNAU, P. et ROUQUET, O., 1962, *Les Collemboles édaphiques du Jardin Botanique de Toulouse (France). Essai de Biocénotique Dynamique*. (Pedobiologia, 2 : 15-40.)
51. COIFFAIT, H., 1958, *Les Coléoptères du sol*. (Vie et Milieu, suppl., 7, 204 p.)
52. COLE, L. C., 1949, *The measurement of interspecific association*. (Ecology, 30 : 411-424.)
53. — 1957, *The measurement of partial interspecific association*. (Ecology, 38 : 226-233.)
54. COLEMAN, D. G., 1967, *Food webs of small Arthropods of a broomsedge field studied with radio-isotope-labelled fungi*. Symposium on methods of study in soil ecology, Unesco, I.B.P., Paris, 7-10 nov. 1967; inédit.
55. COLEMAN, D. G. and MACFADYEN, A., 1966, *The recolonization of gamma-irradiated soil by small arthropods. A preliminary study*. (Oikos, 17 : 62-70.)
56. COLLIS-GEORGE, N., 1959, *The Physical Environment of Soil Animals*. (Ecology, 40 : 550-557.)
57. COMBER, N. M. and TOWNSEND, W. N., 1964, *An Introduction to the Scientific Study of the Soil*. Arnold, London, 232 p.
58. CONNELL, J. H. and ORIAS, E., 1964, *The Ecological Regulation of Species Diversity*. (The American Naturalist, 93 : 399-414.)
59. COSTESÈQUE, R. et TABERLY, G., 1961, *Sur les stases immatures de Xenillus clypeator et Xenillus tegeocranus (Acariens, Oribates)*. (Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 96 : 191-198.)
60. COVARRUBIAS, R., 1966, *Estructuras de las Zoocenosis terrestres Antarticas*. (Progresos en Biología del Suelo, Montevideo, Monografías I, Unesco, 343-357.)
61. GRAGG, J. B., 1961, *Some aspects of the ecology of moorland animals*. (J. Anim. Ecol. 49 : 477-506.)
62. CROSSLEY, D. A. and HOG LUND, M. P., 1962, *A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter*. (Ecology, 43 : 571-573.)
63. DAGNELIE, P., 1960, *Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle*. (Bull. Serv. Carte phytogéogr., série B, 5 : 7-71.)
64. DAJOZ, R., 1966, *Écologie des Coléoptères xylophages de la Hêtraie*, 1<sup>re</sup> partie. (Vie et Milieu, 17 : 524-636.)
65. DALENUS, P., 1960, *Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk territory in Swedish Lapland. I : A list of the habitats and the composition of their Oribatid fauna*. (Oikos, 11 : 80-124.)
66. — 1962a, *Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk territory in Swedish Lapland. II : Some notes concerning the microclimate of the habitats*. (Arkiv för Zoologi, 15 : 317-346.)
67. — 1962b, *Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk territory in Swedish Lapland. III : The vertical distribution of the moss-mites*. (Kungl. Fys. Säll. Förhand., 32 : 105-129.)
68. — 1963, *Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk territory in Swedish Lapland. IV : Aspects on the distribution of the moss-mites and the seasonal fluctuations of their populations*. (Lunds Universitets Årsskrift. N.F., 59 : 1-33.)
69. — 1965, *The Acarology of the Antarctic Regions. Biogeography and Ecology in Antarctica*. (Monographiae Biologicae, 15 : 414-430.)
70. DALENUS, P. and WILSON, O., 1958, *On the soil fauna of the Antarctic and of the Sub-Antarctic Island. The Oribatidae (Acari)*. (Arkiv för Zoologi, 11 : 393-425.)
71. DARWIN, C., 1881, *The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations in their habits*. Murray, London, 328 p.
72. DAVIS, B. N. K., 1963, *A study of Micro-Arthropod communities in mineral soils near Corby, Northants*. (J. Anim. Ecol., 32 : 49-71.)
73. DAVIS, B. N. K. and MURPHY, P. W., 1961, *An analysis of the Acarina and Collembola fauna of land reclaimed from opencast Iron-Stone mining*. University of Nottingham, School of Agriculture, Report 1961, 3-7.
74. DEBAUCHE, H. R., 1958, *Problèmes de Biocénotique*. (Rev. Quest. Sci., 19 : 58-89.)

75. DEBAUCHE, H. R., 1962, *The structural analysis of animal communities of the soil*. (Progress in Soil Zoology, P. W. MURPHY éd., Butterworths, London, 10-25.)
76. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl., 1951, *Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux*. (Vie et Milieu, suppl. 1, 360 p.)
77. DELVILLE, F., 1957, *Distribution spatiale des Acariens et des Collemboles*. Mémoire de Licence, Université de Louvain, 92 p.; inédit.
78. DENMARK, H. A. and WOODRING, J. P., 1965, *Feeding habits of Hemileius new species* (Acari : Cryptostigmata : Oribatulidae) on *Florida Orchids*. (The Florida Entomologist, 48 : 9-16.)
79. DERKSEN, W., 1941, *Die Sukzession der Pterygoten Insekten im abgestorbenen Buchenholz*. (Zeit. Morph. Ökol., 37 : 682-734.)
80. DES ABBAYES, H., 1932, *Contribution à l'étude des qualités écologiques du substratum des Lichens; hygrométrie des écorces*. (C.R. Soc. Biol., 109 : 1096-1099.)
81. DETHIOUX, M., 1959, *Carte de la végétation de la Belgique. Planchette Hamme-Mille 103 E*. (Centre de Cartographie phytosociologique, I.R.S.I.A., Bruxelles, 1-56.)
82. DHILLON, B. S. and GIBSON, N. H. E., 1962, *A study of the Acarina and Collembola of Agricultural Soils. I : Numbers and distribution in undisturbed grassland*. (Pedobiologia, 1 : 189-209.)
83. DI CASTRI, F., ASTUDILLO, V. e SAIZ, F., 1964, *Aplicacion de la teoria de la informacion al estudio de las biocenosis muscicolas*. (Boletín de Produccion Animal, 2 : 153-171.)
84. DI CASTRI, F. e ASTUDILLO, V., 1966, *Revision critica de las aplicaciones de la teoria de la informacion en zoologia del suelo*. (Progresos en Biologia del Suelo, Montevideo, Monografias I, Unesco, 311-331.)
85. DUCHAUFOR, Ph., 1965, *Précis de Pédologie*. Masson, Paris, 481 p.
86. DUFEY, F., 1957, *Recherche de Synécologie sur trois milieux phytosociologiquement définis*. Mémoire de Licence, Université de Louvain, 135 p.; inédit.
87. DUNGER, W., 1956, *Untersuchungen über Laubzersetzung durch Collembolen*. (Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol., 84 : 75-98.)
88. — 1958, *Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald*. (Zool. Jahrb. Abt. Syst. Ökol., 86 : 139-180.)
89. DUVIGNEAUD, P. et al., 1962, *L'écologie, science moderne de synthèse. II : Ecosystèmes et Biosphère*. Documentation, Ministère de l'Éducation Nationale et de la Culture, Bruxelles, 130 p.
90. DZIUBA, S., 1966, *Quantitative ratio between Mesostigmata, Trombidiformes and Sarcoptiformes in Soil of cultivated fields*. (Problems of Acarology, Acad. Sc. Pologne, 205-206.)
91. EBERMAYER, E., 1876, *Die gesamte Lehre der Waldstrau mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues*. Springer, Berlin, 116 p.
92. EDWARDS, C. A., 1958, *The Ecology of Symphyla. Part I : Populations*. (Ent. exp. et appl., 1 : 308-319.)
93. — 1967, *Relationships between weights, volumes and number of soil animals*. (Progress in Soil Biology, O. GRAFF et J. E. SATCHELL éd., North-Holland Publ. Comp., 585-594.)
94. EGE, R., 1916, *Less know respiratory media*. (Bid. Medd. Dansk. Naturhistorisk Forening, 67 : 14-16.)
95. ELSÉN, P., 1965, *Analyse de l'affinité spécifique entre les communautés d'Oribates de trois chênaies voisines*. Mémoire de Licence, Université de Louvain, 136 p.; inédit.
96. ELTON, C. S., 1927, *Animal Ecology*. Mac Millan, New York.
97. — 1946, *Competition and the structure of ecological communities*. (J. Anim. Ecol., 15 : 54-68.)
98. ENGELMANN, M. D., 1961, *The role of soil Arthropods in the energetics of an old field community*. (Ecological Monographs, 31 : 221-238.)
99. EVANS, G. O., SHEALS, J. G. and MACFARLANE, D., 1961, *The terrestrial Acari of the British Isles. Vol. I : Introduction and Biology*. [British Museum (Nat. Hist.), London, 219 p.]
100. FAGER, E. W., 1957, *Determination and analysis of recurrent groups*. (Ecology, 38 : 586-595.)
101. FARAHAT, A. Z., 1966, *Studies on the influence of some fungi on Collembola and Acari*. (Pedobiologia, 6 : 258-268.)

102. FENTON, G., 1947, *The soil fauna : with special reference to the ecosystem of forest soil.* (Essay review.) (J. Anim. Ecol., 16 : 76-93.)
103. FISHER, R. A., CORBET, A. S. and WILLIAMS, C. B., 1943, *The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population.* (J. Anim. Ecol., 12 : 42-58.)
104. FORD, J., 1937, *Fluctuations in natural populations of Collembola and Acarina.* (J. Anim. Ecol., 6 : 98-111.)
105. FORSSLUND, K. H., 1939, *Beitrage zur Kenntnis der Einwirkung der Bodenbewohnenden Tiere auf die Zersetzung des Bodens. Über die Nahrung einiger Hornmilben.* (Medd. Stat. Skogsförs., 31 : 99-107.)
106. — 1943, *Studier över det lägre Djurlivet i nordsvensk Skogsmark. Studien über die Tierwelt des Nordschwedischen Waldbodens.* (Medd. Stat. Skogsförs, 34 : 1-283.)
107. — 1957, *Schwedische Oribatei (Acari). III.* (Entomol. Ts. Arg., 77 : 210-218.)
108. FRANZ, H., 1951, *État de nos connaissances sur la microfaune du sol.* (L'Année Biologique, 27 : 241-252.)
109. — 1963, *Biozönotische und synökologische Untersuchungen über die Bodenfauna und ihre Beziehungen zur Mikro- und Makroflora.* (Soil Organisms, J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT éd., North-Holland Publ. Comp., 345-367.)
110. FRENZEL, G., 1936, *Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens.* G. Fischer, Jena, 130 p.
111. FÜHRER, E., 1961, *Der Einfluss von Pflanzenwurzeln auf die Verteilung der Kleinarthropoden im Boden, untersucht an Pseudotritia ardua (Oribatei).* (Pedobiologia, 1 : 99-112.)
112. GADGIL, P. D., 1963, *Soil sections of Grassland.* (Soil Organisms, J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT éd., North-Holland Publ. Comp., 327-332.)
113. GALOUX, A., 1957, *La forêt communauté vivante.* (Les Naturalistes belges, 38 : 53-75.)
114. — 1963, *Budgets et bilans dans l'écosystème forêt.* (Lejeunia, 21 : 1-14.)
115. GASDORF, E. C., and GOODNIGHT, C. J., 1963, *Studies on the Ecology of soil Arachnids.* (Ecology, 44 : 261-268.)
116. GEIGER, R., 1950, *Das Klima der Bodennahen Luftschicht.* Braunschweig, Fr. Vieweg, 460 p.
117. GÉRARD, G., 1967, *Étude de la répartition spatiale de quelques populations d'Oribates (Acarina : Oribatei).* (Progress in Soil Biology, O. GRAFF et J. E. SATCHELL éd., North-Holland Publ. Comp., 559-568.)
118. — 1969, *Structure spatiale de quelques populations d'Oribates.* En préparation.
119. GÉRARD, G. and BERTHET, G., 1966, *A statistical study of microdistribution of Oribatei (Acari). Part II : The transformation of the data.* (Oikos, 17 : 142-149.)
120. GERLACH, E., 1929, *Untersuchungen über die Wärmeverhältnisse der Bäume.* Dissert. Univ. Leipzig, 53 p.
121. GHENT, A. W., 1963, *Kendall's Tau' coefficient as an Index of similarity in comparisons of plant or animal communities.* (Canad. Ent., 95 : 568-575.)
122. GHILAROV, M. S., 1943, *Correlation between size and number of soil animals.* [C.R. (Doklady), Acad. Sci. U.R.S.S., 43 : 267-269.]
123. — 1958a, *L'importance du sol dans l'origine et l'évolution des insectes.* (Proc. Xth Int. Congr. Ent., 1 : 443-451.)
124. — 1958b, *Analyse de l'Entomofaune du sol comme méthode de diagnostic des types de sol.* (Proc. Xth Int. Congr. Ent., 2 : 725-730.)
125. — 1963, *On the interrelations between soil dwelling invertebrate and soil micro-organisms.* (Soil Organisms, J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT éd., North-Holland Publ. Comp., 177-181.)
126. — 1964, *Connection of Insects with the Soil in Different Climatic Zones.* (Pedobiologia, 4 : 310-315.)
127. — 1965, *Zoological Methods in Soil Diagnostics.* Publ. Off. Nauka, Moscow, 277 p.
128. — 1967, *Abundance, biomass and vertical distribution of soil animals in different zones.* (Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems, K. PETRUSEWICZ éd., Warsaw, 611-629.)

129. GISIN, H., 1943, *Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen in Schweizerischen Excursionsgebiet Basels*. (Rev. Suisse Zool., 50 : 131-224.)
130. — 1951, *La Biocénétique*. (L'Année Biologique, 27 : 81-88.)
131. — 1963, Discussion in FRANZ, 1963.
132. GLEASON, H. A., 1922, *On the relation between species and area*. (Ecology, 3 : 158-162.)
133. — 1925, *Species and Area*. (Ecology, 6 : 66-74.)
134. GOODALL, D. W., 1953, in LAMBERT et DALE, 1964.
135. GRANDJEAN, F., 1931a, *Le genre Licneremaeus PAOLI (Acariens)*. (Bull. Soc. Zool. France, 56 : 221-250.)
136. — 1931b, *Observations sur les Oribates (2<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 3 : 651-665.)
137. — 1935a, *Observations sur les Acariens (1<sup>re</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 7 : 119-126.)
138. — 1935b, *Observations sur les Oribates (9<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 7 : 280-287.)
139. — 1935c, *Les poils et les organes sensitifs portés par les pattes et le palpe chez les Oribates. (1<sup>re</sup> Partie)*. (Bull. Soc. Zool. France, 60 : 6-39.)
140. — 1936, *Les Oribates de Jean-Frédéric Hermann et de son père*. (Ann. Soc. Ent. France, 105 : 27-110.)
141. — 1937, *Remarques sur la terminologie des divisions du corps chez les Acariens*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 9 : 373-378.)
142. — 1938a, *Sur l'ontogénie des Acariens*. (C.R. Ac. Sciences, 206 : 146-150.)
143. — 1938b, *La suppression d'organes dans l'évolution d'une série homéotype*. (C.R. Acad. Sci. de Paris, 206 : 1853-1856.)
144. — 1939a, *Observations sur les Oribates (11<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 11 : 110-117.)
145. — 1939b, *Observations sur les Oribates (12<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 11 : 300-307.)
146. — 1940, *Observations sur les Oribates (15<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 12 : 332-339.)
147. — 1941, *Statistique sexuelle et parthénogénèse chez les Oribates (Acariens)*. (C.R. Acad. Sci. de Paris, 212 : 463-467.)
148. — 1943, *Observations sur les Oribates (16<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 15 : 410-417.)
149. — 1945, *La signification évolutive de quelques caractères des Acariens (1<sup>re</sup> série)*. (Bull. Biol. France-Belgique, 79 : 297-325.)
150. — 1946, *Observations sur les Acariens (9<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 18 : 337-344.)
151. — 1947a, *Observations sur les Oribates (17<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 19 : 165-172.)
152. — 1947b, *Observations sur les Oribates (18<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 19 : 395-402.)
153. — 1948a, *Sur les Hydrozetes (Acariens) de l'Europe occidentale*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 20 : 328-335.)
154. — 1948b, *Sur l'élevage de certains Oribates en vue d'obtenir des clones*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 20 : 450-457.)
155. — 1950, *Observations éthologiques sur Camisia segnis (HERM.) et Platynothrus peltifer (KOCH) (Acariens)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 22 : 224-231.)
156. — 1951, *Les relations chronologiques entre ontogénèse et phylogénèse d'après les petits caractères discontinus des Acariens*. (Bull. Biol. France-Belgique, 85 : 267-292.)
157. — 1953a, *Essai de classification des Oribates (Acariens)*. (Bull. Soc. Zool. France, 78 : 421-446.)
158. — 1953b, *Observations sur les Oribates (25<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 25 : 155-162.)
159. — 1953c, *Observations sur les Oribates (26<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 25 : 286-293.)
160. — 1953d, *Observations sur les Oribates (27<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 25 : 469-476.)
161. — 1954, *Observations sur les Oribates (29<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 26 : 234-241.)
162. — 1956, *Observations sur les Oribates (35<sup>me</sup> série)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 28 : 282-289.)
163. — 1960, *Les Autognetidae n. fam. (Oribates)*. (Acarologia, 2 : 575-609.)
164. — 1961, *Nouvelles observations sur les Oribates (1<sup>re</sup> série)*. (Acarologia, 3 : 206-231.)

165. GRANDJEAN, F., 1962, *Nouvelles observations sur les Oribates* (2<sup>me</sup> série). (Acarologia, 4 : 396-422.)
166. — 1965a, *Fosseremus quadripertitus nom. nov. (Oribate)*. (Acarologia, 7 : 343-375.)
167. — 1965b, *Complément à mon travail de 1953 sur la classification des Oribates*. (Acarologia, 7 : 713-734.)
168. GRAVES, R. C., 1960, *Ecological observations on the insects and other inhabitants of woody shelf in the Chicago area*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 53 : 61-78.)
169. GREIG-SMITH, P., 1964, *Quantitative Plant Ecology*. Butterworths, London, 256 p.
170. GRESSIT, J. L., SEDLACEK, J. et SZENT-IVANY, J. J. H., 1966, *Flora and Fauna on Backs of Large Papouan Moss-Forest Weevil*. (Science, 150 : 1833-1835.)
171. GUENTHER, W. C., 1965, *Concepts of Statistical Inference*. MacGraw-Hill Book Company, 353 p.
172. HAARLØV, N., 1952, *Systematics and ecology of the genus Tectocepheus BERLESE, 1896 (Acarina)*. (Ent. Medd., 26 : 424-437.)
173. — 1955, *Vertical distribution of mites and Collembola in relation to soil structure*. (Soil Zoology, D. K. McKEVAN éd., Butterworths, London, 167-178.)
174. — 1957, *Microarthropods from Danish soils. Systematics*. (Spolia Zool. Mus. Hauniensis, 17 : 1-60.)
175. — 1959, *The diameter of cavities (>0,1 mm) in the soil and the area of their surrounding walls, seen in relation to the microarthropods present*. XVth Inter. Congress of Zoology, 360-363.
176. — 1960, *Microarthropods from Danish soils. Ecology, Phenology*. (Oikos, suppl. 3, 176 p.)
177. — 1962, *A quantitative comparison of hand-sorting and extraction with a Tullgren funnel*. (Progress in Soil Zoology, D. K. McKEVAN éd., Butterworths, London, 156-157.)
178. HAARLØV, N. et PETERSEN, B. B., 1952, *Temperatur malinger I bark og ved af Sitkagran (Picea sitchensis)*. (Der forst. Fors. Danm., 21 : 43-91.)
179. HAARLØV, N. et WEIS-FOGH, T., 1953, *A microscopical technique for studying the undisturbed texture of soils*. (Oikos, 4 : 44-57.)
180. HAIRSTON, N. G., 1959, *Species abundance and community organization*. (Ecology, 40 : 404-416.)
181. HAMMER, M., 1944, *Studies on the Oribatids and Collemboles of Greenland*. (Medd. Grønland, 141 : 1-120.)
182. — 1965, *Are low temperature a species-preserving factor ? Illustrated by the Oribatid Mite Mucronothrus nasalis (WILLM.)*. (Acta Universitatis Lundensis, 2 : 1-10.)
183. — 1968, *Investigations on the Oribatid fauna of New Zealand. Part III*. (Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk., 16 : 1-96.)
184. HARTENSTEIN, R., 1962a, *Soil Oribatei. I : Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina)*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 : 202-206.)
185. — 1962b, *Soil Oribatei. II : Belba kingi, new species (Acarina Belbidae) and a study of its life history*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 : 357-361.)
186. — 1962c, *Soil Oribatei. III : Studies on the Development, Biology and Ecology of Metabelba montana (KULCZ.) (Acarina : Belbidae) and Eremobelba nervosa n. sp. (Acarina : Eremaeidae)*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 : 361-367.)
187. — 1962d, *Soil Oribatei. IV : Observations on Ceratozetes gracilis (Acarina : Ceratozetidae)*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 : 583-586.)
188. — 1962e, *Soil Oribatei. V : Investigations on Platynothrus peltifer (Acarina : Camisiidae)*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 : 709-713.)
189. — 1962f, *Soil Oribatei. VI : Protoribates lophotricus and its association with Microorganisms*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 : 587-591.)
190. — 1962g, *Soil Oribatei. VII : Decomposition of Conifer needles and deciduous leaf petiole by Steganacarus diaphanum*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 55 : 713-716.)
191. HAYES, A. J., 1965, *Studies on the distribution of some Phthiracarid Mites (Acari : Oribatidae) in a Coniferous forest soil*. (Pedobiologia, 5 : 252-261.)

192. HAYES, A. J., 1966, *Studies on the Activity and Survival of some Phthiracaroid Mites (Acari : Cryptostigmata) at different relative humidities.* (Pedobiologia, 6 : 281-187.)
193. HEATH, G. W., EDWARDS, C. A. et ARNOLD, M. K., 1964, *Some Methods for assessing the Activity of Soil Animals in the Breakdown of leaves.* (Pedobiologia, 4 : 80-87.)
194. HEALTH, G. W. et ARNOLD, M. K., 1966, *Studies in leaf-litter breakdown. II : Breakdown rate of « sun » and « shade » leaves.* (Pedobiologia, 6 : 238-243.)
195. HIGGINS, H. G. et WOOLLEY, T. A., 1963, *Notes on the Genus Autogneta in the United States (Acarina : Oribatei).* (Acarologia, 5 : 92-96.)
196. HOLE et NIELSEN, 1964, Comm. pers. in BRAY et GORHAM, 1964.
197. HUGHES, T. E., 1959, *Mites or the Acari.* University of London, The Athlone Press, 225 p.
198. HUHTA, V., KARPPINEN, E., NURMINEN, M. et VALPAS, A., 1967, *Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in Coniferous forest soil.* (Annales Zoologici Fennici, 4 : 87-143.)
199. IBARRA, E. L., WALLWORK, J. A. et RODRIGUEZ, J. G., 1965, *Ecological Studies of Mites found in Sheep and Cattle Pastures. I : Distribution Patterns of Oribatid Mites.* (Ann. Ent. Soc. Amer., 58 : 153-159.)
200. JACKSON, R. M. et RAW, F., 1966, *Life in the Soil.* Arnold, London, 60 p.
201. JACOT, A. P., 1940, *The fauna of the soil.* (Quart. Rev. Biology, 15 : 28-58.)
202. JENSEN, M. et WEIS-FOGH, T., 1962. (Phil. Trans. Roy. Soc. London, 245 : 137.)
203. KARG, W., 1961, *Oekologische Untersuchungen von edaphischen Gamasiden (Acarina, Parasitiformes).* (Pedobiologia, 1 : 53-74, 77-98.)
204. — 1967, *Synökologische Untersuchungen von Bodenmilben aus forstwirtschaftlich und landwirtschaftlich genutzten Boden.* (Pedobiologia, 7 : 198-214.)
205. KARPPINEN, E., 1955, *Ecological and transect survey studies on Finnish Camisiids (Acar., Oribatei).* (Ann. Zool. Soc. Vanamo, 17 : 1-80.)
206. 1958, *Über die Oribatiden (Acar.) der finnischen Waldböden.* (Ann. Zool. Soc. Vanamo, 19 : 1-43.)
207. 1962, *Zur Kenntnis der Oribatidenfauna Nordfinnlands.* (Arch. Soc. Zool. Bot. Vanamo, 16 : 36-48.)
208. KEMPSON, D., LLOYD, M. et GHELARDI, R., 1963, *A new extractor for woodland litter.* (Pedobiologia, 3 : 1-21.)
209. KENDALL, M. G., 1962, *Rank correlation methods.* London, 199 p.
210. KEVAN, D. K. MC. E., 1955a, *Identification of Soil and Litter Inhabiting Animals.* (Soil Zoology, D. K. MC. E. KEVAN éd., Butterworths, London, 23-28.)
211. — 1955b, *A Practical Key to the Orders and Suborders of Soil and Litter Inhabiting Animals.* (Soil Zoology, D. K. MC. E. KEVAN éd., Butterworths, London, 452-488.)
212. — 1965, *The Soil Fauna. Its Nature and Biology.* (Ecology of Soil-Borne Plant Pathogens, Prelude to Biological Control. University of California Press, K. F. BAKER éd., Berkeley, California, 33-51.)
213. KING, C. E., 1964, *Relative abundance of species and Mac Arthur's model.* (Ecology, 45 : 716-727.)
214. KLIMA, J., 1956, *Strukturklassen und Lebensformen der Oribatiden (Acari).* (Oikos, 7 : 227-242.)
215. — 1959, *Die Zönosen der Oribatiden in der Umgebung von Innsbruck.* (De Natura Tiroliensi, Universitätsverlag Wagner, 197-208.)
216. KNÜLLE, W., 1954, *Die Arten der Gattung Tectocepheus BERLESE (Acarina : Oribatei).* (Zool. Anz., 152 : 280-305.)
217. — 1957, *Die Verteilung der Acari : Oribatei im Boden.* (Zeitschr. Morph. Ök. d. Tiere, 46 : 397-432.)
218. KONTKANEN, P., 1957, in SOUTHWOOD, 1966.
219. KRAUSS, A., 1929, *Collembolen des Waldbodens.* (Inst. Ent. Zeitschr., 22 : 117-118.)
220. KRIVOLUTSKY, D. A., 1962, *Hornmilben (Oribatiden) in Böden des W. W. Alechin-Naturschutzgebietes in der zentralen Tschernosem-Zone (Streletzky-Abteilung, Gebiet Kurrsk).* (Pedobiologia, 2 : 53-65.)



221. KUBIENA, W. L., 1938, *Micropedology*. Collegiate Press, Ames, Iowa.
222. KÜHNELT, W., 1950, *Bodenbiologie*. Herold, Wien.
223. — 1951, *Sur la structure des associations biotiques terrestres*. (L'Année Biologique, 27 : 117-127.)
224. — 1955a, *An introduction to the study of soil animals*. (Soil Zoology, D. K. Mc. KEVAN éd., Butterworths, London, 3-22.)
225. — 1955b, *A brief introduction to the major groups of soil animals and their biology*. (Soil Zoology, D. K. Mc. KEVAN éd., Butterworths, London, 29-43.)
226. — 1960, *Inhalt und Aufgaben der Festlandsökologie (Epeiologie)*. (Anz. d. Math.-Naturw. Klasse Österr. Acad. d. Wissensch., 3.)
227. KUNST, M., 1956, *Nanhermannia komareki n. sp. eine neue Oribatiden-Art aus Böhmen*. (Acarina : Oribatei). (Acta Societatis Zoologicae Bohemoslavenicae, 10 : 267-271.)
228. — 1959, *Bulgarische Oribatiden (Acarina)*. III. (Acta Universitatis Carolinae-Biologica, 1 : 51-74.)
229. — 1961, *Bulgarische Oribatiden*. IV : Acari : Oribatei. (Acta Universitatis Carolinae-Biologica, 2 : 151-183.)
230. — 1962, *Oribella cavatica n. sp. eine neue Moosmilbe aus dem guano der Fledermäuse (Acarina : Oribatei)*. (Acta Univ. Carolinae-Biologica Supplementum, 1-6.)
231. LAMBERT, J. M. et DALE, M. B., 1964, *The use of Statistics in Phytosociology*. (Advances in Ecological Research, J. B. CRAGG éd., vol. 2 : 59-99.)
232. LAUGHLIN, R., 1965, *Capacity for increase : a useful population statistic*. (J. Anim. Ecol., 34 : 77-91.)
233. LEBRUN, J., 1955, *L'écologie végétale. Ses concepts et ses méthodes*. (Rev. Quest. Sci., 16 : 321-351.)
234. — 1963, *Cours d'Écologie générale*. Université de Louvain; inédit.
235. LEBRUN, Ph., 1964a, *Note sur les migrations des Oribatides (Acari) de petite taille*. (Bull. Ann. Soc. roy. Ent. de Belgique, 100 : 69-77.)
236. — 1964b, *Quelques aspects de la phénologie des populations d'Oribatides (Acari : Oribatei) dans le sol forestier en Moyenne-Belgique*. (Bull. Acad. roy. de Belgique, 50 : 370-392.)
237. — 1965a, *Contribution à l'étude écologique des Oribates de la litière dans une forêt de Moyenne-Belgique*. (Mém. Inst. roy. Sc. nat. de Belgique, 153 : 96 p.)
238. — 1965b, *Quelques caractéristiques des communautés d'Oribates (Acari : Oribatei) dans trois biocénoses de Moyenne-Belgique*. (Oikos, 16 : 100-108.)
239. — 1967, *Note sur quelques Oribates (Acarina : Oribatei) de la faune cavernicole de Belgique*. (Bull. Ann. Soc. roy. Ent. de Belgique, 103 : 183-188.)
240. — 1968, *Écologie et biologie de Nothrus palustris (C. L. KOCH, 1839) (Acarien, Oribate)*. (Pedobiologia, 8 : 223-238.)
241. — 1969, *Écologie et biologie de Nothrus palustris (C. L. KOCH, 1839) (Acarien, Oribate)*. 2<sup>me</sup> note : *Densité et structure de la population*. (Oikos, sous presse.)
242. LEMÉE, G., 1967, *Précis de Biogéographie*. Masson, Paris, 358 p.
243. LERUTH, R., 1939, *La biologie du domaine souterrain et la faune cavernicole de la Belgique*. (Mém. Mus. roy. Hist. nat. de Belgique, 87, 506 p.)
244. LESLIE, P. H. et PARK, T., 1949, *The intrinsic rate of natural increase of Tribolium castaneum HERBST*. (Ecology, 30 : 469-477.)
245. LEWIS, M. A. et TAYLOR, L. R., 1967, *Introduction to experimental Ecology*. Academic Press, London, 401 p.
246. LIETH, H., 1962, *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*. Gustav Fischer, Stuttgart, 156 p.
247. LINDQUIST, B., 1941, in NEF, 1957.
248. LIONS, J.-Cl., 1965, *Contribution à l'étude écologique des peuplements arthropodiens et des Acariens Oribates du sol dans la chaîne de la Trévaresse (Bouches-du-Rhône)*. (Ann. Faculté Sci. Marseille, 38 : 121-147.)
249. — 1966, *Contribution à l'étude de la faune provençale des Oribates (Acariens)*. (Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 38 : 434-447.)

250. LLOYD, M., 1963, *Numerical observations on movements of animals between beech litter and fallen branches*. (J. Anim. Ecol., 32 : 157-163.)
251. — 1964, *Weighting individuals by reproductive value in calculating species diversity*. (The American Naturalist, 48 : 190-192.)
252. LLOYD, M. et GHELARDI, R. J., 1964, *A table for calculating the « equitability » component of species diversity*. (J. Anim. Ecol., 33 : 217-225.)
253. LOOTS, G. C. et RYKE, P. A. J., 1967, *The Ratio Oribatei : Trombidiformes with Reference to Organic Matter Content in Soils*. (Pedobiologia, 7 : 121-124.)
254. LOUB, W., 1963, *Zur Synökologie des Bodenpilze*. (Soil Organisms, J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT éd., North-Holland Publ. Comp., 420-426.)
255. LUXTON, M., 1964, *Some aspects of the Biology of Salt-Marsh Acarina*. (Acarologia, 6, fasc. h. s. : 172-182.)
256. — 1966a, *The Acarine fauna of Blakeney Point, Norfolk*. (Annals and Magazine of Natural History, 13 : 519-530.)
257. — 1966b, *Laboratory studies on the feeding habits of Saltmarsh Acarina, with notes on their behaviour*. (Acarologia, 8 : 163-175.)
258. — 1967, *The Ecology of Saltmarsh Acarina*. (J. Anim. Ecol., 36 : 257-277.)
259. MACARTHUR, R. H., 1955, *Fluctuations of animal populations and a measure of community stability*. (Ecology, 36 : 533-536.)
260. — 1957, *On the relative abundance of bird species*. (Proc. Nat. Acad. Sci., Wash., 43 : 293-295.)
261. MACARTHUR, R. H. et MACARTHUR, J. W., 1961, *On bird species diversity*. (Ecology, 42 : 594-598.)
262. MACFADYEN, A., 1952, *The small arthropods of a Molinia fen at Cothill*. (J. Anim. Ecol., 21 : 87-117.)
263. — 1953, *Notes on the method for the extraction of small soil arthropods*. (J. Anim. Ecol., 22 : 65-77.)
264. — 1954, *The invertebrate fauna of Jan Mayen Island (East Greenland)*. (J. Anim. Ecol., 23 : 261-287.)
265. — 1955, *A comparison of methods for extracting soil arthropods*. (Soil Zoology, éd. K. D. MC. KEVAN, Butterworths, London, 315-332.)
266. — 1961, *Improved funnel-type extractors for soil arthropods*. (J. Anim. Ecol., 30 : 171-184.)
267. — 1962, *Soil Arthropod Sampling*. (Advances in Ecological Research, J. B. CRAGG éd., Academic Press, London, 1 : 1-34.)
268. — 1963a, *Animal Ecology. Aims and methods*. Pitman and Sons, 264 p.
269. — 1963b, *The contribution of the microfauna to total soil metabolism*. (Soil Organisms, J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT, éd., North-Holland Publ. Comp., 313-325.)
270. — 1964, *Relations between mites and Microorganisms and their significance in soil biology*. (Acarologia, 6, fasc. h. s., 147-149.)
271. MADGE, D. S., 1964a, *The water-relations of Belba geniculosa OUDMS. and other species of Oribatid mites*. (Acarologia, 6 : 199-223.)
272. — 1964b, *The longevity of fasting Oribatid mites*. (Acarologia, 6 : 718-729.)
273. — 1965a, *The effects of lethal temperatures on Oribatid mites*. (Acarologia, 7 : 121-130.)
274. — 1965b, *A Study of the Arthropods Fauna of four Contrasting Environments*. (Pedobiologia, 5 : 289-303.)
275. — 1966, *The significance of the sensory physiology of Oribatid mites in their natural environment*. (Acarologia, 8 : 155-160.)
276. MALDAGUE, M., 1961, *Relations entre le couvert végétal et la microfaune. Leur importance dans la conservation biologique des sols tropicaux*. (Publications de l'I.N.E.A.C., série scient., 90, 122 p.)
277. — 1967, *Aspects faunistiques de la fertilité des sols forestiers et spécialement des sols forestiers équatoriaux*. Thèse de doctorat Univ. de Louvain, 265 p.; inédit.

278. MARGALEF, D. R., 1957, *La teoria de la información en ecología*. (Mem. Real Acad. de Cien. y Artes de Barcelona, 661, 32(13), 79 p.)
279. MÄRKEL, K., 1958, *Über die Hornmilben (Oribatei) in der Rohhumusaufgabe älterer Fichtenbestände des Osterzgebirges*. (Arch. f. Forstwesen, 7 : 459-501.)
280. — 1963, *Über die Zonierung humusbewohnender Oribatiden in Faktorengefällen*. (Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in München, 324-329.)
281. — 1964a, *Die Euphthiracaridae JACOT, 1930 und ihre Gattungen (Acari, Oribatei)*. (Zool. Verhand., 67, 78 p.)
282. — 1964b, *Über die vertikalgliederung der Oribatiden-fauna in Humusaufgaben*. (Acarologia, 6, fasc. h. s., 158-170.)
283. MAYR, E., LINSLEY, E. G. et USINGER, R. L., 1953, *Methods and Principles of Systematic Zoology*. MacGraw-Hill Book Company, 336 p.
284. MENHINICK, E. F., 1964, *A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects*. (Ecology, 45 : 859-861.)
285. MEYER, J. et MALDAGUE, M. E., 1957, *Observations simultanées sur la microflore et microfaune de certains sols du Congo belge*. (Pédologie, 7 : 110-118.)
286. MIHELICIC, F., 1957, *Oribatiden der iberischen Halbinsel*. VI. (Zool. Anz., 158 : 53-66.)
287. — 1958, *Contribucion al conocimiento de los Oribatidos higrofilos*. (Ann. Edafologia y Fisiologia vegetal, 17 : 1-38.)
288. MINDERMAN, G., 1956, *The preparation of microtome sections of unaltered soil for the study of soil organisms in situ*. (Plant. and Soil, 8 : 42-48.)
289. — 1963, Discussion in LOUB, 1963.
290. MÖBIUS, K., 1877, *Die Auster und die Austerwirtschaft*. Berlin.
291. MONIEZ, R., 1889, *Acariens et Insectes marins des côtes du Boulonnais*. (Rev. Biol. Nord de la France, 2 : 149.)
292. MOREAU, Ch., 1965, *Introduction à l'étude de la pédofaune*. (Les Naturalistes Belges, 46 : 5-30.)
293. MORITZ, M., 1963, *Über Oribatidengemeinschaften (Acari : Oribatei) norddeutscher Laubwaldböden, unter besonderer Berücksichtigung der die Verteilung regelnden Milieubedingungen*. (Pedobiologia, 3 : 142-243.)
294. — 1965, *Untersuchungen über den Einfluss von Kahlschlagmassnahmen auf die Zusammensetzung von Hornmilbengemeinschaften (Acari : Oribatei) norddeutscher Laub- und Kiefern-mischwälder*. (Pedobiologia, 5 : 65-101.)
295. — 1966, *Metabelba parapulverosa n. sp. eine neue Oribatide (Acarina) aus Bulgarien*. (Bull. Inst. Zool. et Musée, Acad. Bulgare des Sci., 21 : 5-10.)
296. MORRIS, R. F., 1959, *Single-factor analysis in population dynamics*. (Ecology, 40 : 580-588.)
297. — 1963, *The dynamics of epidemic spruce budworm populations*. [Mem. Ent. Soc. Can., 31 : 1-332 (116-129).]
298. MOURSI, A., 1962a, *The attractiveness of CO<sub>2</sub> and N<sub>2</sub> to soil Arthropoda*. (Pedobiologia, 1 : 299-302.)
299. — 1962b, *The lethal doses of CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>, NH<sub>3</sub> and H<sub>2</sub>S for Soil Arthropoda*. (Pedobiologia, 2 : 9-14.)
300. MURDOCH, W. W., 1966, *Aspects of the population dynamics of some marsh Carabidae*. (J. Anim. Ecol., 35 : 127-156.)
301. MURPHY, P. W., 1953, *The biology of forest soils with special reference to the mesofauna or meiofauna*. (J. Soil Sc., 4 : 155-193.)
302. — 1955, *Ecology of the fauna of forest soils*. (Soil Zoology, D. K. Mc. KEVAN éd., Butterworths, London, 99-124.)
303. — 1956a, *A modified funnel method for extracting soil meiofauna*. (Sixième Congrès de la Science du Sol, 3 : 255-262.)
304. — 1956b, *Soil fauna investigations*. 1 : *Oribatid species cultured and their reactions to culture conditions*. 2 : *Consumption of leaf litter by mites*. (Forest Res., 1-3.)

305. NEF, L., 1955, *Données inédites*. Laboratoire d'Écologie animale, Université de Louvain, et Centre de Biologie Forestière de Bokrijk.
306. — 1957, *État actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts*. (Agricultura, 5 : 245-316.)
307. — 1960, *Comparaison de l'efficacité de différentes variantes de l'appareil de Berlèse-Tullgren*. (Z. ang. Ent., 46 : 178-199.)
308. — 1962, *The role of desiccation and temperature in the Tullgren-funnel-method of extraction*. (Progress in Soil Zoology, P. W. MURPHY éd., Butterworths, London, 169-173.)
309. NIEDBALA, W., 1967, *Investigations of the quantitative occurrence of Moss-mites (Acari, Oribatei) in the park of Solacz in Poznan depending on some agricultural activities*. (Badania Fizjograficzne Nad Polska Zachodnia, 20 : 29-44.)
310. NIELSEN, C. O., 1962, *Carbohydrases in soil and litter invertebrates*. (Oikos, 13 : 200-215.)
311. NOIRFALISE, A., 1952, *Étude d'une biocénose. La frênaie à Carex*. (Mém. Inst. roy. Sc. nat. Belg., 122, 156 p.)
312. — 1962, *Influence de quelques types de forêts sur le bilan des eaux d'infiltration*. (La technique de l'eau, Liège, 10 p.)
313. ODUM, E. P., 1962, *Fundamentals of ecology* (en collaboration avec H. T. ODUM. W. B. Saunders Comp. éd., Philadelphie, 546 p.)
314. OLSON, J. S., 1963, *Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems*. (Ecology, 44 : 322-331.)
315. OOSTING, H. J., 1956, *The study of plant communities. An introduction to plant ecology*. W. H. Freeman Comp., San Francisco, 440 p.
316. OVINGTON, J. D., 1962, *Quantitative Ecology and the woodland ecosystem concept*. (Advance in Ecological Research, J. B. CRAGG éd., Academic Press, London, vol. 1 : 103-192.)
317. OVINGTON, J. D. et PEARSALL, W. H., 1956, *Production Ecology. II : Estimates of Average Production by Trees*. (Oikos, 7 : 202-205.)
318. PALM, Th., 1951, *Die Holz und Rinden Käfer der nordschwedischen Laubbaüme*. (Medd. Stat. Skogs-förs., 40, 242 p.)
319. — 1959, *Die Holz und Rinden Käfer der nordschwedischen Laubbaüme*. Opusc. Ent., suppl. 16, 374 p.
320. PAOLI, G., 1908, *Monografia del genere Damaeosoma BERL. e generi affini*. (Redia, 5 : 31-91.)
321. PARKINSON, 1963, Discussion in LOUB, 1963.
322. PARIS, O. H. et PITELKA, F. A., 1962, *Population characteristics of the terrestrial Isopod Armadillidium vulgare in California grassland*. (Ecology, 43 : 229-248.)
223. — 1963, *The Ecology of Armadillidium vulgare (Isopoda : Oniscoidea) in California grassland; Food, Enemies, and Weather*. (Ecological Monographs, 33 : 1-22.)
324. PAULY, F., 1952, *Die Copula der Oribatiden*. (Naturwiss., 39 : 572-573.)
325. PÉGUY, Ch.-P., 1961, *Précis de Climatologie*. Masson et Cie., Paris, 347 p.
326. PENMAN, H. L., 1940, *Gas and water movements in soils*. (J. Agric. Sci., 30 : 437-443.)
327. PHILLIPSON, J., 1966, *Ecological Energetics*. Arnold, London, 57 p.
328. PIELOU, E. C., 1966a, *Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession*. (J. Theoret. Biol., 10 : 370-383.)
329. — 1966b, *The measurement of diversity in different types of biological collections*. (J. Theoret. Biol., 13 : 131-144.)
330. POOLE, T. B., 1961, *An Ecological study of the Collembola in a coniferous forest soil*. (Pedobiologia, 1 : 113-137.)
331. — 1962, *The effect of some environmental factors of the pattern of distribution of soil Collembola in a coniferous woodland*. (Pedobiologia, 2 : 169-182.)

332. POOLE, T. B., 1964, *A study of the distribution of soil Collembola in three small areas in a coniferous woodland.* (Pedobiologia, 4 : 35-42.)
333. POPP, E., 1962, *Semiaquatile Lebensräume (Bülten) in Hoch- und Niedermooren. II : Die Milbenfauna.* (Int. Revue ges. Hydrobiol., 47 : 533-579.)
334. — 1965, *Semiaquatile Lebensräume (Bülten) in Hoch- und Niedermooren. III : Die Bültentierwelt (ausser Insekten).* (Int. Revue ges. Hydrobiol., 50 : 225-268.)
335. — 1966, *Semiaquatile Lebensräume (Bülten) in Hoch- und Niedermooren. IV : Die Insekten der Bülten.* (Int. Revue ges. Hydrobiol., 51 : 315-367.)
336. POURBAIX, M. F., 1968, *Étude morphométrique de Ceratoppia bipilis (HERMANN, 1804) (Acarien, Oribatei).* Mémoire de Licence, Université de Louvain, 78 p.; inédit.
337. PRESTON, F. W., 1948, *The commonness, and rarity, of species.* (Ecology, 29 : 254-283.)
338. — 1962, *The canonical distribution of commonness and rarity. Part II.* (Ecology, 43 : 410-432.)
339. PSCHORN-WALCHER, H. et GUNHOLD, P., 1957, *Zur Kenntnis der Tiergemeinschaft in Moos- und Flechtenrasen an Park- und Waldbäumen.* (Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 46 : 342-354.)
340. RAFALSKI, J., 1966, *Contributions to the knowledge of the Oribatei (Acari) of Poland. I.* (Fragmenta Faunistica, 12 : 347-372.)
341. RAJSKI, A., 1958, *Two new species of moss mites (Acari, Oribatei) from Poland.* (Annales Zoologici, 17 : 429-439.)
342. — 1961, *Faunistic-Ecological investigations on moss mites (Acari, Oribatei) in several plant associations. I : Ecology.* (The Poznan Society of Friends of Science, Department of Mathematical and Natural Sciences, Publications of the section of Biology, 15, 160 p.)
343. — 1966, *Nutritional relations in Moss-Mites (Acari, Oribatei).* (Problems of Acarology, Acad. Sc. Pologne, 246-247.)
344. — 1967, *Autecological-Zoogeographical Analysis of Moss-Mites (Acari, Oribatei) on the basis of Fauna in the Poznan Environments, part I.* (Bulletin Entomologique de Pologne, 37 : 69-166.)
345. RAO, C. R., 1952, *Advanced Statistical Methods in Biometric Research.* J. Wiley and Sons, London, 390 p.
346. RAPOPORT, E. H., 1967, *Pyramid of numbers in Soil micro- and mesofauna.* I.B.P. Symposium on Methods and Study in Soil Ecology, Paris, 7-10 nov. 1967; inédit.
347. RAW, F., 1967, *Arthropoda (except Acari and Collembola).* (Soil Biology, BURGESS and RAW éd., Academic Press, London, chap. 10, 323-362.)
348. REEVES, R. M., 1967, *Oribatei from a bird nest.* (Acarologia, 9 : 284-289.)
349. RIHA, G., 1944, in MURPHY, 1953.
350. — 1951, *Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinboden.* (Zool. Jb. Abt. Syst. Ökol. Geo. d. Tiere, 80 : 407-450.)
351. ROCKETT, C. L. et WOODRING, J. P., 1966a, *Biological investigations on a new species of Ceratozetes and Pergalumna (Acarina : Cryptostigmata).* (Acarologia, 8 : 511-520.)
352. — 1966b, *Oribatid mites as Predators of Soil Nematodes.* (Ann. Ent. Soc. of America, 50 : 669-671.)
353. RÜHL, A., 1957, *Eine Auswertung von Streuanalysen aus norddeutschen Mittelgebirgen.* (Forstw. Centralblatt, 11-12 : 364-376.)
354. RYKE, P. A. J. et LOOTS, C. G., 1967, *The composition of the micro-arthropod fauna in South African soils.* (Progress in Soil Biology, O. GRAFF et J. E. SACHELL éd., North-Holland Publ. Comp., 538-546.)
355. SALT, G., HOLLICK, F. S., RAW, F. et BRIAN, M. V., 1948, *The arthropod population of pasture soil.* (J. Anim. Ecol., 17 : 139-150.)
356. SACHELL, J. E., 1967, *Lumbricidae.* (Soil Biology, BURGESS et RAW éd., Academic Press, chap. 9, 259-322.)
357. SCHALLER, F., 1949, *Zur Ökologie der Collembolen in Kalksteinboden.* (Zool. Jb. Abt. Syst., 78 : 263-293.)

358. SCHJØTZ-CHRISTENSEN, B., 1965, *Biology and Population Studies of Carabidae of the Corynephorum*. (Natura Jutlandica, 11 : 1-173.)
359. SCHUSTER, R., 1956, *Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungs Vorgängen im Boden*. (Z. Morph. Ökol. Tiere, 45 : 1-33.)
360. — 1965, *Über die Morphologie und Verbreitung einiger in Mitteleuropa seltener Milben (Acari-Oribatei)*. (Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark, 95 : 211(228).)
361. — 1966, *Hornmilben (Oribatei) als Bewohner des marinen Litorals*. (Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven, 2 : 319-328.)
362. SELLNICK, M., 1928, *Hornmilben, Oribatei*. In : *Die Tierwelt Mitteleuropas*. III. Von Quelle et Meyer, Leipzig, 7 : 1-42.
363. — 1960, *Formenkreis : Hornmilben, Oribatei*. In : *Die Tierwelt Mitteleuropas*. Von Quelle et Meyer, Leipzig, 45-134.
364. SELLNICK, M. et FORSSLUND, K. H., 1953, *Die Gattung Carabodes C. L. KOCK, 1836 in der schwedischen Bodenfauna*. (Acar. Oribatei). (Arkiv för Zoologi, 4 : 367-390.)
365. — 1955, *Die Camisiidae Schweden (Acar. Oribatei)*. (Arkiv för Zoologi, 8 : 473-530.)
366. SENGBUSCH, H. G., 1951, *Notes on Some New York Oribatid Mites* (Zoologica, 36 : 155-162.)
367. — 1954, *Studies on the life history of three oribatoid mites with observations on other species*. (Ann. Ent. Soc. Amer., 47 : 646-667.)
368. — 1957, *Checklist of Oribatoid Mites in the Vicinity of Mountain Lake Biological Station Virginia*. (Virginia Journ. Sciences, 8 : 128-134.)
369. — 1958b, *Zuchtversuche mit Oribatiden (Acarina)*. (Naturwiss., 35 : 498-499.)
370. — 1963, *Methods Recommended for the Preparation and Culture of Oribatei*. (Advances in Acarology, J. A. NAEGELE éd., Comstock Publ. Comp., vol. I, 121-190.)
371. SEYD, E., 1962, *The moss mites of kinder scout, Derbyshire (Acari : Oribatei)*. (J. Linn. Soc. Zool., 44 : 585-591.)
372. — 1966, *The Moss Mites of a Lakeland Peak (Acari : Oribatei)*. (The Entomologist, 99 : 140-143.)
373. — 1968, *Studies on the Moss Mites of Snowdonia (Acari : Oribatei)*. I : *Moel Hebog*. (The Entomologist, 101 : 37-41.)
374. SHANNON, C. E. et WEAVER, W., 1949, *The Mathematical Theory of Communication*. The University of Illinois Press, Urbana, 117 p.
375. SHEALS, J. G., 1957, *The Collembola and Acarina of uncultivated soil*. (J. Anim. Ecol., 26 : 125-134.)
376. SIEGEL, S., 1956, *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. MacGraw-Hill, London, 312 p.
377. SLOBOKIN, L. B., 1966, *Growth and regulation of animal populations*. Holt, Rhinehart et Winston, New York, 184 p.
378. SMEETS, M., 1968, *Étude comparative de quelques communautés d'Oribates (Acari : Oribatei) de la forêt de Meerdael*. Mémoire de Licence, Université de Louvain, 139 p.; inédit.
379. SNEDECOR, W. S., 1954, *Statistical methods*. The Iowa State College Press, 174 p.
380. SOLOMON, M. E., 1964, *Analysis of Processes Involved in the Natural Control of Insects*. (Advances in Ecological Research, J. B. CRAGG éd., Academic Press, London, vol. 2 : 1-58.)
381. SØRENSEN, T., 1948, *A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons*. (Vid. Selsk. Biol. Skr., 5 : 1-34.)
382. SOUTHWOOD, T. R. E., 1966, *Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations*. Methuen, London, 391 p.
383. SPEARMAN, C., 1904, *The Proof and Measurement of Association between two things*. (Am. Journ. of Psychology, 15 : 72-101.)
384. STÖCKLI, A., 1957, *Die Metazoenfauna von Wiesen- und Ackerböden aus der Umgebung von Zürich*. (Landw. Jb. Schweiz., 6 : 571-595.)

385. STRENZKE, K., 1951, *Die norddeutschen Arten der Gattungen Brachychthonius und Brachychochthonius* (Acarina : Oribatei). (Deutsch. Zool. Zeitschr., 1 : 234-249.)
386. — 1952, *Untersuchungen über die Tiergemeinschaften des Bodens; Die Oribatiden und ihre Synusien in den Böden Norddeutschlands*. (Zoologica, 37 : 1-173.)
387. TANSLEY, A. G., 1923, *Practical Plant Ecology*. London.
388. TARRAS-WAHLBERG, N., 1961, *The Oribatei of a central Swedish Bog and their environment*. (Oikos, suppl. 4, 56 p.)
389. THAMDRUP, H. M., 1939, *Studier over jydske Heders Okologi. I. Hedebunders fugtighedsforhold*. (Acta Jutlandica, 11, suppl., 1-82.)
390. THIENEMANN, A., 1926, *Der Nahrungskreislauf im Wasser*. (Verhandl. deutsch. Zool. Ges., 31 : 29-79.)
391. THOMPSON, H. R., 1951, *Truncated log-normal distributions. I : Solution by moments* (Biometrika, 38 : 414-422.)
392. TISCHLER, W., 1955, *Synökologie der Landtiere*. G. Fischer, Stuttgart. 414 p.
393. TRAVÉ, J., 1960, *Contribution à l'étude de la faune de la Massane* (3<sup>me</sup> note). *Oribates (Acariens)*, 2<sup>me</sup> partie. (Vie et Milieu, 9 : 209-232.)
394. — 1963, *Ecologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles*. (Vie et Milieu, suppl. 14, 267 p.)
395. — 1964, *Importance des stases immatures des Oribates en Systématique et en Écologie*. (Acarologia, 6, fasc. h. s., : 47-54.)
396. TSURU, S., 1967, *On studies of the microbial decomposition of various litters and humus formation in volcanic soils*. (Progress in Soil Biology, O. GRAFF et J. E. SATCHELL éd., North-Holland Publ. Comp., 455-463.)
397. TULLGREN, A., 1918, *Ein sehr einfacher Ausleapparat für terricole Tierformen*. (Zeit. Angew. Ent., 4 : 149-150.)
398. ULRICH, A. T., 1933, in MURPHY, P. W., 1953.
399. USHER, M. B. et BALOGUN, R. A., 1966, *A defense mechanism in Onychiurus* (Collembola, Onychiuridae). (Entomologist's Monthly Magazine, 102 : 237-238.)
400. VAN DER DRIFT, J., 1951, *Analysis of the animal community in a beech forest floor*. (Tijdschr. Entom., 94, 168 p.)
401. — 1963, *The disappearance of litter in mull and mor in connection with weather conditions and the activity of the microfauna*. (Soil Organisms, J. DOEKSEN et J. VAN DER DRIFT éd., North-Holland Publ. Comp., 125-133.)
402. — 1964, *Soil fauna and soil profile in some inland-dune habitats*. (Soil Micromorphology, A. JONGERIUS éd., Elsevier Publ. Comp., 69-81.)
403. — 1965, *The effects of animal activity in the litter layer*. (Experimental Pedology, Butterworths, London, 227-235.)
404. VAN DER DRIFT, J. et WITKAMP, M., 1959, *The significance of the breakdown of oak by Enoicyla pusilla BURM.* (Arch. Néerl. de Zool., 13 : 486-492.)
405. VAN DER HAMMEN, L., 1952, *The Oribatei (Acari) of the Netherlands*. (Zool. Verhand., 17 : 1-139.)
406. — 1959, *Berlese's primitive Oribatid Mites*. (Zool. Verhand., 40 : 1-93.)
407. VAN DER HAMMEN, L. et STRENZKE, K., 1953, *A partial revision of the genus Metabelba GRANDJEAN* (Oribatei, Acari). (Zool. Med., 32 : 141-154.)
408. VANEK, J., 1962, *Arborikole Hornmilben (Acarina : Oribatei) der jungen Tannenbeständen*. (Sbornik Lesnické Fakulty Vysoké Skoly Zemedelske V Praze, 5 : 291-300.)
409. VANNIER, G., 1967, *Étude in situ des réactions de la microfaune au dessèchement progressif d'un type de sol donné*. (C. R. Acad. Sc. Paris, 265 : 2090-2092.)
410. VARLEY, G. C. et GRADWELL, G. R., 1960, *Key Factors in population studies*. (J. Anim. Ecol., 29 : 399-401.)
411. VITZHUM, H. G., 1943, in WOODRING, 1963.

412. VOLZ, P., 1962, *Beiträge zu einer pedozoologischen Standortslehre. Nach Untersuchungen in der südlichen Vorderpfalz.* (Pedobiologia 1 : 242-290.)
413. VON TÖRNE, E., 1965, *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der Lebenstätigkeit von Mikroorganismen und Bodentieren auf den Abbau von Zellulose.* (Pedobiologia, 5 : 211-227.)
414. — 1967, *Beispiele für mikrobiogene Einflüsse auf den Massenwechsel von Bodentiere.* (Pedobiologia, 7 : 296-305.)
415. WALLACE, M. M. H., 1957, *Field evidence of density-governing reaction in Sminthurus viridis (L.).* (Nature, London, 180 : 388-390.)
416. WALLWORK, J. A., 1958, *Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina.* (Oikos, 9 : 260-271.)
417. — 1959, *The distribution and dynamics of some forest soil mites.* (Ecology, 40 : 557-563.)
418. — 1965, *The Cryptostigmata (Acari) of Antarctica with special reference to the Antarctic peninsula and south Shetland Islands.* (Pacific Insects, 7 : 453-468.)
419. — 1967, *Acari.* (Soil Biology, BURGESS et RAW éd., Academic Press, London, chap. 11, 363-395.)
420. WEIS-FOGH, T., 1948, *Ecological investigations on mites and Collembola in the soil. Description of some new mites (Acar.).* (Natura Jutlandica, 1 : 139-277.)
421. WHITTAKER, R. H., 1961, *Estimation of net primary production of forest and shrub communities.* (Ecology, 42 : 177-180.)
422. WIBO, C., 1967, *Recherche sur l'organisation de Communautés d'Oribates (Acari : Oribatei) de la forêt de Meerdael.* Mémoire de Licence, Université de Louvain, 112 p.; inédit.
423. WIEGERT, R. G. et EVANS, F. C., 1964, *Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in Southeastern Michigan.* (Ecology, 45 : 49-63.)
424. WIESER, W., 1962, *Parameter des Sauerstoffverbrauches. I : Mitteilung. Der Sauerstoffverbrauch einiger Landisopoden.* (Z. vergl. Physiol., 45 : 247-271.)
425. WIGGLESWORTH, V., 1965, *The principles of insect physiology.* (Methuen, London, 741 p.)
426. WILLMANN, C., 1931, *Moosmilben oder Oribatiden (Oribatei).* (Die Tierwelt Deutschlands, 22 : 79-200.)
427. — 1935, *Exploration biologique des cavernes de la Belgique et du Limbourg hollandais.* XXV<sup>e</sup> Contribution : Acari. (Bull. Mus. Hist. nat. de Belgique, 11 : 1-41.)
428. WITKAMP, M. et CROSSLEY, D. A., 1966, *The Role of Arthropods and Microflora in Breakdown of White Oak Litter.* (Pedobiologia, 6 : 293-303.)
429. WITKAMP, M. et VAN DER DRIFT, J., 1961, *Breakdown of forest litter in relation to environmental factors.* (Plant and Soil, 15 : 295-311.)
430. WITTICH, W., 1943, *Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung au feinem Boden mit Mullzustand.* (Forstarchiv, 19 : 1-18.)
431. — 1953, *Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einen Boden mit starker Regenwurm-tätigkeit.* (Schriftenr. Forstl. Fak. Göttingen, 9 : 1-33; in SATCHELL, 1967.)
432. — 1961, *Die Grundlagen der Stickstoffernährung des Waldes und Möglichkeiten für ihre Verbesserung.* (Der Stickstoff. Seine Bedeutung für die Landwirtschaft und die Ernährung der Welt, STALLING. A. éd., Oldenburg : 335-369.)
433. WOOD, T. G., 1967a, *Acari and Collembola of Moorland soils from Yorkshire England. I : Description of the sites and their populations.* (Oikos, 18 : 102-117.)
434. — 1967b, *Acari and Collembola of Moorland soils from Yorkshire England. II : Vertical distribution in four grassland soils.* (Oikos, 18 : 137-140.)
435. — 1967c, *Acari and Collembola of moorland soils from Yorkshire, England. III : The microarthropool communities* (Oikos, 18 : 277-292.)
436. WOODRING, J. P. et COOK, E. F., 1962, *The biology of Ceratozetes cisalpinus, Scheloribates laevigatus and Oppia nova, with a description of all stages* (Acarologia, 4 : 101-137.)
437. WOODRING, J. P., 1963, *The Nutrition and Biology of Saprophytic Sarcoptiformes.* (Advances in Acarology, J. A. NAEGELE éd., vol. 1 : 89-111.)
438. WOOLLEY, T. A., 1960, *Some interesting aspects of Oribatid Ecology (Acarina).* (Ann. Ent. Soc. Amer., 53 : 251-253.)



439. WOOLLEY, T. A., 1961, *A review of the Phylogeny of Mites*. (Annual Review of Entomology, 6 : 263-284.)  
440. — 1967, *A new genus and species of Oribatellid Mite from Colorado* (Acarina : Oribatei). (Journal of the Kansas Entomological Society, 40 : 32-37.)  
441. WOOLLEY, T. A. et HIGGINS, H. G., 1966, Xenillidae, *A new Family of Oribatid Mites* (Acari : Cryptostigmata). (Journal of the New York Entomological Society, 74 : 201-221.)  
442. ZINKLER, D., 1966, *Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und anderen Bodenkleinarthropoden*. (Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 52 : 99-144.)

**Principaux ouvrages consultés non cités dans le texte.**

443. ALLEE, W. C., PARK, O., EMERSON, A. E., T. et SCHMIDT, K. P., 1950, *Principles of Animal Ecology*. W. B. Saunders Comp., Philadelphia et London, 837 p.  
444. ANDREWARTHA, H. G., 1965, *Introduction to the Study of Animal Populations*. The University of Chicago Press, Chicago, 281 p.  
445. COMSTOCK, J. H., 1950, *An Introduction to Entomology*. Comstock Publ. Comp., Ithaca, New York, 1.064 p.  
446. FRANZ, H., 1954, *Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt*. Innsbruck, 664 p.  
447. IMMS, A. D., 1964, *A General Textbook of Entomology*. Methuen, London, 886 p.  
448. KERSHAW, K. A., 1966, *Quantitative and Dynamic Ecology*. Arnold, London, 183 p.  
449. MACARTHUR, R. H. et CONNELL, J. H., 1968, *The Biology of Populations*. Wiley et Sons, New York, 200 p.  
450. MACGILL, W. et QUASTLER, H., 1955, *Standardized nomenclature : an attempt*. (Information theory in Psychology, H. QUASTLER éd., Free Press Glencoe Ill., 83-92.)  
451. WOODBURY, A. M., 1954, *Principles of General Ecology*. MacGraw-Hill, New York, 503 p.
-

## TABLE DES MATIÈRES

---

	Pages
INTRODUCTION . . . . .	3
<i>Première partie.</i>	
PRÉLIMINAIRES : CADRE DU MÉMOIRE.	
Chapitre premier. — DESCRIPTION ET CONDITIONS DE VIE DES MILIEUX . . . . .	7
1. Situation et topographie . . . . .	8
2. Caractéristiques de la végétation . . . . .	8
3. Les couches holorganiques de surface . . . . .	12
4. Quelques éléments du pédoclimat . . . . .	18
5. Autres composantes mésologiques . . . . .	30
6. Synthèse des conditions de vie . . . . .	34
Chapitre II. — QUELQUES ASPECTS TECHNIQUES DE L'ÉTUDE . . . . .	36
1. Prélèvement de la faune . . . . .	36
1° Modalités . . . . .	36
2° Extraction de la faune . . . . .	36
2. Identification des Oribates . . . . .	38
3. Estimation du poids des Oribates . . . . .	43
1° Equation généralisée . . . . .	43
2° Equations particulières . . . . .	44
3° Discussion et conclusions . . . . .	49
4. Le régime alimentaire des Oribates . . . . .	51
5. Élevage des Oribates . . . . .	54
Chapitre III. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA FAUNE ARTHROPODIENNE . . . . .	55
1. Méthodes . . . . .	57
2. Résultats et discussion . . . . .	58
<i>Deuxième partie.</i>	
CRITÈRES ANALYTIQUES DES PEUPELEMENTS : ÉCOLOGIE DES POPULATIONS.	
AVERTISSEMENT . . . . .	67
Chapitre premier. — DISTRIBUTION VERTICALE DES ORIBATES ENTRE LES COUCHES HOLORGANIQUES DE SURFACE . . . . .	68
1. État de la question . . . . .	68
2. Résultats et discussion . . . . .	71

	Pages
Chapitre II. — PHÉNOLOGIE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS D'ORIBATES ... ..	84
1. Types phénologiques . . . . .	84
2. Comparaisons ... ..	94
3. Régulation de la densité ... ..	96
Chapitre III. — LES RELATIONS ADULTES-IMMATURES CHEZ LES ORIBATES .....	100
Chapitre IV. — LES SYNUSIES D'ORIBATES . . . . .	109
1. Délimitation du sujet ... ..	109
2. Résultats et discussion ... ..	111
1° Communautés corticoles ... ..	111
2° Communautés lignicoles ... ..	114
3° Communautés édaphiques . . . . .	115
4° Les espèces « ubiquistes » ... ..	116
5° Quelques données complémentaires ... ..	117
Chapitre V. — AUTRES CRITÈRES ANALYTIQUES DES PEUPEMENTS ... ..	118
1. La proportion d'Oribates primitifs ... ..	118
2. Biomasse des peuplements ... ..	120
3. Influence de la teneur en eau du substrat sur les populations d'Oribates ... ..	127
4. Rôle de la faune . . . . .	129

*Troisième partie.*

CRITÈRES SYNTHÉTIQUES DES PEUPEMENTS : BIOCÉNOTIQUE

AVERTISSEMENT ... ..	131
Chapitre premier. — ASSOCIATIONS SPÉCIFIQUES ET GROUPES RÉCURRENTS ... ..	132
1. Portée de la question ... ..	132
1° Affinités ou associations spécifiques ... ..	133
2° Groupes récurrents ... ..	133
3° Aperçu des méthodes ... ..	134
2. Recherches personnelles . . . . .	135
1° Méthodes . . . . .	135
2° Résultats ... ..	137
3° Discussion et conclusions ... ..	146
Chapitre II. — RELATIONS ENTRE LES PRINCIPAUX GROUPES TAXONOMIQUES ... ..	153
1. Les rapports entre Acariens et Collemboles ... ..	153
1° Etat de la question ... ..	153
2° Signification et interprétation ... ..	153
2. Relations quantitatives entre les Collemboles et les différents groupes d'Acariens ... ..	158
1° Méthodes et résultats ... ..	158
2° Synthèse et conclusions ... ..	164

DE QUELQUES PEUPELEMENTS D'ARTHROPODES ÉDAPHIQUES

203

	Pages
Chapitre III. — LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE .....	167
1. Considérations théoriques .....	167
2. Résultats et discussion .....	172
CONCLUSIONS GÉNÉRALES .....	178
RÉSUMÉ .....	182
ABSTRACT .....	183
BIBLIOGRAPHIE .....	184
TABLE DES MATIÈRES .....	201

---