



**HAL**  
open science

**ÉTUDE QUANTITATIVE DES UROPODIDES  
(ACARIENS : ANACTINOTRICHES) D'UN ARBRE  
MORT DE LA HÊTRAIE DE LA MASSANE 2. -  
ÉLÉMENTS DÉMOGRAPHIQUES D'UNE  
POPULATION D'ALLODINYCHUS FLAGELLIGER  
(BERLÈSE, 1910)**

Françoise Athias-Binche

► **To cite this version:**

Françoise Athias-Binche. ÉTUDE QUANTITATIVE DES UROPODIDES (ACARIENS : ANACTINOTRICHES) D'UN ARBRE MORT DE LA HÊTRAIE DE LA MASSANE 2. - ÉLÉMENTS DÉMOGRAPHIQUES D'UNE POPULATION D'ALLODINYCHUS FLAGELLIGER (BERLÈSE, 1910). Vie et Milieu , 1978, pp.35 - 60. hal-02998366

**HAL Id: hal-02998366**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02998366v1>**

Submitted on 10 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**ÉTUDE QUANTITATIVE DES UROPODIDES  
(ACARIENS : ANACTINOTRICHES)  
D'UN ARBRE MORT DE LA HÊTRAIE  
DE LA MASSANE**

**2. — ÉLÉMENTS DÉMOGRAPHIQUES D'UNE POPULATION  
D'*ALLODINYCHUS FLAGELLIGER* (BERLÈSE, 1910)**

par Françoise ATHIAS-BINCHE

*Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer*

**ABSTRACT**

A single population of *A. flagelliger* (Uropodina : *Prodinychidae*) was studied during six consecutive years in a decaying tree.

The statistical analysis of body length at immature stages separates the pre-moulting immatures. This method shows that the moulting of immigrant deutonymphs (DN) occurs immediately after their arrival in the biotope; it also reveals the main periods of the protonymphs moulting.

One can observe two main adult cohorts, one adult generation born in autumn (moultings of immigrant DN) and a second, born in winter. The immigrant DN become immediately young adults in autumn; these massively reproduce so that a very large number of larvae results. The emigrant DN, which are born in winter and spring, leave the biotope during spring and summer.

The death and birth rates are density-dependent. The fecundity rate mainly depends on the early colonisation dynamics of the population in newly dead tree; it decreases in relation to the wood decomposition. Demographic features are climate-independent.

The relative annual rate of density change depends chiefly on the prereproductive individuals surviving, and, obviously, on the mortality of the immature stages. The total population mortality, the birth rate and the senescence rate do not greatly influence the relative rate of density change. The increase of the emigrant DN number in relation

to the wood decomposition may be correlated with the decrease of the population abundance.

Similar to many other populations, *A. flagelliger* shows a sigmoid population growth (size plotted against time), when introduced in a new locality. It may be assumed that some environmental factors linked with wood decomposition contribute to the final decrease of the population size.

## INTRODUCTION

La première partie de ce travail (ATHIAS-BINCHE, 1977) concernait la description du milieu, l'évolution de la décomposition d'un hêtre mort et les variations quantitatives du peuplement en Uropodides colonisant cet arbre pendant les six premières années suivant sa mort.

La seconde partie est consacrée à l'étude de la phénologie et de certains éléments de la démographie de la population d'*Allodinychus flagelliger* (BERLESE, 1910), Uropodide appartenant à la famille des Prodiynchidae, qui domine numériquement le peuplement en Uropodides de 1972 à 1976. Les exemplaires de la Massane appartiennent peut-être à une sous-espèce dont les dimensions sont supérieures à celles des exemplaires de l'espèce-type distribuée en Italie, en Europe tempérée et en Scandinavie (ATHIAS-BINCHE, 1978).

### 1. — MÉTHODES ET TECHNIQUES

Le protocole d'échantillonnage est présenté dans la première partie de ce travail; rappelons qu'il n'y a qu'un prélèvement par mois, l'écorce (H1) et l'aubier (H2) étant dissociés.

Les données concernant les effectifs des animaux sont rapportées à 1 000 cm<sup>3</sup> de bois sec pour le total de l'abondance H1 + H2.

Les diverses stases(\*) des espèces en présence sont identifiées au microscope. Les animaux sont montés en lame ouverte selon la méthode de GRANDJEAN (1949). Les individus sont mesurés après un séjour de 10 jours environ dans l'acide lactique à froid (éclaircissement); les animaux ne sont pas chauffés pour éviter les gonflements.

\* Stases : au cours du développement postembryonnaire, formes morphologiquement distinguables d'une mue à la suivante, par opposition aux simples mues de croissance (GRANDJEAN, 1938, 1969).

## 2. — DIMENSION DES DIFFÉRENTES STASES

Le développement des Acariens Anactinotriches comprend l'œuf et 4 stases : la larve hexapode (L), la protonympe (PN), la deutonympe (DN) et les adultes.

Dans le cas d'*A. flagelliger*, comme chez d'autres Uropodides du bois mort ou des milieux non édaphiques, on observe deux stades deutonymphaux (ATHIAS, 1975; ATHIAS-BINCHE, 1976), une deutonympe sédentaire, homéomorphe dans le cas d'*A. flagelliger*, et une deutonympe phorétique, souvent hétéromorphe\*. J'ai figuré ces deux stades dans un travail consacré à la morphologie d'*A. flagelliger* (ATHIAS-BINCHE, 1978). Les DN phorétiques se fixent sur leur hôte, un Insecte généralement, par un pédicelle (styloprocte) anhiste secrété par des glandes anales et se laissent ainsi véhiculer par le vecteur. La présence de ces phorétiques est importante pour la biologie de l'espèce et la suite de ce travail soulignera plusieurs fois l'impact de ces DN migrantes sur les caractéristiques de la population étudiée.

Il est indispensable, dans une étude démographique, d'identifier et de mesurer précisément la longueur du corps des juvéniles, particulièrement chez les *Prodinychidae* qui constituent une famille homogène dont les jeunes se ressemblent d'un genre à l'autre. Ici, trois espèces appartenant à cette famille colonisent l'arbre mort étudié : *A. flagelliger*, *Prodinychus carinatus* (Berl. 1910) et *Phyllo-dinychus* sp (voir la première partie de ce travail). Ces observations sur la démographie de petits Invertébrés tels que les Acariens supposent des connaissances taxonomiques et morphologiques préalables sérieuses.

Plus de 230 L, 415 PN, 148 DN sédentaires, 215 DN phorétiques, 111 ♀♀ et 92 ♂♂ ont été mesurés. Cet abondant matériel m'a permis de mesurer des juvéniles prêts à muer (c'est-à-dire dont les ébauches de la stase suivante sont visibles) et de constater que la longueur corporelle de ces individus était supérieure à celle du reste de la population appartenant à la même stase.

Il ne s'agit pas ici d'une croissance à proprement parler, d'ailleurs les Acariens ne sont pas des Arthropodes à croissance continue. C'est en fait un gonflement du corps qui caractérise la période préecdysiale; la peau molle se déplisse, mais les dimensions

\* Les deutonymphes sédentaires sont sans doute ontogénétiquement différentes des DN phorétiques.

des scutums sclérotisés ne varient pas. L'état précédyssial précède la mue de quelques jours et ne modifie que légèrement l'activité de l'animal.

Ces mesures permettent de déceler la proportion de juvéniles prêts à muer dans l'ensemble d'une stase donnée, même lorsque les ébauches de la stase suivante ne sont pas encore visibles. D'un point de vue démographique, ces données fournissent une estimation de l'état de la population juvénile : population jeune ou à dominante de formes précédyssiales. Toutefois, la période précédyssiale est fugace, compte tenu de la durée de vie de la stase considérée, donc la probabilité de récolter un individu près de la mue est relativement faible, surtout lorsque l'échantillonnage n'est que mensuel et lorsque la taille de l'échantillon est petite. Il faut donc considérer ces résultats avec prudence et ne leur donner qu'une valeur d'estimation.

Les histogrammes de fréquences des longueurs corporelles sont indiqués en figure 1. Il est hasardeux de reconnaître à l'œil les différentes populations d'une courbe polymodale. Une méthode graphique simple utilisant la droite des probits a été proposée par HARDING (1949).

Sur un papier « probit » on porte en ordonnées le pourcentage cumulé de chaque classe de fréquence et en abscisse les classes de fréquence. Ces pourcentages sont alignés lorsque la distribution des fréquences suit une loi normale. Cette droite peut comporter un ou plusieurs points d'inflexion; ces accidents discriminent alors les diverses populations de classes de tailles. La méthode de HARDING n'est pas rigoureusement mathématique, mais elle est suffisante pour le biologiste. Signalons qu'en pratique l'alignement n'est bon qu'entre 2 et 99 % environ, les classes extrêmes ayant généralement des fréquences très faibles du fait de la taille limitée de l'échantillon.

Les pourcentages cumulés sont bien alignés chez les adultes (Fig. 1 A). Les  $\delta\delta$  sont légèrement plus petits ( $\bar{x} = 825,0 \mu$ ) que les  $\varphi\varphi$  ( $\bar{x} = 848,0 \mu$ ); la différence des moyennes est significative à 99 % ( $t = 4,37$ ,  $\bar{x}\varphi - x\delta = 23 \mu$ ). Les histogrammes sont ajustés aux courbes normales correspondantes.

Chez la DN phorétique, les points sont aussi bien alignés; les variations autour de la moyenne sont très faibles (Fig. 1 B). Le coefficient de variation des longueurs (voir par exemple LAMOTTE, 1967),  $V \% = 100/\sigma/\bar{x} = 3,8 \%$  est inférieur à celui des adultes ( $V \% \varphi = 4,3$  et  $V \% \delta = 4,5 \%$ ). La population des DN phorétiques est donc très homogène et, en particulier, aucun individu prêt à muer n'a été récolté. Ecologiquement, ceci signifierait que ces DN ne muent pas dans le bois mort mais sur l'Insecte, ou bien que la mue est immédiatement postérieure à l'arrivée des migrantes

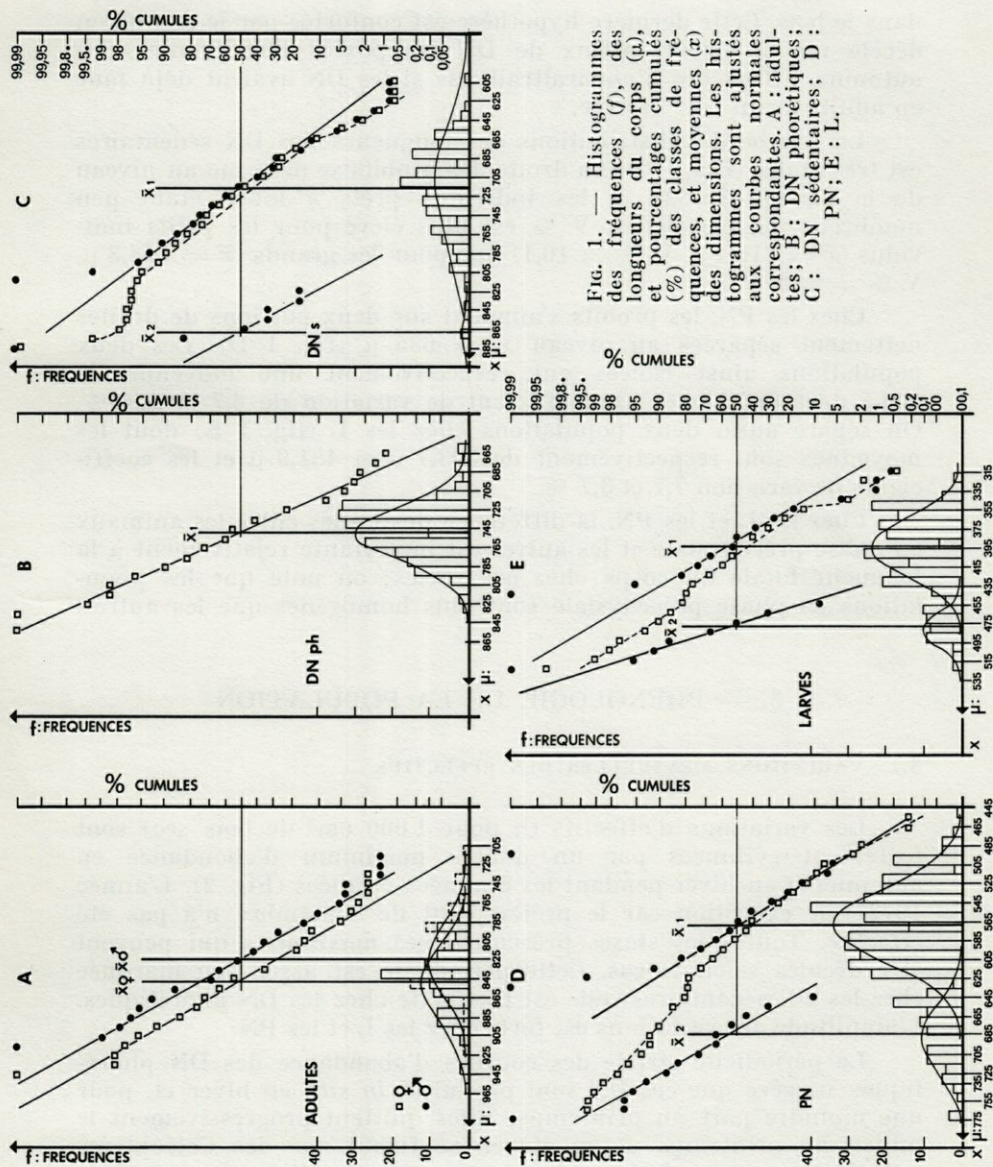


Fig. 1. — Histogrammes des fréquences ( $f$ ), des longueurs du corps ( $\mu$ ), et pourcentages cumulés (%) des classes de fréquences, et moyennes ( $\bar{x}$ ) des dimensions. Les histogrammes sont ajustés aux courbes normales correspondantes. A : adultes; B : DN phorétiques; C : DN sédentaires; D : PN; E : L.

dans le bois. Cette dernière hypothèse est confortée par le fait qu'on décèle un important afflux de DN (supposées immigrantes) en automne, afflux qui n'apparaîtrait pas si les DN avaient déjà mué en adulte avant leur arrivée.

La courbe des distributions des longueurs des DN sédentaires est très étalée (Fig. 1 C). La droite des probits se déforme au niveau de la classe 815-825  $\mu$ , les individus prêts à muer étant peu nombreux. Le coefficient V % est plus élevé pour les petits individus ( $\bar{x} = 716,4 \mu$ , V % = 10,1) que pour les grands ( $\bar{x} = 868,3 \mu$ , V % = 2,8).

Chez les PN, les probits s'alignent sur deux portions de droites nettement séparées au niveau  $x = 635 \mu$  (fig. 1 D). Les deux populations ainsi isolées ont respectivement une moyenne de 568,5  $\mu$  et 686,4  $\mu$  et un coefficient de variation de 6,7 et 4,9 %. On sépare aussi deux populations chez les L (fig. 1 E) dont les moyennes sont respectivement de 393,7  $\mu$  et 481,9  $\mu$  et les coefficients de variation 7,7 et 3,7 %.

Chez les L et les PN, la différence des tailles entre les animaux en phase précécdysiale et les autres est importante relativement à la longueur totale du corps chez ces stases; on note que les populations en phase précécdysiale sont plus homogènes que les autres.

### 3. — PHÉNOLOGIE DE LA POPULATION

#### 3.1. VARIATIONS MENSUELLES DES EFFECTIFS

Les variations d'effectifs ( $n$  pour 1 000  $\text{cm}^3$  de bois sec) sont fortement rythmées par un double maximum d'abondance en automne et en hiver pendant les 5 années étudiées (Fig. 2). L'année 1972 fait exception car le prélèvement de septembre n'a pas été effectué. Toutes les stases présentent ces maximums qui peuvent être décalés selon le cas. Cette périodicité est assez peu marquée chez les DN sédentaires; elle est très nette chez les DN phorétiques. L'amplitude des variations est forte chez les L et les PN.

La périodicité stricte des courbes d'abondance des DN phorétiques suggère que ces DN sont produites *in situ* en hiver et, pour une moindre part au printemps. Elles quittent progressivement le milieu au printemps et en été en se fixant sur des Coléoptères xylophages sortant de leur hibernation. Ces phorétiques passeraient tout l'été sur l'hôte (on ne récolte que très peu de DN phorétiques dans l'arbre en été et on n'en trouve jamais dans le sol); elles migreraient dans un nouvel arbre en automne et en hiver (Fig. 2 A) lorsque l'hôte rejoint un arbre pour pondre et hiberner. A ce

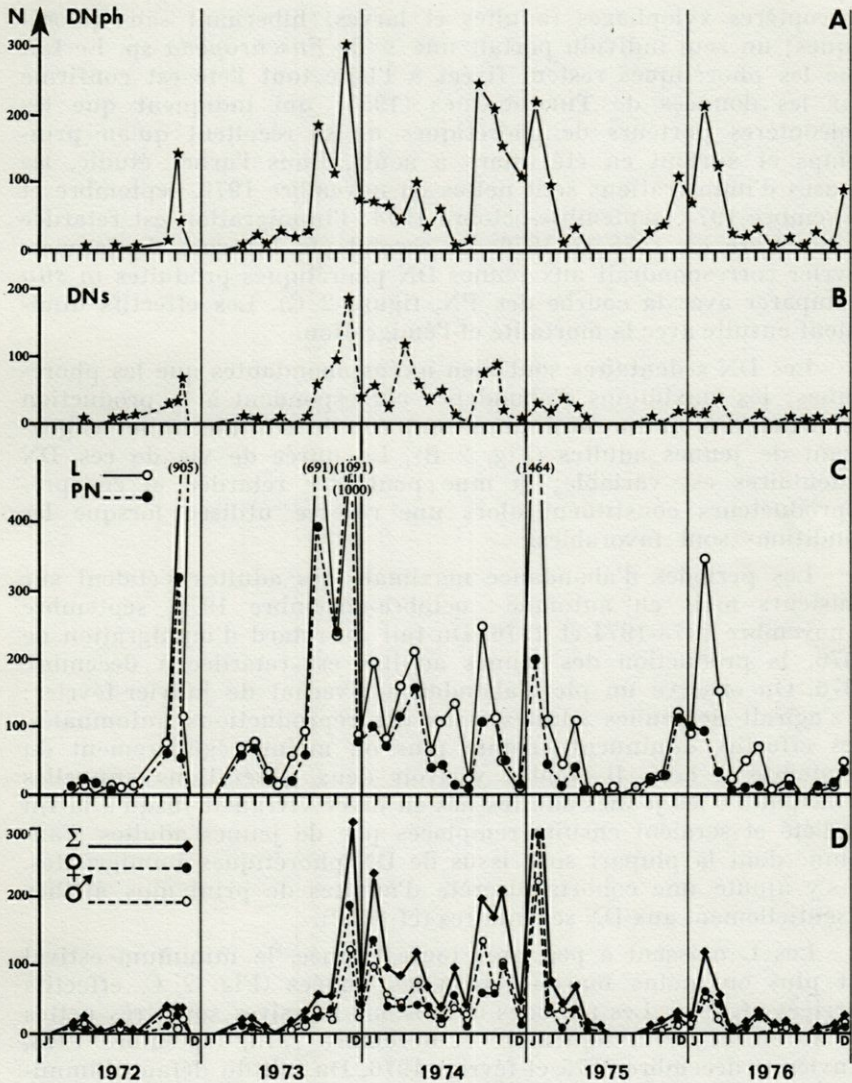


FIG. 2. — Effectifs mensuels (individus pour 1000 cc de bois sec) de chaque stade de 1972 à 1976. DNph : DN phorétiques; DNs : DN sédentaires;  $\Sigma$  : total des adultes.

moment, les DN abandonneraient leur hôte et mueraient immédiatement. On ne trouve pratiquement pas de DN phorétiques fixées sur un hôte en plein hiver : j'ai capturé plus de 125



Coléoptères xylophages (adultes et larves) hibernant sans phorétiques; un seul individu portait une ♀ de *Fuscuropoda* sp. Le fait que les phorétiques restent fixées à l'hôte tout l'été est confirmé par les données de THÉODORIDÈS (1955) qui indiquent que les Coléoptères porteurs de phorétiques ne se récoltent qu'au printemps et surtout en été (mars à août). Dans l'arbre étudié, les phases d'immigrations sont nettes en novembre 1972, septembre et novembre 1973, septembre-octobre 1974; l'immigration est retardée à décembre en 1975 et 1976. Le second pic hivernal de janvier-février correspondrait aux jeunes DN phorétiques produites *in situ* (comparer avec la courbe des PN, figure 2 C). Les effectifs diminuent ensuite avec la mortalité et l'émigration.

Les DN sédentaires sont bien moins abondantes que les phorétiques; les maximums d'abondance correspondent à la production de jeunes DN et les minimums sont consécutifs aux mues engendrant de jeunes adultes (Fig. 2 B). La durée de vie de ces DN sédentaires est variable; la mue peut être retardée et ces pré-reproducteurs constituent alors une réserve utilisée lorsque les conditions sont favorables.

Les périodes d'abondance maximale des adultes s'étalent sur plusieurs mois en automne: octobre-novembre 1972, septembre à novembre 1973-1974 et 1976. Du fait du retard d'immigration de 1976, la production des jeunes adultes est retardée à décembre 1976. On observe un pic d'abondance hivernal de janvier-février; il s'agirait de jeunes adultes issus des reproductions automnales. Les effectifs diminuent ensuite plus ou moins régulièrement du printemps à l'été. Il semble y avoir deux générations annuelles principales: les jeunes adultes nés en hiver vivraient jusqu'à la fin de l'été et seraient ensuite remplacés par de jeunes adultes d'automne dont la plupart sont issus de DN phorétiques immigrantes. Il s'y ajoute une cohorte discrète d'adultes de printemps affiliés essentiellement aux DN sédentaires (cf § 3.2).

Les L naissent à peu près toute l'année, le minimum estival est plus ou moins marqué selon les années (Fig. 2 C, effectifs corrigés cf. § 4). Les périodes d'éclosions massives sont très nettes en novembre 1972, septembre et décembre 1973, septembre 1974, janvier et décembre 1975 et février 1976. Du fait du défaut d'immigration de 1976, les L sont peu abondantes en décembre 1976.

La courbe des effectifs des PN est sensiblement parallèle à celle des L (Fig. 2 C). On note en outre un léger afflux de PN de printemps (avril-mai 1972 et 1973, avril 1974) dont certaines donnent les DN sédentaires de printemps.

## 3.2. MOYENNES SAISONNIÈRES

Les principales tendances saisonnières de l'évolution numérique des différentes stases ont été représentées par la moyenne des effectifs  $N_i$  de chaque mois de l'année pour les 5 ans étudiés ( $N_i = N_i/5$  pour le mois  $i$ , Fig. 3).

On voit que les oscillations des effectifs des adultes, particulièrement des ♀♀, sont bien plus faibles que chez les autres stases (Fig. 3 C). Les maximums d'abondance des jeunes adultes d'automne et d'hiver sont nets; les effectifs décroissent ensuite régulièrement jusqu'au minimum estival.

Toutes proportions gardées, la courbe des L est parallèle à celle des adultes (Fig. 3 A); elles sont d'autant plus abondantes que les adultes sont jeunes\*. Les PN suivent le même schéma, le pic

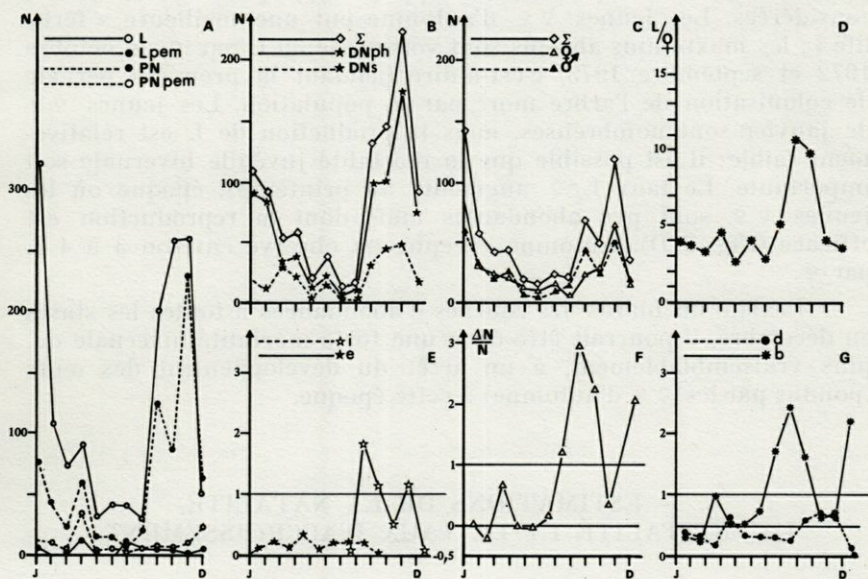


FIG. 3. — Moyennes mensuelles des effectifs sur 5 ans (1972-1976).  
 A : L et PN; B : DN phorétiques et sédentaires; C : Adultes; D : nombre de L rapporté au nombre de ♀♀; E : taux de migrations; F : taux d'accroissement; G : mortalité et natalité; b : natalité; d : mortalité totale; e : taux d'émigration ( $E/N$ ); i : taux d'immigration ( $I/N$ ); L pem : L en période préecdysiale; PN pem : PN en période préecdysiale.

\* Les jeunes adultes se reconnaissent à leurs téguments faiblement pigmentés.

printanier d'avril est bien visible (Fig. 3 A). A cette époque, la proportion des PN en phase préecdysiale est importante et correspond à une production de DN de printemps, puis de jeunes adultes. En décembre aussi des PN prêtes à muer annoncent les DN et les adultes de janvier-février.

Les DN phorétiques nées *in situ* sont surtout nombreuses en janvier-février. Une cohorte moins importante paraît être produite en avril et en juin (Fig. 3 B). Le pic automnal signale l'irruption des DN immigrantes qui sont plus nombreuses que les DN phorétiques nées sur place, par contre ces DN naissent *in situ* de l'hiver à la fin du printemps et leurs départs s'étalent sur 6 mois environ (février-août, Fig. 3 E). Les DN sédentaires sont peu abondantes; leurs maximums se situent en automne et au début du printemps (Fig. 3 B); l'apparition des jeunes adultes d'avril paraît consécutive à ce dernier maximum.

La production de jeunes effectivement éclos par ♀ est estimée par la moyenne mensuelle du rapport L/♀ pour les 5 années considérées. Les jeunes ♀♀ d'automne ont une meilleure « fertilité »; les maximums absolus sont voisins de 30 L par ♀ en octobre 1972 et septembre 1973, c'est-à-dire pendant la première période de colonisation de l'arbre mort par la population. Les jeunes ♀♀ de janvier sont nombreuses, mais la production de L est relativement faible; il est possible que la mortalité juvénile hivernale soit importante. Le taux L/♀ augmente au printemps, époque où les jeunes ♀♀ sont peu abondantes mais dont la reproduction est efficace (Fig. 3 D). Automne excepté, on observe environ 3 à 4 L par ♀.

Il existe un hiatus des courbes d'abondances à toutes les stases en décembre, il pourrait être dû à une forte mortalité hivernale ou, plus vraisemblablement, à un arrêt du développement des œufs (pondus par les ♀♀ d'automne) à cette époque.

#### 4. — ESTIMATIONS DE LA NATALITÉ, LA MORTALITÉ ET LE TAUX D'ACCROISSEMENT

L'étude démographique des Invertébrés se heurte à des difficultés majeures comme le souligne GILLON (1976) à propos des Insectes. On sait que les concepts de la dynamique des populations ont été principalement élaborés à partir de populations de laboratoire dont les conditions d'élevage sont connues, voire déterminées. La transposition de ces concepts à des populations naturelles est plus ardue. La première cause de distorsion provient de la qualité

de l'échantillonnage, et surtout de sa périodicité qui est fondamentale chez les Invertébrés dont le taux de renouvellement est rapide. Ensuite, de nombreux facteurs mésologiques susceptibles d'influencer la démographie sont mal connus et, notamment, l'impact des facteurs biotiques est mal évalué. Enfin, la durée d'une génération et l'âge réel des individus d'une population naturelle sont inconnus.

Dans le cas présent, on peut estimer que l'insuffisance de l'échantillonnage est la source prépondérante de difficultés; une périodicité d'un mois paraît nettement trop longue. En outre, les prélèvements n'ont pas eu lieu aux mêmes dates d'une année à l'autre, ce qui pourrait être important pour révéler des éclosions massives ou des phénomènes fugaces. La suite du travail montre d'ailleurs que les L, qui ont une durée de vie assez courte (15 à 21 jours), ont été moins bien échantillonnées que les autres stases et que des corrections sont nécessaires.

Malgré les restrictions présentées ci-dessus, les données chiffrées qui suivent sont étayées par le fait que les courbes d'abondances sont superposables d'une année sur l'autre, donc que les résultats constituent un bon reflet de la réalité.

#### 4.1. VARIATIONS SAISONNIÈRES

La natalité et la mortalité sont estimées par l'équation fondamentale de la dynamique des populations (cf. WILLIAMSON, 1972) :

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E(1),$$

où  $N_t$  est l'effectif total de la population au temps  $t$ ,  $N_{t+1}$ , cet effectif au temps  $t + 1$ ,  $B$ , le nombre de naissances,  $D$ , le nombre de morts,  $I$ , le nombre d'immigrants et  $E$ , les émigrants du temps  $t$  au temps  $t + 1$ .

On a

$$N_{t+1} - N_t = \Delta N = B - D + I - E(2)$$

et

$$\Delta N/N_t = B - D + I - E/N_t = b - d + i - e(3),$$

où  $\Delta N/N_t$  est le taux d'accroissement relatif du temps  $t$  au temps  $t + 1$ ,  $b$  et  $d$  respectivement le taux de natalité et de mortalité totale,  $i$  et  $e$ , les taux d'immigration et d'émigration. L'équation (3) a une expression relative et permet les comparaisons d'une population à une autre.

Il faut noter que  $d$  est la mortalité totale de la population et que ce taux ne reflète pas les mortalités par classes d'âge (voir

tableau I). Lorsque  $d = 1$ ,  $D = N_t$  et  $N_{t+1} = 0$ , la mortalité est maximale. La population est équilibrée lorsque  $b = d = e = i$ , alors  $N_{t+1} = N_t$ .

Dans les calculs, B est estimé par le nombre de L, ce qui représente le nombre de jeunes effectivement éclos. De fait, B est biaisé si le prélèvement a eu lieu un certain temps après l'éclosion car beaucoup de jeunes L peuvent mourir entre temps. KRASINSKAIA (1961) estime qu'une ♀ d'Uropodide peut produire 50-60 œufs au cours de sa vie; seuls 2 à 4 œufs viennent simultanément à maturité (2 chez *A. flagelliger*). Je corrige la natalité lorsque l'effectif observé des L est insuffisant pour obtenir l'égalité de base (1), soit  $N_{t+1} > N_t + B - D + I - E$ ; on calcule B corrigé de façon à restaurer l'égalité (1). Les L sont en effet moins bien échantillonnées que les autres stases; assez fragiles, elles supportent mal l'extraction. D'autre part les mues  $L \rightarrow PN$  peuvent avoir lieu entre 2 échantillonnages successifs.

L'effectif des immigrants, I, est estimé par le nombre de DN phorétiques récoltées en automne; on suppose donc qu'elles sont toutes des immigrantes. Comme ces DN muent immédiatement soit sur l'hôte soit dès leur arrivée (cf. § 2), on tient compte des jeunes adultes (A) produits par les immigrantes (DNph), déduction faite des adultes éventuellement issus de DN sédentaires (DNs), soit :  $I = DNph = (A_{t+1} - A_t) - (DNs_{t+1} - DNst)$ .

L'émigration verno-estivale est plus difficile à estimer, surtout si l'échantillonnage a lieu après un départ, le nombre réel de DN phorétiques nées *in situ* est inconnu. Pour simplifier, les auteurs estiment généralement  $I = E$ ; cette évaluation est fautive si les immigrants sont plus nombreux que les émigrants; I peut être supérieur à  $N_t$ , mais, bien entendu, le nombre d'émigrants E ne peut être supérieur à N. J'ai estimé que les DN phorétiques nées *in situ* au temps  $t$  émigrent au temps  $t + 1$ , par exemple la cohorte de février quitte le milieu en mars, etc... L'estimation est forcément grossière, mais c'est la seule façon d'évaluer l'émigration.

Enfin, D se déduit de l'égalité (1), B, I, E,  $N_t$  et  $N_{t+1}$  étant connus. Le taux d'accroissement observé  $\Delta N/N_t$  est nul lorsque l'effectif ne varie pas quels que soient  $b$ ,  $d$ ,  $i$  ou  $e$ ; il est positif si N augmente de  $t$  à  $t + 1$  et négatif dans le cas contraire.

Les variations saisonnières des divers paramètres de l'équation (3) sont indiquées aux figures 3 et 4. Le taux d'accroissement est surtout important en automne (Fig. 3 E, 4 A) et en hiver; ces valeurs concordent avec l'arrivée des immigrants et l'accroissement de la natalité pendant ces périodes (Fig. 3 E, 3 G, 4 A, 4 C). Le taux d'accroissement est fortement rythmé par les saisons.

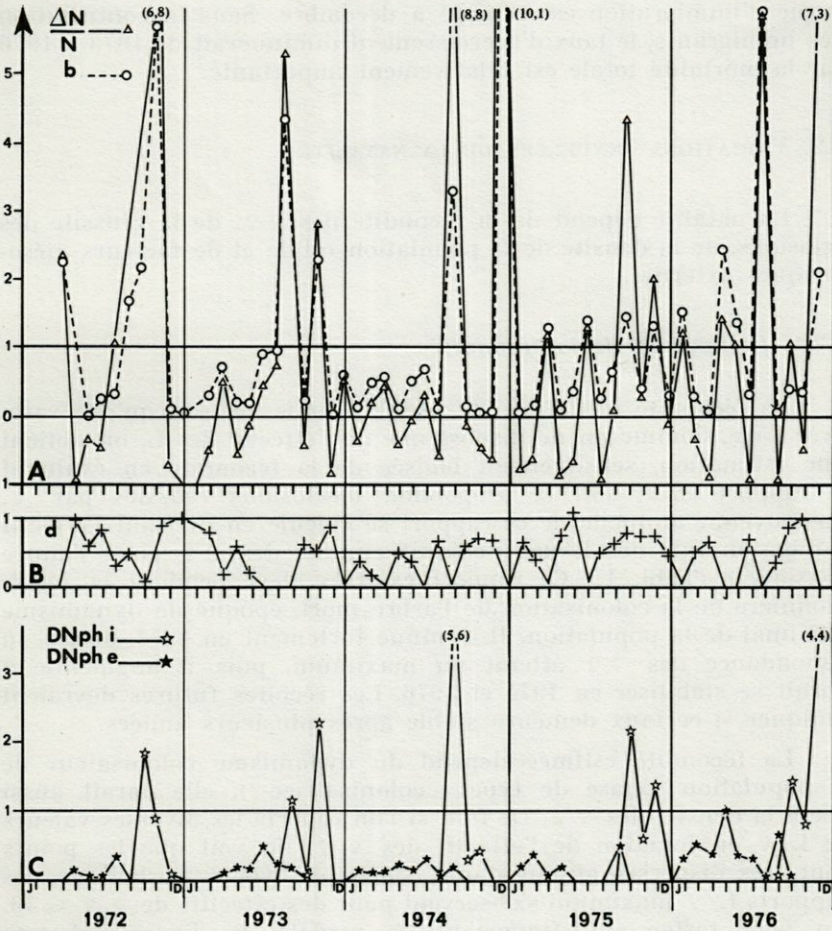


FIG. 4. — A : Valeurs mensuelles du taux d'accroissement ( $\Delta N/N$ ) et de la natalité  $b$ ; B : id. pour la mortalité  $d$ ; C : id. pour l'immigration  $i$  et pour l'émigration  $e$ .

Les fortes mortalités succèdent de peu aux pics de natalité, ce qui indique une forte mortalité juvénile (Fig. 3 G).

Les moyennes annuelles du taux d'accroissement sont voisines de 1, de même pour la natalité (Fig. 4); elles diminuent en 1973 et 1974, années caractérisées par un effectif total élevé. La mortalité annuelle moyenne augmente régulièrement à partir de 1973. Le taux d'immigration excède l'émigration (Fig. 4 B et 4 C). En 1976,

le pic d'immigration est retardé à décembre. Sans la contribution des immigrants, le taux d'accroissement diminuerait de 1973 à 1976 car la mortalité totale est relativement importante.

#### 4.2. VARIATIONS ANNUELLES DE LA NATALITÉ

La natalité dépend de la fécondité des ♀♀, de la réussite des éclosions, de la densité de la population totale et de facteurs mésologiques externes.

##### 4.2.1. Estimation de la fécondité

La fécondité réelle des ♀♀ est inconnue, on sait qu'elle varie avec l'âge. Comme on ne dispose que de l'effectif des L, on obtient une estimation, sensiblement biaisée de la fécondité en évaluant le rapport  $L/\varphi$ , soit la proportion d'éclosions réussies par ♀. La moyenne annuelle de ce rapport se calcule en divisant l'effectif corrigé cumulé des L par l'effectif cumulé des ♀♀ pour l'année considérée (Tabl. 1). Ce rapport est très élevé pendant la phase pionnière de la colonisation de l'arbre mort, époque de dynamisme maximal de la population. Il diminue fortement en 1974, année où l'abondance des ♀♀ atteint un maximum, puis il augmente et paraît se stabiliser en 1975 et 1976. Les récoltes futures devraient indiquer si ce taux demeure stable après plusieurs années.

La fécondité estimée dépend du dynamisme colonisateur de la population (phase de type  $r$  colonisatrice ?), elle paraît aussi liée à la densité des ♀♀. De fait, si l'on reporte les diverses valeurs de  $L/\varphi$  en fonction de l'effectif des ♀♀, on voit que les points sont très dispersés autour d'une courbe de type hyperbolique, les rapports  $L/\varphi$  maximum s'observent pour des effectifs de ♀♀  $\leq 40$ . On peut tester statistiquement ce modèle en linéarisant une courbe hyperbolique de fonction  $y = m/x$  par les logarithmes :  $\log y = m' - \log x$  avec  $y = L/\varphi$  et  $x = N_{\varphi}$  (Fig. 5 B); on calcule ensuite le coefficient de corrélation de SPEARMAN. Ici, il est positif mais non significatif. La fécondité est donc peu liée à la densité des ♀♀; elle est surtout associée aux saisons et au dynamisme colonisateur de la population.

##### 4.2.2. Natalité et facteurs dépendants de la densité

La natalité annuelle moyenne est exprimée par le rapport de l'effectif cumulé des L à celui de l'effectif total cumulé de la popu-

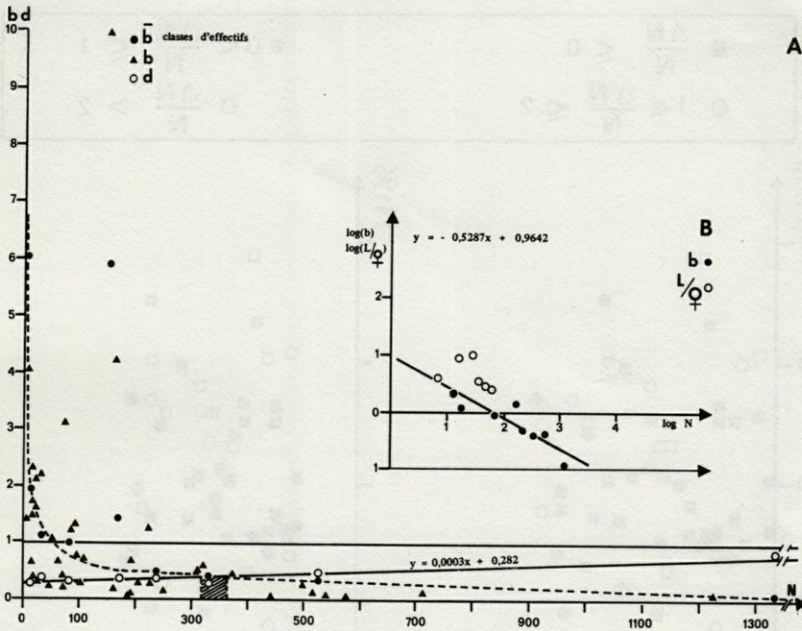


FIG. 5. — A : Relation entre la natalité mensuelle  $b$  et la mortalité mensuelle totale  $d$  en fonction de l'effectif total de la population ( $N$ ) et droite de régression de la mortalité en fonction de l'effectif; B : transformation logarithmique de la natalité  $b$  et de la fécondité estimée ( $L/\varphi$ ) en fonction de l'effectif  $\log_{10}N$  et droite de régression de  $b$  en fonction de  $N$ .

lation pour l'année considérée (Tabl. I). La natalité est maximale en 1972 et 1975; elle est minimale en 1973 et 1974, années d'effectif total élevé. La natalité paraît très liée à la densité totale de la population; on a porté en figure 5 A les diverses valeurs mensuelles de  $b$  en fonction de  $N$ . Ces points suivent une courbe de type hyperbolique; la courbe a été tracée à main levée en utilisant les valeurs moyennes de  $b$  pour 8 classes d'effectifs  $N$  (0-20; 20-50; 50-100; 100-200; 200-300; 300-400, 400-600 et  $N > 600$ ). On linéarise cette courbe comme précédemment en utilisant les logarithmes. Le coefficient de corrélation est significatif à 95 % ( $r = 0,878$ ) pour les 8 couples de valeurs (Fig. 5 B).

La natalité est donc dépendante de la densité, elle décroît lorsque la densité augmente.

La figure 5 A montre que la mortalité croît linéairement avec la densité (afin de clarifier la figure, les mortalités moyennes pour les 8 classes d'effectifs déjà utilisées sont seules indiquées). Dans



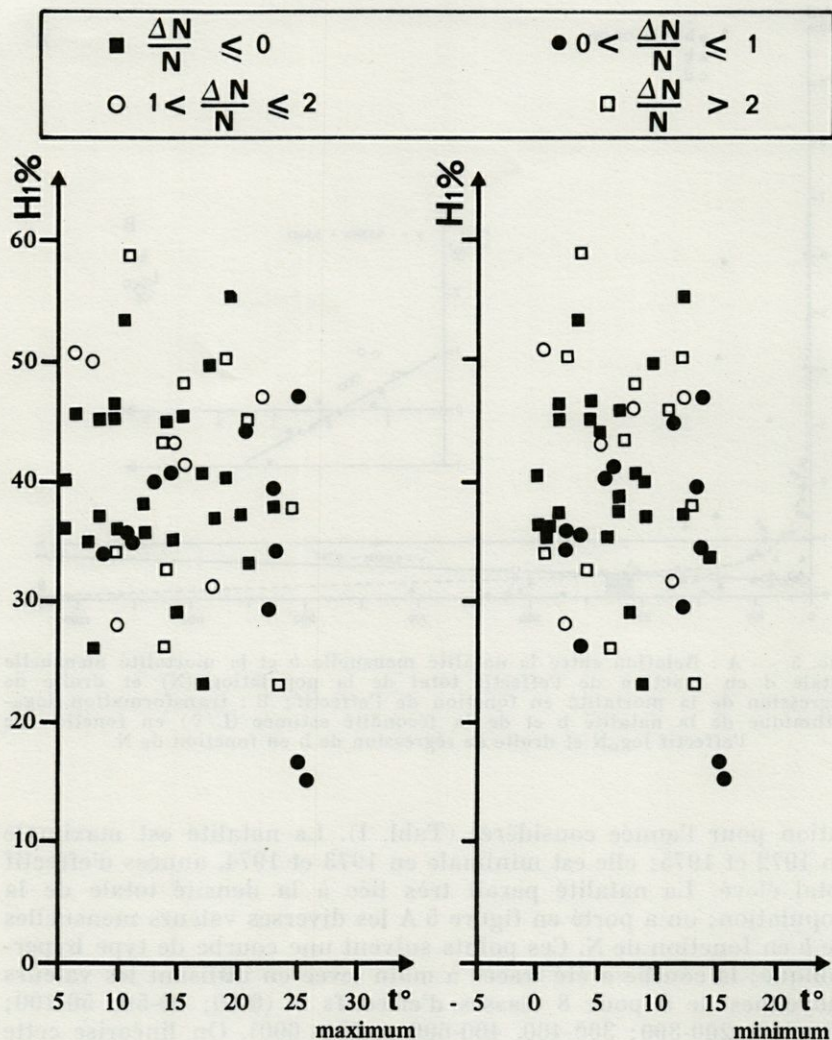


FIG. 6. — Valeurs remarquables du taux d'accroissement mensuel ( $\Delta N/N$ ) en fonction du pourcentage d'eau de l'écorce ( $H_1$  %) lors de l'échantillonnage et des températures maximales ( $t_{\max}$ ) et minimales ( $t_{\min}$ ) moyennes de la quinzaine précédant la date d'échantillonnage.

ce cas, le coefficient de corrélation est significatif à 99 % ( $r = 0,914$  pour 8 couples de valeurs).

Au point d'intersection de la courbe des natalités et des mortalités (Fig. 5 A),  $b = d$  et la population est considérée comme équi-

librée (cf. WILLIAMSON, 1972, p. 31-32). Dans le cas d'*A. flagelliger*, l'équilibre sera atteint pour  $325 < N < 375$  environ. Lorsque  $N < 325$ , la population est en expansion, ce qui est observé en 1972 et 1975; pour les densités supérieures, la mortalité l'emporte sur la natalité. La suite du travail montre que c'est la mortalité juvénile au passage  $L \rightarrow PN$  qui influence surtout le taux d'accroissement global de la population.

#### 4.2.3. Facteurs climatiques

L'influence des facteurs climatiques sur le taux d'accroissement  $\Delta N/N$  (expression qui intègre  $b$ ,  $d$ ,  $i$  et  $e$ ) est recherchée en figurant diverses valeurs remarquables du taux d'accroissement en fonction des températures moyennes soit maximales soit minimales de la quinzaine précédant la date du prélèvement faunistique et du pourcentage d'eau de l'assise H 1 où les Uropodides sont les plus abondants (ATHIAS-BINCHE, sous-presse). La proportion d'eau dans le bois a été préférée à la pluviosité, car elle tient compte du vieillissement du bois, qui s'imbibe d'eau avec l'âge.

On remarque qu'on ne rencontre pas de conditions climatiques nettement drastiques dans ce milieu naturel (Fig. 6); il n'y a pas de relations entre le micro-climat et le taux d'accroissement. Les conclusions de la première partie de ce travail indiquent d'ailleurs que les Uropodides échappent aux températures excessives estivales ou à la sécheresse du milieu en se réfugiant dans la couche profonde de l'aubier H 2. Si les facteurs climatiques influencent peu l'évolution numérique de la population, cela ne veut pas dire qu'ils n'ont aucun rôle sur d'autres aspects, comme la durée du développement des juvéniles par exemple.

### 5. — VARIATIONS ANNUELLES DE L'EFFECTIF DE LA POPULATION

Le taux d'accroissement annuel  $N_{n+1} - N_n/N_n$ , où  $N_n$  est l'effectif annuel moyen de l'année  $n$  et  $N_{n+1}$  celui de l'année suivante, est évidemment très élevé au début de la colonisation du hêtre mort, puis il décroît de plus en plus rapidement de 1974 à 1976; de 1975 à 1976, la population perd plus de la moitié de son effectif (Tabl. I).

On peut étudier le déterminisme de l'évolution du taux d'accroissement en utilisant la différence algébrique  $N_{n+1} - N_n = \Delta N$  qui élimine le signe  $\infty$  de l'année 1971.

TABLEAU I

Effectifs annuels moyens ( $n/12$ ) des L, PN, DN sédentaires (DNs), DN phorétiques émigrantes (DNe), DN phorétiques immigrantes (DNi), total des DN ( $\Sigma$  DN), ♂♂, ♀♀ adultes (A), du sex-ratio ( $\delta/\varphi$ ), de la natalité (b), de la mortalité des larves, ( $L - PN/L$ ), de la mortalité totale (d), de l'effectif total sans les immigrantes ( $N - I/12$ ), de l'effectif total ( $N/12$ ) et du taux d'accroissement annuel ( $\Delta N/N$ ).

	L(e)	PN	DNs	DNe	DNi	$\Sigma$ DN	♂	♀	A	$\delta/\varphi$	b	L/♀	$\frac{L-PN}{L}$	d	$\frac{N-I}{12}$	N/12	$\Delta N/N$
1970																	
1971																0,2	$\infty$
1972	79,0	44,5	8,0	0,7	20,0	28,7	6,0	5,5	11,5	1,10	0,48	14,3	0,43	0,59	143,7	163,7	+ 817,50
1973	202,8	171,4	34,8	15,8	62,8	113,4	18,6	27,5	46,1	0,67	0,38	7,3	0,15	0,50	470,9	533,7	+ 2,26
1974	115,9	68,0	43,3	31,7	71,1	146,1	58,1	52,1	110,2	1,10	0,26	2,2	0,41	0,43	369,1	440,2	- 0,17
1975	159,4	39,1	9,5	37,8	16,1	63,4	28,4	34,1	62,5	0,83	0,49	4,6	0,75	0,66	308,3	324,4	- 0,26
1976	67,0	15,9	7,5	43,5	13,4	64,4	9,2	14,3	23,5	0,64	0,39	7,2	0,76	0,65	157,4	170,8	- 0,47

### 5.1. FACTEURS INTRINSÈQUES DES VARIATIONS ANNUELLES D'EFFECTIFS

La variation d'effectifs  $\Delta N$  n'est pas directement liée à l'effectif de l'année précédente (Fig. 7 A), on ne note qu'une légère tendance à une diminution de  $\Delta N$  lorsque  $N_n$  augmente. La variation annuelle d'effectifs peut dépendre de divers facteurs intrinsèques : natalité, mortalité, sénilité de la population (exprimée par la proportion d'adultes), nombre de PN ou de DN qui évalue l'effectif des pré-reproducteurs survivants. Dans ce dernier cas, il vaut mieux choisir le nombre de PN, stase dont on est sûr qu'elle est sédentaire.

La natalité globale annuelle, exprimée par la proportion des larves, influence peu la différence  $\Delta N$ ; le coefficient de corrélation de  $\Delta N$  en  $b$  est très faible ( $r = 0,1916$ ). Par contre, les variations d'effectifs sont très dépendants des jeunes pré-reproducteurs survivants, évalués par l'effectif des PN. Dans ce cas,  $r = 0,985$  est significative à 99 % pour 5 couples de valeurs (Fig. 7). Dans le même ordre d'idée, la mortalité larvaire  $L - PN/L$  exprimant les pertes entre les jeunes et les pré-reproducteurs survivants, influence  $\Delta N$ . Ces deux résultats indiquent que la natalité peut être très forte et n'avoir aucun effet sur le taux d'accroissement de la population si en même temps la mortalité juvénile est élevée.

La mortalité totale a beaucoup moins d'influence que la mortalité juvénile seule. La mortalité globale est estimée par la somme

des mortalités de chaque stase pour l'année considérée, en admettant que tous les adultes meurent pendant l'année, soit :

$$\Sigma d = (L - PN/L) + (PN - DN/PN) + (DN - A/DN) + (A/A) \\ = D/N \text{ (Tabl. I).}$$

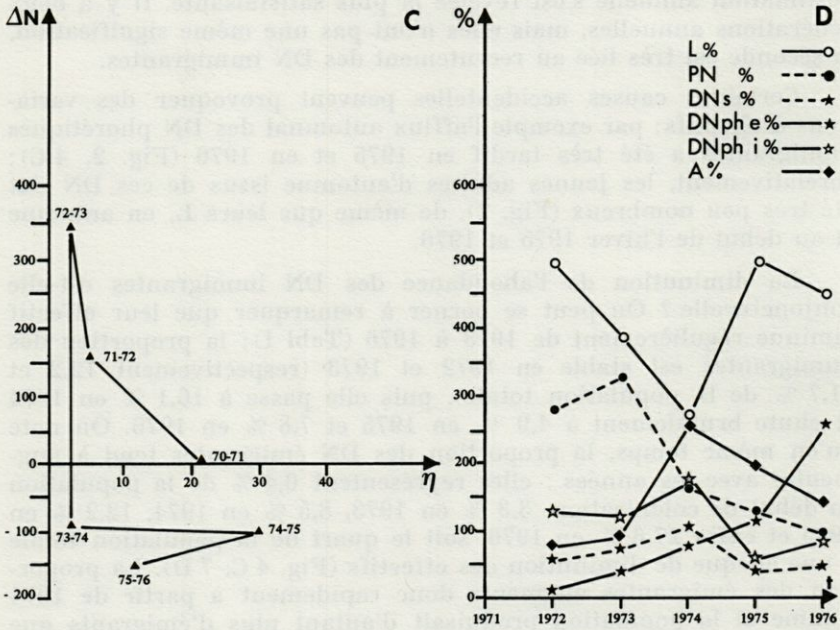
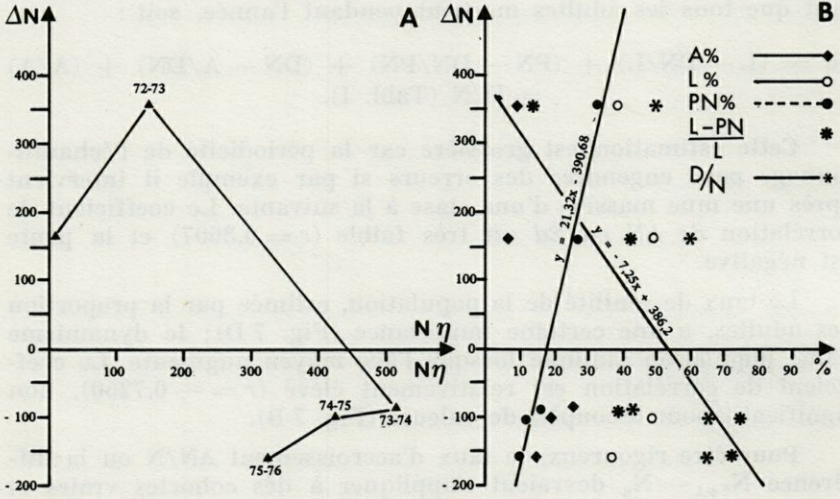
Cette estimation est grossière car la périodicité de l'échantillonnage peut engendrer des erreurs si par exemple il intervient après une mue massive d'une stase à la suivante. Le coefficient de corrélation de  $\Delta N$  en  $\Sigma d$  est très faible ( $r = 0,3607$ ) et la pente est négative.

Le taux de sénilité de la population, estimée par la proportion des adultes, a une certaine importance (Fig. 7 D); le dynamisme d'une population diminue lorsque l'âge moyen augmente. Le coefficient de corrélation est relativement élevé ( $r = -0,7250$ ), non significatif pour 5 couples de valeurs (Fig. 7 B).

Pour être rigoureux, le taux d'accroissement  $\Delta N/N$  ou la différence  $N_{n+1} - N_n$  devraient s'appliquer à des cohortes vraies et non à des effectifs annuels. Divers types de calcul ont été utilisés par tâtonnement pour tenir compte des diverses générations, mais l'estimation annuelle s'est révélée la plus satisfaisante. Il y a deux générations annuelles, mais elles n'ont pas une même signification, la seconde est très liée au recrutement des DN immigrantes.

Certaines causes accidentelles peuvent provoquer des variations d'effectifs; par exemple l'afflux automnal des DN phorétiques immigrantes a été très tardif en 1975 et en 1976 (Fig. 2, 4 C); corrélativement, les jeunes adultes d'automne issus de ces DN ont été très peu nombreux (Fig. 2), de même que leurs L, en automne et au début de l'hiver 1975 et 1976.

La diminution de l'abondance des DN immigrantes est-elle conjoncturelle? On peut se borner à remarquer que leur effectif diminue régulièrement de 1973 à 1976 (Tabl I); la proportion des immigrantes est stable en 1972 et 1973 (respectivement 12,2 et 11,7 % de la population totale), puis elle passe à 16,1 % en 1974 et chute brutalement à 4,9 % en 1975 et 7,8 % en 1976. On note qu'en même temps, la proportion des DN émigrantes tend à augmenter avec les années: elles représentent 0,4 % de la population en début de colonisation, 3,3 % en 1973, 8,5 % en 1974, 12,2 % en 1975 et enfin 27,6 % en 1976, soit le quart de la population totale à une époque de diminution des effectifs (Fig. 4 C, 7 D). La proportion des émigrantes augmente donc rapidement à partir de 1974 comme si la population produisait d'autant plus d'émigrants que les conditions de milieu devenaient défavorables à l'espèce. Inversement, en phase active de colonisation d'un milieu neuf, les immi-



grants priment sur les émigrants, comme on peut le voir en 1972 et 1973 (Fig. 7 D).

Ces réflexions posent le problème de la connaissance de la biologie et de l'écologie des DN phorétiques d'Uropodides, qui n'ont jusqu'à présent pas été étudiées de façon précise sur le terrain; des recherches ultérieures s'avèrent nécessaires.

## 5.2. FACTEURS EXTRINSÈQUES

On a vu que les facteurs climatiques n'ont pratiquement aucun effet sur le taux d'accroissement de la population (§ 4.2.3).

La compétition avec les autres espèces d'Uropodides ne semble pas primordiale; l'effectif des populations éventuellement compétitrices paraît trop faible en regard de l'abondance d'*A. flagelliger*. Il serait plus vraisemblable de considérer qu'*A. flagelliger* élimine d'autres espèces (voir 1<sup>ère</sup> partie de ce travail). Les valeurs  $\Delta N$  en fonction de l'effectif  $v$  des autres Uropodides (Fig. 7 C, noter que l'échelle des abscisses est décuplée) montre que  $\Delta N$  augmente lorsque  $v$  diminue en 1971 et 1973, mais ensuite  $\Delta N$  varie indépendamment de  $v$ , lequel augmente légèrement sans dépasser 30 individus pour 1 000 cc de bois sec.

Il est possible que les Uropodides entrent en compétition avec d'autres Arthropodes, Acariens ou Insectes (les données quantitatives de ces groupes ne sont pas encore disponibles). Il faut noter que la compétition est d'autant plus vive que les niches écologiques sont comparables; si compétition il y a, elle aurait lieu avec des organismes écologiquement proches (autres Uropodides, Acariens Oribates ou Collemboles).

La pression de prédation, surtout importante sur les œufs et les juvéniles, et les maladies, surtout les maladies cryptogamiques, ont certainement un rôle, sans doute dépendant de la densité. Ces facteurs ne sont pas quantifiés, mais ils sont pris en compte globalement car ils interviennent sur la mortalité.

Fig. 7. — A : Relations entre la différence algébrique des effectifs annuels ( $N_{n+1} - N_n = \Delta N$ , voir texte) et  $N_n$ ; B : relations entre les différences d'effectifs annuels ( $\Delta N$ ) et la proportion annuelle des adultes (A %), des L (L %), des PN (PN %), de la mortalité larvaire (L-PN/L), et de la mortalité annuelle totale (D/N); droite de régression de  $\Delta N$  en fonction de la proportion des PN et de la mortalité larvaire; C : relations entre les variations annuelles d'effectifs d'*A. flagelliger* et les effectifs totaux annuels des autres Uropodides ( $\eta$ ); D : proportions annuelles des différentes stases chez *A. flagelliger* de 1972 à 1976 : L (L %), PN (PN %), DN sédentaires (DNs %), DN phorétiques émigrants (DNpn e), DN phorétiques immigrants (DNph i) et adultes (A %).

Finalement, le facteur prépondérant de l'évolution numérique de la population apparaît être la mortalité juvénile, elle-même dépendante de la densité. Les autres facteurs, comme la natalité, la fécondité, la sénilité de la population jouent un rôle plus effacé. Par contre, les taux d'immigration et d'émigration, s'ils n'influencent pas directement l'effectif, semblent liés au dynamisme colonisateur de la population, que cet effort de colonisation soit centrifuge ou centripète. La figure 7 D résume les différents caractères de la population pendant les 5 années étudiées en indiquant la proportion annuelle des différentes stases.

Il est trop tôt pour affirmer que la population d'*A. flagelliger* évolue strictement selon la sigmoïde de l'équation logistique de PEARL et VERHULST. Les premiers résultats indiquent qu'on se trouve au début de la courbe : augmentation des effectifs pendant l'invasion d'un espace disponible, suivie d'une dépression consécutive au dépassement de la charge biotique maximale  $K$ . Les données futures devraient montrer si le plateau est atteint ou si des oscillations se produiront. Le milieu lui-même évolue, puisqu'il s'agit d'un arbre mort en décomposition. La résistance du milieu paraît augmenter vis-à-vis de la population, mais les composantes de cette résistance du milieu (ressources trophiques, facteurs biotiques, etc) sont mal connues ou difficilement quantifiables. On peut simplement remarquer que le bois mort très décomposé paraît plutôt défavorable au développement d'*A. flagelliger*, qui est alors supplanté par d'autres Uropodides (voir 1<sup>ère</sup> partie de ce travail).

## DISCUSSION

La présente étude doit être considérée comme une description de la démographie d'une population plutôt qu'une recherche purement quantitative, recherche qui n'aurait de valeur qu'avec un échantillonnage plus abondant. C'est pourquoi des analyses mathématiques sophistiquées ne se justifient pas ici. Toutefois, ces recherches ont l'avantage de s'étaler sur six ans et se prolongent encore, ce qui permet d'affiner les conclusions.

Les résultats du présent travail trouvent de nombreux échos dans les réflexions de GILLON (1976) à propos de la stratégie démographique chez les Insectes. Les difficultés d'obtenir un échantillonnage satisfaisant sont comparables, ainsi que la méconnaissance générale de l'âge réel des individus.

Un autre aspect original du travail de GILLON est de considérer le pouvoir colonisateur des Insectes sur des habitats « dont l'ap-

parition est périodique », comme par exemple les bouses de vache très rapidement envahies par les Insectes (notons que certaines espèces d'Uropodides colonisent activement ces habitats, voir à ce sujet FAASCH, 1967), et des habitats « s'insèrent dans l'évolution des successions écologiques ». Pour GILLON, les biocénoses en évolution « passent par des phases qui offrent des possibilités successives de conquête par de nouvelles espèces (...). Ces transformations du milieu poussent les Insectes dans le sens d'une dynamique très active : course dans l'espace pour la découverte de nouvelles ressources et course dans le temps pour leur exploitation ». A une échelle moindre, on rencontre cette stratégie chez *A. flagelliger* dont on a suivi la colonisation de l'arbre, les efforts de migrations et le remplacement progressif par d'autres Uropodides au fur et à mesure de la décomposition du bois (ATHIAS-BINCHE, 1977). Les migrations assurées par des DN phorétiques, qui profitent d'organismes vecteurs, et la fécondité relativement faible (comparée à celle des Insectes) des Uropodides suggèrent que les dépenses énergétiques sont peu coûteuses.

Un autre parallèle avec les Insectes concerne les migrations. GILLON note que les migrations de Vertébrés et d'Invertébrés ne sont pas comparables : « La faible longévité des Invertébrés interdit le plus souvent aux mêmes individus d'effectuer le retour de leur voyage. Ce retour, lorsqu'il a lieu, implique aussi un changement de génération, donc une possibilité de reproduction à chaque extrême de l'espace occupé. Dans ces conditions, les migrations d'Insectes auraient, du point de vue des stratégies démographiques, une signification bien plus *r* (colonisatrice) que *K* (préservatrices des densités maximales chez les reproducteurs) ». Chez *A. flagelliger*, les migrations sont aussi de type *r* colonisatrice et paraissent avoir pour but principal d'installer l'espèce dans des arbres morts assez peu décomposés ; lorsque le milieu devient défavorable, l'effort d'émigration paraît augmenter. En outre, le rôle d'échange génétique assuré par les migrants ne doit pas être négligé.

En ce qui concerne les stratégies de type *r* ou *K*, les éléments de comparaison manquent encore chez les Acariens. A côté des Tiques ou de certains Pyémotides (Tarsonemida), Acariens orientés vers le parasitisme qui peuvent pondre plus d'une centaine d'œufs à la fois, les Uropodides suivraient plutôt une stratégie de type *K* ; les ♀♀ ont une fécondité potentielle de 60 œufs, seuls 2 à 4 œufs sont pondus à la fois. Cependant, au sein des Uropodides, *A. flagelliger* et d'autres Uropodides spécialisés du bois mort ou des bouses, ont sans doute un dynamisme *r* colonisateur plus poussé que leurs congénères purement édaphiques qui vivent dans le sol, milieu stable et climatiquement tamponné. Il serait intéressant de rechercher une éventuelle sélection au sein d'un continuum *r*-*K* en



fonction de l'habitat chez les Uropodides. Des recherches sur les Uropodides du sol de la Massane devraient fournir ultérieurement des éléments de réponse à ces questions.

GILLON émet une hypothèse intéressante sur l'évolution vers la miniaturisation chez les Insectes et de quelques-unes de ses implications sur les stratégies démographiques. Les Acariens étant des Arthropodes extrêmement miniaturisés (une taille supérieure à 1 mm est exceptionnelle chez eux), il serait intéressant de connaître leur stratégie à ce sujet.

Les résultats obtenus chez *A. flagelliger* n'ont rien de très singulier. La primauté des facteurs dépendants de la densité sur le taux observé d'accroissement de la population a été démontrée plusieurs fois chez diverses populations. L'évolution des effectifs suit grossièrement une courbe sigmoïde qui est typique des populations envahissant un biotope écologiquement vierge pour l'espèce considérée. La diminution de l'abondance après une vive phase colonisatrice est inéluctable et n'est pas équilibrée par le flot des immigrants. Les récoltes futures diront si *A. flagelliger* doit disparaître totalement au fur et à mesure de la décomposition du bois.

La poursuite des recherches sur cet Uropodide est envisagée dans le cadre d'un mémoire de thèse. Des mesures de biomasses et d'équivalents énergétiques ainsi que des élevages au laboratoire sont prévus afin d'étudier la production de la population.

## RÉSUMÉ

Une population d'*Allodinychus flagelliger* (Anactinotriches, Uropodides) est étudiée pendant six années consécutives dans un hêtre mort en cours de décomposition.

L'analyse statistique de la longueur du corps des juvéniles permet de discriminer les individus en phases prééclyptale. Cette méthode indique que les deutonymphes phorétiques immigrantes muent rapidement dès leur arrivée dans le milieu, et elle signale les principaux passages PN → DN.

On observe deux générations principales d'adultes, les jeunes adultes d'automne surtout issus de DN immigrantes, et les jeunes adultes de la fin de l'hiver; une cohorte plus discrète naît au printemps. Les DN immigrantes muent dès leur arrivée en adultes, la reproduction est rapide et suivie d'une forte émergence de larves. Les DN phorétiques nées *in situ* en hiver et au printemps émigrent du printemps à la fin de l'été.

La mortalité et la natalité sont dépendantes de la densité. La fécondité est surtout liée au dynamisme colonisateur de la population et diminue avec le vieillissement du bois mort. Les caractéristiques démographiques paraissent indépendantes des facteurs climatiques.

Le taux annuel d'accroissement de la population est principalement lié à l'effectif des préreproducteurs survivants, donc aussi à la mortalité juvénile. La mortalité totale, la proportion d'adultes et la natalité n'ont qu'une faible influence. Par contre, la diminution du taux d'accroissement peut être rapprochée de la fuite de préreproducteurs traduite par l'augmentation de l'effectif des DN émigrantes au cours du vieillissement du bois.

La courbe des effectifs suit grossièrement une sigmoïde (équation logistique); la résistance du milieu vis-à-vis de la population augmente avec l'état de décomposition du bois mort.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ATHIAS, F. 1975. Observations morphologiques sur *Polyaspis patavinus* BERLESE 1881 (Acariens : Uropodides). 1. Morphologie de l'idiosoma au cours du développement postembryonnaire. *Acarologia*, 17 (3) : 410-435.
- ATHIAS, F., 1976. Observations morphologiques sur *Polyaspis patavinus* BERLESE 1881 (Acariens : Uropodides). 2. Morphologie et chétotaxie des appendices au cours du développement postembryonnaire. *Acarologia*, 18 (2) : 194-216.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1977. Etude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 1. Caractères généraux du peuplement. *Vie Milieu*, 27 (2 C) : 157-175.
- ATHIAS-BINCHE, F., 1978. Observations sur *Allodinychus flagelliger* (BERLESE 1910) au cours du développement postembryonnaire (Acariens : Uropodides). *Acarologia*, 20 (1) : 44-57.
- BERLESE, A., 1910. Brevi dianosi di generi e specie novi di Acari. *Redia*, 6 : 346-388.
- FAASCH, H., 1967. Beitrag zur Biologie der einheimischen Uropodiden *Uroobovella marginata* (C.L. KOCH, 1839) und *Uropodida orbicularis* (O.F. MÜLLER, 1776) und experimentale Analysis ihres Phoresieverhaltens. *Zool. Jb. (Syst.)*, 94 : 521-608.
- GILLON, Y., 1976. Stratégies démographiques chez les Insectes, leurs processus biologiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 101 (4) : 653-670.
- GRANDJEAN, F., 1938. Sur l'ontogénie des Acariens. *C.r. Séanc. Acad. Sci.*, 206 : 146-150.

- GRANDJEAN, F., 1949. Observation et conservation de très petits arthropodes. *Bull. Mus. natl. Hist. Nat. Paris*, 2<sup>e</sup> sér., 21 (2) : 155-169.
- GRANDJEAN, F., 1969. Stases. Actinopiline. Rappel de ma classification des Acariens en 3 groupes majeurs. Terminologie en *soma*. *Acarologia*, 11 (4) : 796-827.
- HARDING, J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 28 (1) : 141-153.
- KRASINSKAYA, A.L., 1961. (En russe) Caractères morphologiques et biologiques du développement postembryonnaire d'Uropodides de la région de Léninegrad. *Parasit. Sbornik.*, 20 : 108-147.
- LAMOTTE, M., 1967. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. 2<sup>e</sup> édition. Masson, Paris : 144 pp.
- THÉODORIDES, J. 1955. Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres. *Vie Milieu*, Suppl. 4 : 310 pp.
- WILLIAMSON, M. 1972. The analysis of biological populations. Edward Arnolds, London : 180 pp.

Reçu le 10 mai 1978.