

# INTÉRÊT ÉCOLOGIQUE DE LA RELATION ENTRE LA TEMPÉRATURE ET LA DURÉE DE DÉVELOPPEMENT DES ORIBATES

PAR

Ph. LEBRUN

ET

M. VAN RUYMBEKE.

*Laboratoire d'Écologie animale, 59 Naamsestraat B-3000 Louvain.*

## I. AVANT-PROPOS.

De nombreux travaux ont été consacrés à l'étude du métabolisme respiratoire des animaux du sol et surtout des Acariens et des Collemboles. On rappellera à ce sujet les publications de MACFADYEN (1952), ENGELMANN (1961), BERTHET (1964), HEALEY (1966) et ZINKLER (1966). La plupart de ces travaux avaient, cependant, une optique particulière : celle de l'estimation du rôle de ces animaux dans le métabolisme du sol et leur position dans le flux énergétique traversant la biocénose. C'est là tout le cadre d'investigation des recherches axées sur la productivité des écosystèmes. D'autre part, peu d'auteurs se sont attachés à définir les autres domaines de l'activité de la faune édaphique dont le métabolisme est le reflet : déplacements, fécondité, vitesse de développement, croissance et variation de densité de la population..., etc.

En ce qui concerne les Acariens Oribates, en effet, ces divers aspects de leur dynamique prend une importance capitale lorsqu'on se rappelle que leur  $Q_{10}$  est de l'ordre de 4 (BERTHET 1964, ZINKLER 1966). Cette valeur est exceptionnelle pour des Arthropodes ; le  $Q_{10}$  de la plupart des groupes se situe ordinairement entre 2 et 2,7. Pour toute augmentation de température de  $10^{\circ}$ , par conséquent, on est en droit de s'attendre à une augmentation d'activité et de vitesse de développement quadruplée. Aussi, la température prend une très grande importance lorsqu'on cherche à décrire et à analyser les variations de densité des Oribates du sol. Pour ce groupe, l'opportunité d'exprimer les variations de densité en fonction d'une échelle de « temps physiologique » (HUGUES 1963, CLARK et al 1967) apparaît donc avec évidence. C'est particulièrement vrai lorsqu'on souhaite dégager un cycle de variations de densité, cycle pouvant être masqué par des conditions thermiques propres aux années d'observation.

## 2. ÉCHELLE DE TEMPS ÉCOLOGIQUE ; MODÈLE GRAPHIQUE.

Il est usuel, dans les travaux de dynamique de population, de représenter les variations de densités selon une échelle de temps ordinaire, le temps calendrier. On néglige ainsi l'important acquis des recherches évoquées ci-avant car on accorde la même importance à des périodes dont

le bilan thermique est très dissemblable. C'est un non-sens écologique que de mettre sur le même pied les mois d'été et les mois d'hiver.

Trouver une échelle de temps appropriée est un but ambitieux : l'horloge biologique est un phénomène complexe dans lequel interfèrent la photopériode, la température, l'hygrométrie, les ressources alimentaires..., etc. Cependant, on fera deux hypothèses initiales dont le bien fondé et la logique apparaissent très clairement à ceux qui sont familiers à l'étude des Oribates du sol. Tout d'abord, on considère que la température est un des facteurs, sinon le facteur écologique le plus important dans les variations de densité des Oribates. Ensuite, on n'envisagera que des

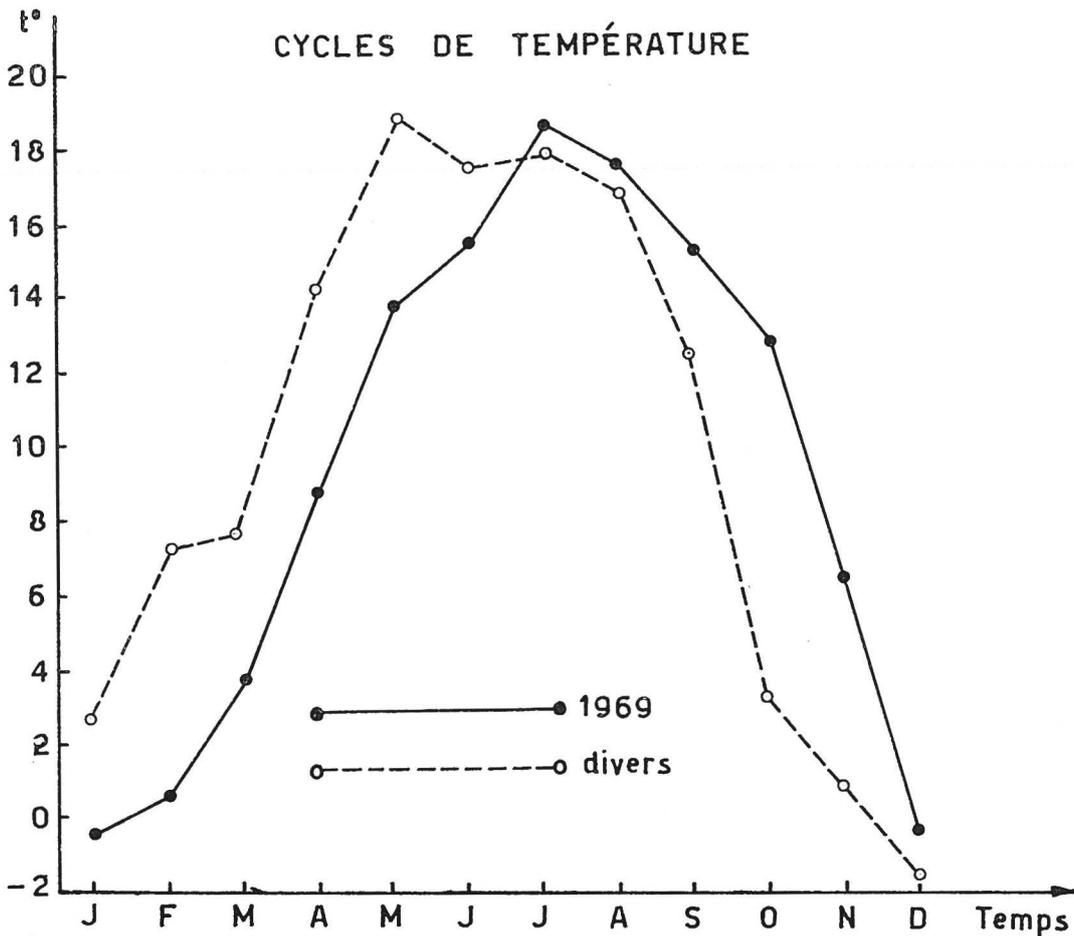


FIG. 1 : Variations annuelles de la température de la litière de forêt montrant deux cycles thermiques très différents.

espèces univoltines dont la période de reproduction est étalée sur toute la bonne saison. C'est très certainement le cas des Oribates de grande taille dont la durée de développement post-embryonnaire écarte la possibilité de plusieurs générations annuelles (voir *LEBRUN 1964, 1970*).

L'exemple suivant nous permettra de poser clairement le problème. La figure 1 montre l'évolution de la température moyenne d'un même biotope à deux années d'intervalle. Il s'agit de températures mesurées dans la litière d'une forêt. Les deux cycles ont été choisis très différents, à tel point qu'ils montrent un décalage du bilan thermique de deux mois environ. Nous avons

représenté le cycle de température de l'année 1969 d'une part et combiné des températures moyennes mensuelles enregistrées entre 1963 et 1968 d'autre part, dans le but de rendre cette divergence compatible avec la réalité.

La figure 2 montre l'évolution fictive de la densité de population correspondant aux deux années. Il apparaît avec évidence que le cycle spécifique est également décalé de 60 jours et on en viendrait tout naturellement à supposer que la température est responsable de cette divergence. Dès lors, se pose le problème de mettre en relation les deux cycles annuels de manière rigoureuse afin de vérifier si effectivement *un paramètre écologique de l'espèce* peut valablement

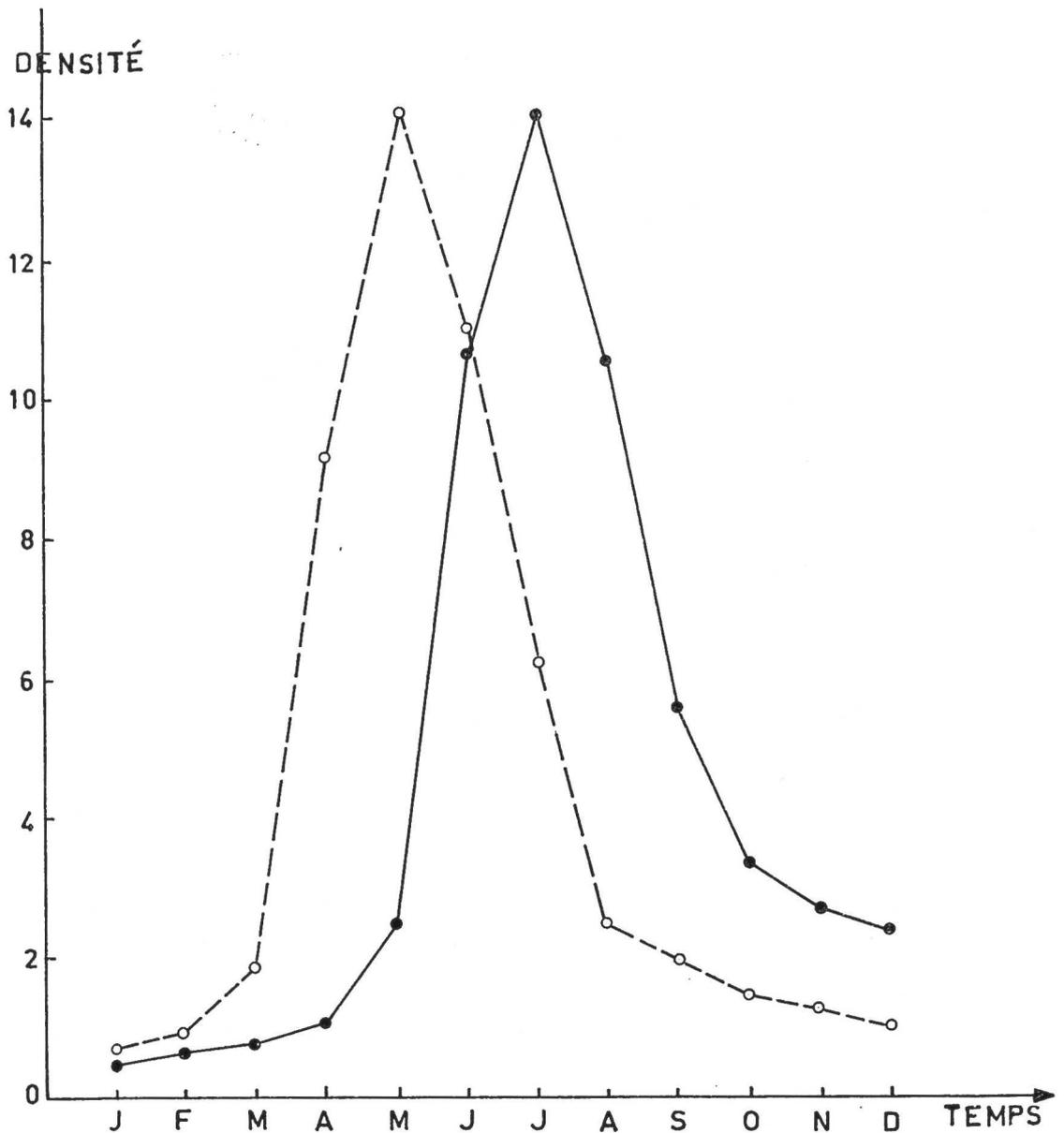


FIG. 2 : Variations fictives de la densité d'une population au cours de deux années successives (La densité est présentée en unités arbitraires).

être justifié par la température. Ce serait le cas, pensons-nous, de la vitesse de développement. Aussi, la représentation de la variation de densité, au lieu de se faire en distinguant des intervalles mensuels, pourrait s'exprimer soit en jours-degré soit, comme nous le proposons, en *fractions de la durée de développement*. Ceci nécessite, par conséquent, la connaissance préalable de la loi liant la vitesse de développement à la température. L'abaque de la figure 3 montre le processus à suivre : à titre exemplatif on assume que l'espèce considérée achève une partie déterminée de son développement en quatre jours à 18°, en 16 jours à 8° et en 64 jours à - 2° ( $Q_{10}$  de 4). On admet donc que le développement se poursuit aux températures avoisinant 0° ce qui se vérifie pour les Oribates que nous avons étudiés (LEBRUN et VAN RUYMBEKE 1971). La position sur l'abscisse des valeurs de densité estimée de 30 en 30 jours se fera alors en connaissant la température moyenne ayant régné sur le mois et en déduisant de l'abaque la fraction du développement effectivement réalisée. Ainsi, comme le montre la figure 1, au cours de la première année d'observation la température

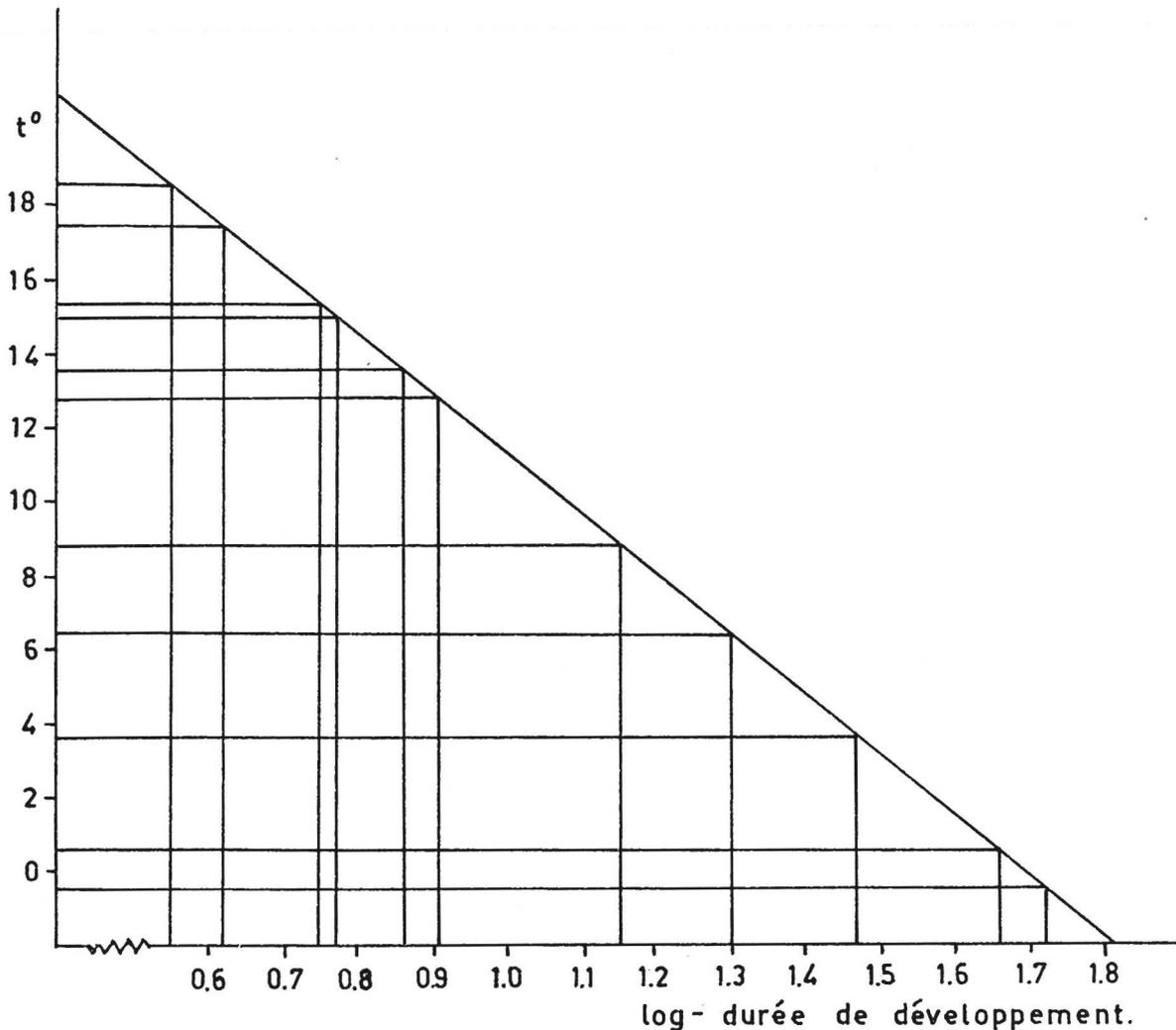


FIG. 3 : Abaque permettant de déterminer la durée du développement d'une espèce en fonction de la température. Le graphique a été construit sur base d'un  $Q_{10}$  de 4. Les valeurs indiquées sur l'abaque correspondent aux 12 valeurs de température moyenne du cycle de 1969 (voir figure 1).

moyenne des 30 jours de janvier a été de  $-0,3^{\circ}$  ; l'abaque de la figure 3 montre qu'à cette température le développement serait de 51,3 jours (antilogarithme de 1,71). La fraction du développement réalisée en trente jours est donc de 0,58 ( $30 : 51,3$ ). Le même calcul montre qu'en février la température moyenne de  $0,5^{\circ}$  représente (en 30 jours) 66 % du développement. La deuxième estimation de densité, faite en février, doit donc se situer à une valeur d'abscisse de  $0,58 + 0,66 = 1,24$ . Un calcul identique permet de situer les points suivants à des valeurs d'abscisse : 2,27 (mars), 4,40 (avril), 8,51 (mai), 13,9 (juin)... etc (voir figure 4). En ce qui concerne la deuxième année d'observation, les estimations de densité seront placées à 1,04 pour janvier, 3,16 pour février, 6,97 pour mars, 12,42 pour avril, 21,51 pour mai... etc. (voir figure 4).

Dans cet exemple, il apparaît donc clairement que la discordance entre les variations de densité ne sont dues qu'à l'utilisation de l'échelle de temps ordinaire. Lorsqu'on fait usage d'un temps écologique impliquant un facteur correctif dû à la relation température-durée de développement, les deux cycles annuels viennent en synchronisation et semblent indiquer que la température joue un rôle de tout premier plan sur la phénologie de l'espèce.

Une telle correction prendrait toute sa signification dans les problèmes de croissance de population en conditions naturelles pour lesquelles on tente souvent d'ajuster certaines lois simples (exponentielle, sigmoïde) sans tenir compte du contexte écologique. Plus explicitement, on pourrait obtenir de très bons ajustements avec une loi sigmoïde au départ de données de recensement exprimées en fonction d'une échelle de temps appropriée au complexe être vivant-facteurs climatiques.

### 3. PREMIÈRE APPROCHE EXPÉRIMENTALE.

On aura constaté que, expérimentalement, le problème essentiel est d'établir la relation entre la température et la durée de développement (ou, si l'on préfère sa vitesse). Cette relation a été déterminée pour les œufs et les larves de *Damaeus auritus* et *Damaeus onustus*, en laboratoire, en choisissant une gamme de 10 températures soit écologiques ( $4^{\circ}$ ,  $10^{\circ}$ ,  $13,8^{\circ}$ ,  $14,8^{\circ}$ ,  $17,6^{\circ}$ ,  $20,5^{\circ}$  et  $21,2^{\circ}$ ) soit expérimentales ( $23^{\circ}$ ,  $26^{\circ}$ ,  $28^{\circ}$ ). Sans entrer dans le détail de cette expérimentation qui sera publiée prochainement (LEBRUN et VAN RUYMBEKE 1971) énumérons ici ses principales conclusions. Pour l'ensemble des points observés (moyenne de 50 individus environ). La relation température-vitesse de développement peut être décrite par une sigmoïde (voir figure 5) que l'on peut aisément linéariser afin de construire l'abaque nécessaire à la transformation du temps calendrier en temps écologique. D'autre part, si l'on s'intéresse seulement à la gamme des températures écologiques (de  $4$  à  $21,2^{\circ}$ ) la relation s'ajuste valablement à une exponentielle. C'est d'ailleurs cette dernière relation qui, après linéarisation par transformation logarithmique, est la plus « opérationnelle » étant donné qu'elle recouvre les températures effectivement rencontrées en nature par l'animal, qu'elle permet de comparer la vitesse de développement de différentes espèces grâce au coefficient de pente  $b$  et qu'elle permet de déduire une estimation du  $Q_{10}$ . Celui-ci est de 4,0 pour *Damaeus onustus* et de 3,6 pour *Damaeus auritus* ce qui confirme amplement les valeurs établies à partir du métabolisme respiratoire. Ce résultat s'accorde avec les suppositions énoncées à l'avant-propos à savoir que le facteur multiplicatif de 4 s'applique, pour toute augmentation de  $10^{\circ}$ , aussi bien au métabolisme respiratoire, qu'à l'ensemble des propriétés autécologiques et démécologiques de la population : activité, durée de développement, fécondité, croissance..., etc.

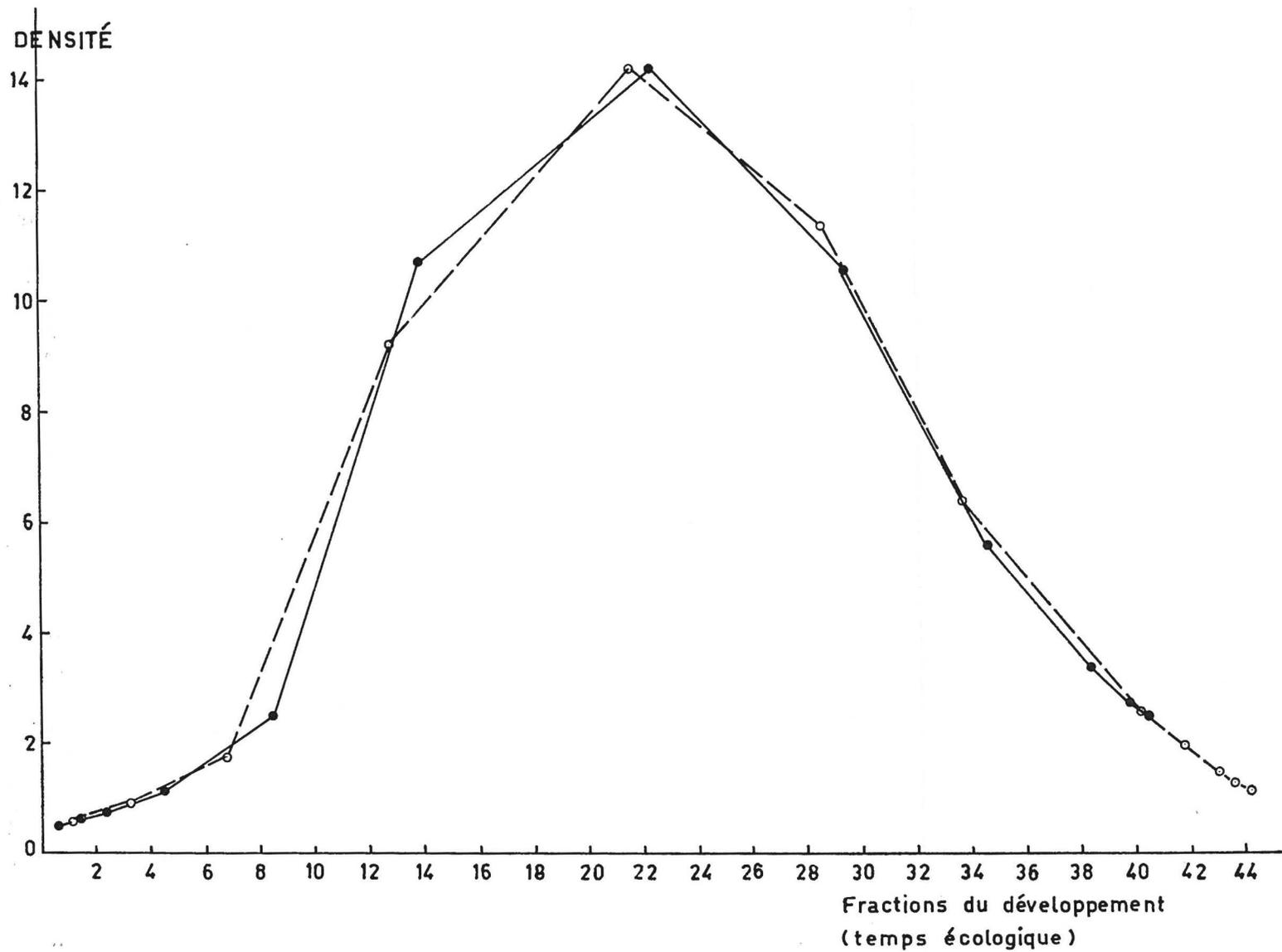


FIG. 4 : Les mêmes variations de densité qu'à la figure 2 mais en situant les points sur une abscisse de temps écologique dont les valeurs sont déterminées grâce à l'abaque de la figure 3.

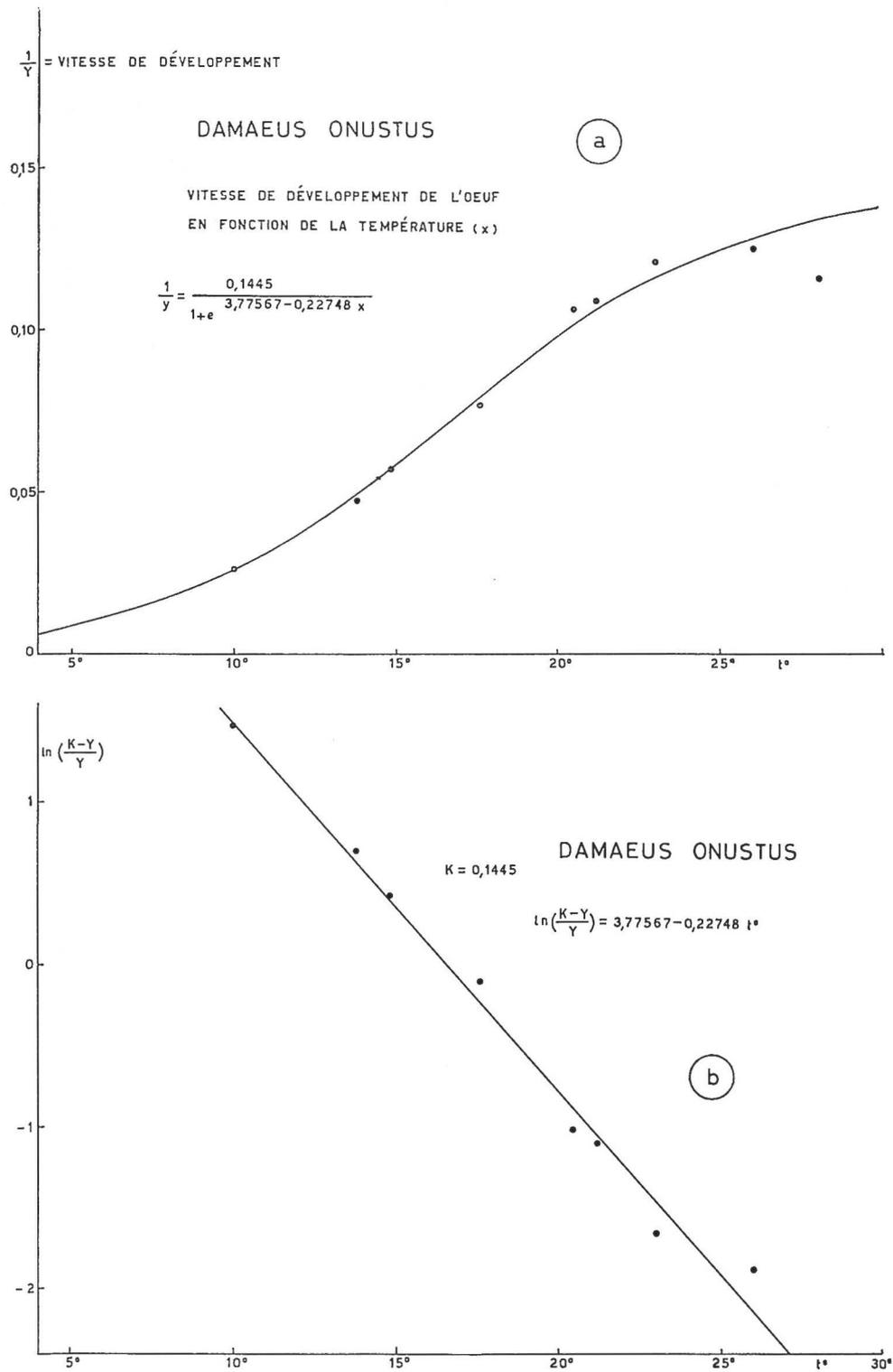


FIG. 5 : Relation entre la vitesse du développement de l'œuf de *Damaeus onustus* et la température. Les points représentent les valeurs observées et le trait continu la relation calculée. — 5a : ajustement avec une loi logistique. — 5b : la même sous forme linéaire.

4. EXEMPLE SUCCINCT.

Idéalement l'échelle de temps écologique appliquée à une population naturelle devrait se faire en utilisant des recensements de population à intervalles très rapprochés. En effet, l'établissement de la relation température-durée de développement a été faite sur des *températures constantes*, tandis que la température ayant régné dans le biotope entre deux estimations successives de la densité est représentée par une *température moyenne*. Pour un organisme vivant, une température constante est bien différente d'une température moyenne de même grandeur et les effets de cette différence seront d'autant plus accentués que les oscillations autour de la moyenne le seront. C'est le résultat de l'effet de *stimulation* induit par les écarts de température. On se rendra compte que la température moyenne se rapprochera d'autant mieux de la température constante qu'elle aura été déterminée sur une courte période.

Cependant, cette objection ne nous a pas empêchés de tester *globalement* une échelle de temps écologique sur des données de recensement de *Damaeus auritus*. Les estimations de densité se sont faites de 30 en 30 jours, soit tous les mois durant plus d'un an et demi (de janvier 1963 à octobre 1964) (LEBRUN 1971).

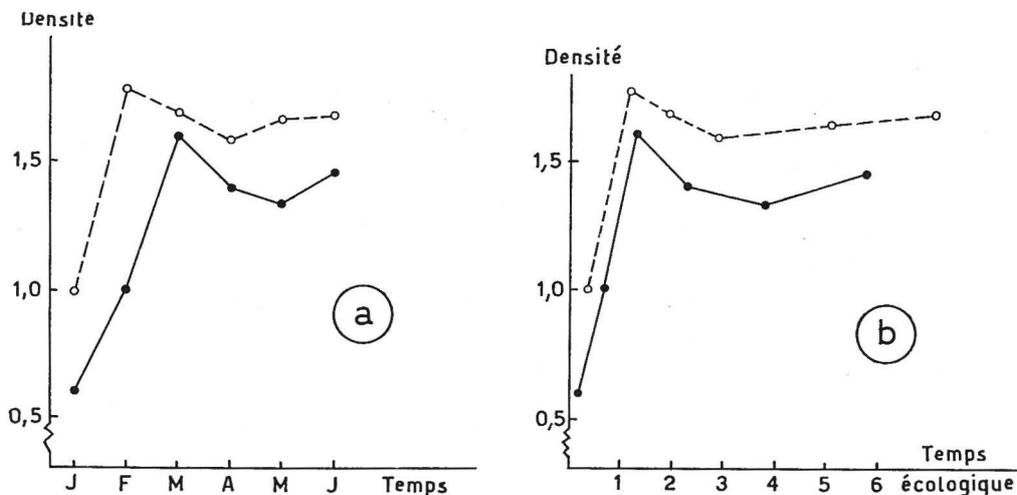


FIG. 6 : Variation de densité de la population de *Damaeus auritus* dans la litière d'une forêt aux printemps 1963 et 1964 (logarithme du nombre d'individus par  $10^{-1} m^2$ ). — 6a : échelle de temps ordinaire. — 6b : échelle de temps écologique.

La figure 6a montre les variations de densité de cet Oribate (stase adulte) en comparant le début de 1963 à celui de 1964. La croissance de la population est nettement plus précoce en 1964 et l'on se pose donc la question de savoir si le cycle de température propre aux années d'observation peut justifier ce désaccord. La figure 6b reprend les données de recensement en les mettant sur une échelle de temps corrigée en fonction de la fraction du développement compatible avec le climat thermique selon la méthode exposée ci-avant. On montre ainsi que les maxima de densité de deux années successives coïncident dans le temps écologique alors qu'ils paraissent décalés de plus d'un mois avec une échelle de temps ordinaire. Il semble donc que le cycle numérique de cet Oribate soit largement dépendant de la température.

## 5. DISCUSSION ET CONCLUSION.

Sur le plan écologique il semble logique d'affirmer que l'échelle de temps proposée donne une représentation plus valable des variations de densité de la population. Cependant, la correction introduite ne tient pas compte des fluctuations de température auxquelles les animaux sont soumis. Il importe donc de poursuivre les investigations afin de déterminer le biais amené par l'utilisation des températures constantes de laboratoire et ses conséquences sur la relation température-durée de développement. On devrait pouvoir comparer les résultats obtenus à des températures constantes et des températures moyennes dans le but d'estimer l'importance de la stimulation induite par les variations thermiques. A ce sujet, on a déjà signalé qu'il était préférable de se fier à des recensements d'intervalles courts lors d'une utilisation pratique de l'échelle de temps écologique.

D'autre part, sur le plan théorique, l'interaction température-humidité atmosphérique est beaucoup plus importante. Il est très probable qu'à différentes hygrométries constantes les relations température-durée de développement seraient, en valeur absolue, simplement décalées les unes par rapport aux autres (l'optimum se situerait à 100 % HR et la durée de développement irait en s'allongeant avec la diminution de la teneur en eau atmosphérique). Sous ces restrictions, la valeur du  $Q_{10}$  serait la même indépendamment des conditions expérimentales de l'hygrométrie, à condition que celle-ci soit constante.

Mais, en nature, on est loin d'avoir cette constance de l'humidité atmosphérique. Dès lors, l'échelle de temps écologique devrait également tenir compte des variations de l'humidité de l'air. Il est vrai que si l'on s'intéresse aux couches protégées du sol l'humidité atmosphérique est proche de la saturation, excepté les cas de sécheresse excessive.

On est en droit de s'interroger sur la signification écologique de la valeur élevée du  $Q_{10}$  des Oribates. On sait que, parmi les animaux du sol, ce sont ceux dont le temps de développement est relativement le plus long (LEBRUN 1970), ce qui impliquerait des variations de densité assez lentes. D'autre part, on sait que ces animaux n'entrent jamais en diapause et qu'ils sont en activité tout au long de l'année, même durant les périodes froides. C'est là précisément qu'apparaît l'importance écologique de la valeur élevée du  $Q_{10}$  : les Oribates sont deux fois plus sensibles aux variations thermiques que les autres animaux du sol. Ils sont aptes à profiter au maximum de toute élévation de température même durant les mois d'hiver, ce qui multiplie considérablement le taux d'accroissement des populations.

### RÉSUMÉ.

L'auteur met l'accent sur les conséquences écologiques de la valeur étonnamment élevée du  $Q_{10}$  des Oribates (4,0 environ) et en particulier la prépondérance de la température sur la fécondité, la durée de développement et les variations de densité.

Il s'ensuit que dans les études de dynamique de population, l'utilisation du temps calendrier est guère indiquée. On propose ici de faire usage d'une échelle de temps écologique basée sur la relation température-durée de développement s'exprimant en fractions du développement réalisables en un intervalle de temps donné connaissant la température moyenne à laquelle l'animal a été soumis. Ce principe est illustré par un modèle graphique et par un essai d'application à des données de recensement d'une population naturelle.

La discussion analyse les objections possibles et situe les problèmes évoqués dans leur contexte écologique.

SUMMARY.

The author analyses temperature influences upon Oribatid mites emphasizing the ecological consequences of the  $Q_{10}$  high values (4,0) upon fecundity, life cycle and density variations.

Consequently, study of population dynamic must be treated with an ecological time scale. A graphical model is proposed including the relation between temperature, length of development and the time. The ecological time scale is expressed in fractions of development during the time passed away two density estimations. This is done using mean temperature supported by Oribatids.

An attempt is made for extrapolation to a natural population. The discussion is devoted to the criticism of the method and to the ecological significance of  $Q_{10}$  high value.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTHET (P.), 1964. — L'activité des Oribatides (*Acari : Oribatei*) d'une chênaie. — Mém. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg., 152, 152 pp.
- CLARK (L. R.), GEIER (P. W.), HUGHES (R. D.) et MORRIS (R. F.), 1967. — The Ecology of Insect Populations in theory and practice. — Methuen, London, 232 pp.
- ENGELMANN (M. D.), 1961. — The role of soil Arthropods in the energetics of an old field community. — Ecological Monographs, 31 : 221-238.
- HEALEY (I.), 1967. — The population metabolism of *Onychiurus procampatus* GISIN (Collembola). — Progress in Soil Biology, O. GRAFF et J. E. SATCHELL ed., North-Holland Publ. Comp., 127-137.
- HUGHES (R. D.), 1963. — Population dynamics of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (L.). — J. Anim. ecol., 32 : 393-424.
- LEBRUN (Ph.), 1964. — Quelques aspects de la phénologie des populations d'Oribatides (*Acari : Oribatei*) dans le sol forestier en Moyenne Belgique. — Bull. Acad. Roy. Belg., 50 : 370-392.
- LEBRUN (Ph.), 1970. — Écologie et biologie de *Nothrus palustris* (C. L. KOCH 1839). 3<sup>e</sup> note. Cycle de vie. — Acarologia, 12 (1) 193-207.
- LEBRUN (Ph.), 1971. — Écologie et biologie de quelques peuplement d'Arthropodes édaphiques. — Mém. Inst. Sc. nat. Belg., (sous-presse).
- LEBRUN (Ph.) et VAN RUYMBEKE (M.), 1971. — Écologie du développement postembryonnaire de *Damaeus auritus* et *D. onustus* — (en préparation).
- MACFADYEN (A.), 1952. — The small arthropods of a *Molinia* fen at Cothill. — J. Anim. Ecol., 21 : 87-117.
- ZINKLER (D.), 1966. — Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (*Apterygota*) und anderen Bodenkleinarthropoden. — Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 52 : 99-144.
-