**Zeitschrift:** Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

**Herausgeber:** Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

**Band:** 119 (1996)

**Artikel:** Typologie des assemblages d'espèces d'Oribates (Acari, oribatei) de la tourbière du Cachot (Jura suisse) : espèce indicatrices ou groupements caractéristiques?

**Autor:** Borcard, Daniel

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-89442

**Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

**Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

**Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 09.07.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch**

# TYPOLOGIE DES ASSEMBLAGES D'ESPÈCES D'ORIBATES (ACARI, ORIBATEI) DE LA TOURBIÈRE DU CACHOT (JURA SUISSE): ESPÈCES INDICATRICES OU GROUPEMENTS CARACTÉRISTIQUES ?

DANIEL BORCARD

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, Rue Emile-Argand 11, 2000 Neuchâtel, Suisse

*Mots-clés:* groupements, Cryptostigmata, espèces indicatrices, tourbière, sphaignes, assemblages d'espèces.

*Key-words*: clustering, Cryptostigmata, indicator species, peat-bog, *Sphagnum* mosses, species assemblages.

**Résumé**

Les assemblages d'espèces d'Oribates de la tourbière du Cachot reflètent bien les variations de leur habitat. On a pu définir des espèces caractéristiques de certains milieux bien typés, tels que les abords immédiats des gouilles ou les régions boisées. Ces espèces caractéristiques dépendent souvent de la présence d'un facteur écologique précis, ce qui en fait des indicatrices de ce facteur. Dans les zones intermédiaires comme les tapis de sphaignes des zones ni détrempées ni boisées, il n'a pas toujours été possible de trouver des espèces caractéristiques, les peuplements devant plus leur individualité à l'ensemble de leur structure (abondances des espèces).

**Summary**: Typology of the Oribatid mite species assemblages of the peat-bog Le Cachot (Swiss Jura mountains): indicator species or characteristic species groups?

The Oribatid mite species assemblages of the peat-bog Le Cachot reflect well the variations of their habitat. We could define characteristic species in well typed zones, such as soaked *Sphagnum* carpets close to ponds, or forests. These species often depend upon the presence of one precise ecological factor, so that it is possible to speak of indicator species. In intermediate zones, such as *Sphagnum* carpets neither soaked nor forested, characteristic or indicator species could often not be identified, the assemblages being rather characterised by their multivariate structure (abundances of all species).

## INTRODUCTION

Dans le cadre des recherches zoologiques menées dès les années 1960 dans la tourbière du Cachot par le Prof. Willy Matthey et ses collaborateurs (une bibliographie figure dans BORCARD, 1991a), nous nous sommes intéressé aux Acariens Oribates dans le but de vérifier si la communauté animale des sphaignes reflète la structure générale de la tourbière, ou si, au contraire, son habitat relativement protégé et constant à travers le haut-marais la met à l'abri des variations macroscopiques de son environnement (BORCARD, 1988; voir aussi BORCARD, 1995, et les références qui s'y trouvent). Parmi les organismes vivant dans les sphaignes, le choix des Acariens Oribates s'est imposé en raison de leur densité, diversité et accessibilité (tant sur le plan de l'échantillonnage que sur celui de l'identification). Ces qualités font de ce groupe un bon bioindicateur potentiel, présentant des assemblages d'espèces dont la complexité permet d'espérer des variations finement calquées sur celles du milieu.

L'identification d'espèces caractéristiques ou indicatrices est une activité traditionnelle en écologie et en biogéographie (DUFRÊNE & LEGENDRE, 1996). De plus en plus, on fait appel à des techniques d'analyse numérique des données pour optimiser ce travail et le rendre reproductible. Mais les outils numériques véritablement dédiés à cette tâche sont rares. C'est pourquoi nous saluons la publication d'une technique très élégante, développée, comme c'est souvent le cas, par des écologues maîtrisant aussi les mathématiques et la programmation (DUFRÊNE & LEGENDRE, 1996).

Le présent article tire profit de cette nouvelle méthode pour montrer sous un jour intéressant et synthétique les relations entre des organismes essentiels au fonctionnement du sol (ou, dans notre cas, de la variante très particulière d'un sol que constitue le tapis de sphaignes d'un haut-marais) et les diverses facettes de leur milieu. La recherche d'une typologie permet aussi de s'interroger sur la signification et sur certaines limites des concepts d'espèce caractéristique ou indicatrice, ou encore de groupe caractéristique.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### *Tourbière, parcelles*

Nous avons mené nos recherches dans la tourbière du Cachot, située à 1050 m d'altitude dans la vallée de la Brévine (Jura neuchâtelois), coordonnées c.n.s. 541200/206350. Afin d'obtenir des informations sur les milieux principaux de ce marais concentrique, nous y avons défini 5 parcelles de 10 x 10 m. Une carte de l'emplacement de ces parcelles figure dans BORCARD (1988, 1991b). Nous en rappelons ici les principales caractéristiques:

SME1: replat central comportant quelques gouilles du *Scheuchzerietum* et des formations du *Sphagnetum magellanici*;

SME2: faciès plus évolué du *Sphagnetum magellanici*, à proximité de la forêt de pins;

SF: *Sphagnetum fusci*, une association comportant des buttes de *Sphagnum fuscum* sur sol relativement sec, lentement envahies par le pin *Pinus mugo*;

SM: *Pino mugo-Sphagnetum*, forêt de pins à crochets sur tourbe, avec sphaignes;

LNE: lande de dégradation au nord-est de la tourbière. Jadis privée de ses arbres en prévision d'une exploitation de la tourbe, elle est aujourd'hui en cours de régénération.

SME1, SME2, SF et SM sont des milieux primaires, leur succession dans cet

ordre correspondant à autant d'étapes de l'évolution d'une tourbière bombée, telle que l'a décrite MATTHEY (1964).

*Récolte et extraction de la faune*

Les échantillons de sphaignes examinés ici sont des cylindres de 5 cm de diamètre et 13 cm de profondeur, prélevés à l'aide d'une sonde rotative montée sur une chignole manuelle (BORCARD, 1986). Cet instrument permet l'obtention de carottes sans compaction ni déformation. Divisés en 3 profondeurs (0-3.5, 3.5-7, 7-13 cm), les échantillons ont été placés deux semaines dans un extracteur multiple dérivé du principe de MACFADYEN (1961), décrit lui aussi par BORCARD (1986).

En conséquence des diverses contraintes de notre projet de recherche, le nombre d'échantillons obtenu varie fortement d'une parcelle à l'autre. Nous disposons de 48 échantillons pour SME1, 119 pour SME2, 53 pour SF, 21 pour SM et 25 pour LNE, soit un grand total de 266 échantillons. Les récoltes ont été faites en 1982 et 1983.

*Techniques d'analyse de données: groupement à liens complets, calcul des valeurs indicatrices*

La première étape de nos analyses a été la réalisation d'un groupement des échantillons. Cette opération est bien décrite par LEGENDRE & LEGENDRE (1984). Nous la résumerons ainsi: les échantillons (caractérisés par les espèces et leurs abondances) ont d'abord été comparés deux à deux par l'indice de similarité de Steinhaus, après transformation logarithmique des abondances d'espèces. La matrice de similarité ainsi obtenue a été soumise à un groupement hiérarchique agglomératif à liens complets. Cette méthode permet l'obtention de groupes d'objets bien contrastés, le résultat étant souvent présenté sous forme d'un dendrogramme. La structuration hiérarchique du groupement ainsi obtenu est intéressante dans le cadre de notre problématique. On s'attend en effet à ce que nos résultats présentent effectivement une structure hiérarchique: au sein de chaque grande catégorie de milieux, des différences plus fines existent, définissant des sous-catégories qui peuvent parfois elles-mêmes se subdiviser. On peut s'attendre à ce que les communautés animales reflètent cette structure. De plus, une analyse préliminaire respectant cette hiérarchie permet ensuite la recherche d'organismes caractéristiques à des niveaux de plus en plus fins, et non seulement dans la partition finale.

La nouvelle méthode de recherche d'espèces caractéristiques ou indicatrices est décrite en détail dans la publication de ses auteurs (DUFRÊNE & LEGENDRE, 1996). Son intérêt particulier vient du fait qu'elle prend en considération à la fois l'abondance relative et la fréquence relative d'occurrence d'une espèce donnée dans un groupe. La formule de calcul de l'indice IV de "valeur indicatrice" est la suivante:

$$IV_{ij} = A_{ij} * B_{ij} * 100$$
$$\text{où: } A_{ij} = (Nind_{ij} / Nind_{i}.)$$
$$B_{ij} = (Néchant_{ij} / Néchant._{j})$$

$IV_{ij}$ est la valeur indicatrice de l'espèce i dans le groupe d'échantillons j; $Nind_{ij}$ est le nombre moyen d'individus de l'espèce i dans le groupe d'échantillons j; $Nind_{i}.$ est la somme des nombres moyens d'individus de l'espèce i dans tous les groupes. $Néchant_{ij}$ est le nombre d'échantillons dans le groupe j où l'espèce i est présente, et $Néchant._{j}$ est le nombre total d'échantillons dans ce groupe.

L'indice prend sa valeur maximale de 100% lorsque tous les individus d'une espèce se trouvent dans un seul groupe d'échantillons et que l'espèce est présente dans tous les échantillons de ce groupe. De plus, la signification statistique de la valeur indicatrice peut être évaluée à l'aide d'une procédure de permutations aléatoires des échantillons dans les groupes. On peut

signaler deux avantages particuliers de cette méthode par rapport à la méthode TWINSPAN (HILL, 1979), largement utilisée jusqu'ici: d'une part la méthode de Dufrêne & Legendre est indépendante de la technique de groupement utilisée (on peut donc optimiser celle-ci en fonction des données et de la problématique), et d'autre part un indice attribué à une espèce est indépendant des abondances des autres espèces, ce qui rend la méthode moins sensible aux fluctuations aléatoires inhérentes aux échantillonnages en milieu naturel. Enfin, un programme FORTRAN appelé IndVal, calculant l'indice IV sur de grands tableaux, et en fonction de groupements définis par l'usager, compilé pour Apple Macintosh Système 7, est disponible sur le serveur WWW développé par Dufrêne à Louvain-la-Neuve[1].

## RÉSULTATS

Les 266 échantillons ont rapporté 52'993 individus adultes, répartis en 59 espèces plus deux genres non déterminés plus avant. Des listes d'espèces complètes peuvent être trouvées chez BORCARD (1988). La faunistique des Oribates des tourbières, quant à elle, est discutée en détail dans une série d'articles cités par BORCARD (1995).

Les deux genres non déterminés ont été éliminés des analyses (nous basons notre typologie sur des espèces caractéristiques ou indicatrices, et non des genres), ainsi que les espèces qui n'ont pas été capturées dans au moins 5 échantillons. Enfin, un échantillon aberrant (très peu d'espèces et d'individus) a été détecté lors de la procédure de groupement, puis éliminé. La matrice de données utilisée pour le calcul des IV comporte finalement 265 échantillons, 47 espèces et 49'782 individus. Le tableau 1 contient toutes les espèces retenues, avec les codes utilisés dans les figures.

Du dendrogramme résultant du groupement à liens complets, nous avons retenu 11 groupes, puis appliqué le programme IndVal sur la topologie de ce groupement. La figure 1 illustre les résultats, avec à chaque embranchement les espèces dont l'IV est supérieur à 25% et significatif au seuil 0.01 (tests basés sur 100 permutations). Lorsqu'une espèce donnée atteint son IV maximal, elle est notée en gras. On peut considérer que sa valeur indicatrice ou caractéristique est maximale à cette position de la hiérarchie.

La figure 2, elle, reprend la topologie de ce groupement et l'assortit des caractéristiques environnementales moyennes départageant chaque embranchement. Il s'agit ici, bien sûr, d'éléments d'interprétation *a posteriori*, puisque le dendrogramme a été réalisé sur les données "Oribates" uniquement.

Enfin, le tableau 1 montre le profil en espèces de tous les groupes.

L'examen simultané des figures 1 et 2 permet à la fois d'interpréter les embranchements du dendrogramme en termes écologiques et de trouver les espèces caractéristiques correspondant à chaque embranchement. Lorsque ces dernières n'ont pas pu être dégagées, le tableau 1 aide à cerner la structure du groupe considéré.

Le premier embranchement sépare les zones où la nappe phréatique est à moins de 10 cm de profondeur. Le meilleur indicateur de ces zones est *Limnozetes ciliatus* (Schrank 1803), espèce hygrophile présente en grands nombres dans tous les échantillons de ces zones et pratiquement absente du reste de la tourbière. *Hoplophthiracarus pavidus* (Berlese 1913) est également abondant, mais on le trouve parfois dans des sites à peine moins humides (d'où son IV plus bas). *Punctoribates sellnicki* (Willmann 1928) est peu abondant et ne se trouve pas dans tous les échantillons concernés, mais son IV est à son maximum ici car on ne le trouve pratiquement pas ailleurs dans notre échantillonnage. L'embranchement final de cette

[1] Adresse:
http://www.biol.ucl.ac.be/ecol/SIBW.Tools.IndVal.html

| Nom de l'espèce | Code | IV max. | Groupe | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| Trimalaconothrus foveolatus Willmann 1931 | TFOV | 44.2 | 1.1 | 0.1 | | 0.02 | | | | | | | |
| Hoplophthiracarus pavidus (Berlese 1913) | HPAV | 75.6 | 13.0 | 20.2 | 0.1 | 13.2 | 6.3 | 1.0 | 0.7 | 1.3 | | | |
| Limnozetes ciliatus (Schrank 1803) | LCIL | 98.9 | 295.4 | 105.0 | 5.8 | 5.5 | | 1.2 | | | | | |
| Punctoribates sellnicki (Willmann 1928) | PSEL | 49.3 | 0.5 | 1.1 | 0.1 | | | 0.02 | | | | | |
| Parachipteria willmanni van der Hammen 1952 | PWIL | 75.1 | 0.4 | 3.9 | 0.1 | 0.2 | 0.2 | 0.1 | | | | | |
| Nanhermannia coronata Berlese 1913 | NCOR | 99.3 | 4.4 | 18.4 | 59.3 | 40.0 | 17.1 | 53.1 | 29.8 | 6.2 | 33.7 | 25.8 | 25.5 |
| Steganacarus striculus (C.L.Koch 1836) | SSTR | 96.6 | 2.8 | 7.3 | 3.3 | 8.8 | 7.3 | 9.1 | 4.5 | 4.4 | 3.6 | 23.5 | 39.1 |
| Malaconothrus egregius Berlese 1904 | MEGR | 93.6 | 6.6 | 9.6 | 17.0 | 7.4 | 18.8 | 16.4 | 11.3 | 4.0 | 18.2 | 5.3 | 4.9 |
| Oppiella nova (Oudemans 1902) | ONOV | 92.1 | 0.3 | 6.4 | 74.9 | 17.5 | 4.0 | 39.8 | 33.3 | 12.6 | 46.1 | 5.3 | 23.6 |
| Nothrus pratensis Sellnick 1929 | NPRA | 89.8 | 2.6 | 11.6 | 2.7 | 13.9 | 7.1 | 7.7 | 11.1 | 12.2 | 2.8 | 3.3 | 2.5 |
| Protoribates lagenula (Berlese 1904) | PLAG | 85.3 | 0.1 | 7.3 | 80.6 | 35.8 | 46.1 | 64.3 | 58.0 | 0.9 | 0.9 | 4.8 | 9.2 |
| Fuscozetes setosus (C.L.Koch 1840) | FSET | 80.0 | | 0.7 | 8.9 | 3.5 | 1.7 | 6.0 | 3.2 | 4.8 | 1.8 | 18.5 | 20.6 |
| Malaconothrus processus van der Hammen 1952 | MPRO | 59.3 | 1.6 | 2.6 | 0.6 | 1.9 | 4.8 | 1.5 | 3.1 | 1.2 | 2.4 | 0.3 | 0.5 |
| Hypochthonius rufulus C.L.Koch 1836 | HRUF | 46.8 | 0.3 | 1.1 | 2.1 | 3.6 | 0.6 | 0.9 | 0.1 | | 0.1 | 3.3 | 1.6 |
| Camisia lapponica (Trägårdh 1910) | CLAP | 30.2 | 0.1 | 0.1 | 0.6 | 0.5 | 1.0 | 0.3 | 0.4 | 0.5 | 0.2 | | |
| Eupelops plicatus (C.L.Koch 1836) | EPLI | 8.3 | | 0.1 | 0.3 | 0.4 | 0.2 | 0.04 | | | | | |
| Cepheus cepheiformis (Nicolet 1855) | CCEP | 61.1 | | | 3.4 | 0.9 | 0.4 | 0.8 | 0.2 | | | 0.3 | 0.7 |
| Brachychothonius zelawaiensis (Sellnick 1928) | BZEL | 68.5 | | | 7.4 | 0.3 | 0.03 | 0.8 | 2.8 | 0.5 | 6.3 | | |
| Oribatula tibialis (Nicolet 1855) | OTIB | 62.8 | | 0.1 | 1.9 | | 0.03 | 0.4 | 0.1 | 0.1 | 0.5 | 0.3 | 1.1 |
| Liochthonius perfusorius (Moritz 1976) | LPER | 28.3 | | 0.4 | 1.9 | 0.2 | 0.5 | 0.2 | | | | 3.3 | |
| Scheloribates laevigatus (C.L.Koch 1836) | SLAE | 59.9 | | | 2.3 | 0.1 | | 0.3 | 0.3 | | 0.1 | | 0.4 |
| Camisia biurus (C.L.Koch 1839) | CBIU | 17.7 | | | 0.7 | | 0.2 | 0.3 | 0.3 | | 0.2 | | |
| Oppia splendens (C.L.Koch 1841) | OSPL | 78.2 | | | 12.4 | 0.2 | | 0.04 | | | | | |
| Liochthonius tuxeni (Forsslund 1957) | LTUX | 13.7 | | | 0.3 | | | 0.1 | | | | | |
| Tectocepheus velatus (Michael 1880) | TVEL | 93.5 | | 0.4 | 14.2 | 8.7 | 7.5 | 12.9 | 21.4 | 21.2 | 18.2 | 15.0 | 15.9 |
| Rhysotritia ardua (C.L.Koch 1841) | RARD | 36.3 | | 0.1 | 1.1 | 0.5 | 0.6 | 0.8 | 0.6 | 0.7 | 2.4 | 0.3 | 0.4 |
| Pergalumna nervosus (Berlese 1914) | PNER | 35.2 | | | 0.1 | 1.9 | 0.3 | 1.5 | 0.03 | | | | |
| Scheloribates latipes (C.L.Koch 1841) | SLAT | 33.9 | | 0.1 | | 1.1 | 0.2 | 0.1 | | | | | |
| Trimalaconothrus vietsi Willmann 1925 | TVIE | 8.1 | | | | 0.1 | | 0.2 | | | | | |
| Trimalaconothrus sp. A | TSPA | 3.5 | | | | 0.02 | 0.03 | 0.1 | 0.1 | | | | |
| Latilamellobates incisellus (Kramer 1897) | LINC | 8.4 | | | | 0.1 | 0.1 | 0.02 | 0.3 | 0.1 | | | |
| Hypochthoniella minutissima (Berlese 1904) | HMIN | 40.7 | | | 0.4 | 0.4 | 0.3 | 0.5 | 9.0 | 8.7 | 2.2 | 4.7 | 0.1 |
| Ceratozetes thienemanni Willmann 1943 | CTHI | 11.1 | | | | | | 0.02 | 2.9 | 1.8 | 2.1 | | 0.9 |
| Liacarus subterraneus (C.L.Koch 1841) | LSUB | 11.6 | | | | | 0.0 | 0.1 | 0.1 | 0.1 | 0.3 | | |
| Oppia subpectinata (Oudemans 1900) | OSUB | 43.7 | | 0.8 | 3.1 | 1.3 | 0.2 | 3.3 | 1.4 | 0.1 | 6.8 | 0.8 | 0.9 |
| Oppiella neerlandica (Oudemans 1900) | ONEE | 13.6 | | | | | 0.3 | 0.3 | 0.1 | | 0.5 | | |
| Carabodes marginatus (Michael 1884) | CMAR | 4.4 | | | | | 0.1 | 0.02 | 0.1 | | 0.1 | | |
| Hermannia gibba (C.L.Koch 1840) | HGIB | 97.6 | | | 0.4 | | 0.1 | | 0.2 | 0.1 | 0.5 | 26.3 | 14.1 |
| Dameobelba minutissima (Sellnick 1920) | DMIN | 52.3 | | | | | | 0.1 | 0.3 | 1.2 | 0.5 | 3.5 | 1.1 |
| Edwardzetes edwardsi (Nicolet 1855) | EEDW | 28.0 | | | 0.1 | 0.03 | 0.1 | 0.1 | 0.1 | | 0.5 | 0.7 | 0.4 |
| Ceratoppia sexpilosa Willmann 1938 | CSEX | 12.9 | | 0.1 | 0.4 | 0.1 | 0.1 | 0.1 | | | | 0.2 | 0.5 |
| Platynothrus peltifer (C.L.Koch 1840) | PPEL | 81.0 | | | | | | | | | | 3.5 | 5.2 |
| Diapterobates humeralis (Hermann 1804) | DHUM | 28.6 | | | 0.1 | | | 0.1 | 0.1 | 0.1 | 0.1 | 0.3 | 0.8 |
| Liochthonius alpestris (Forsslund 1958) | LALP | 31.4 | | | 0.1 | 0.05 | | 0.02 | 0.2 | 0.2 | | 0.5 | 3.1 |
| Adoristes ovatus (C.L.Koch 1839) | AOVA | 27.7 | | | | 0.1 | | | | | | 0.2 | 0.8 |
| Chamobates schützi (Oudemans 1902) | CSCH | 23.8 | | | | | | | | | | 0.3 | 1.2 |
| Carabodes labyrinthicus (Michael 1879) | CLAB | 42.1 | | | 0.1 | 0.05 | 0.03 | 0.1 | | | | | 1.2 |
| | Nb. échant. | | 14 | 8 | 14 | 52 | 40 | 62 | 32 | 11 | 11 | 15 | 6 |
| | Esp./échant. | | 11.5 | 7.1 | 16.3 | 13.0 | 12.8 | 13.3 | 11.6 | 11.7 | 13.2 | 15.4 | 12.8 |
| | Ind./échant. | | 329.1 | 197.3 | 306.6 | 168.4 | 126.0 | 224.8 | 195.5 | 82.8 | 150.9 | 150.7 | 176.4 |

Tab. 1: Profil de l'assemblage d'espèces d'Oribates des 11 groupes retenus dans l'analyse, en nombres moyens d'individus par échantillon. Les codes des espèces sont ceux utilisés dans la figure 1. IVmax est la valeur maximale de l'indice de DUFRÊNE & LEGENDRE (1996) pour chaque espèce. Cette valeur est atteinte dans le ou les groupes où l'espèce est encadrée. Nb.échant.: nombre d'échantillons dans le groupe. Esp./échant.: nombre moyen d'espèces par échantillon. Ind./échant.: nombre moyen d'individus par échantillon.

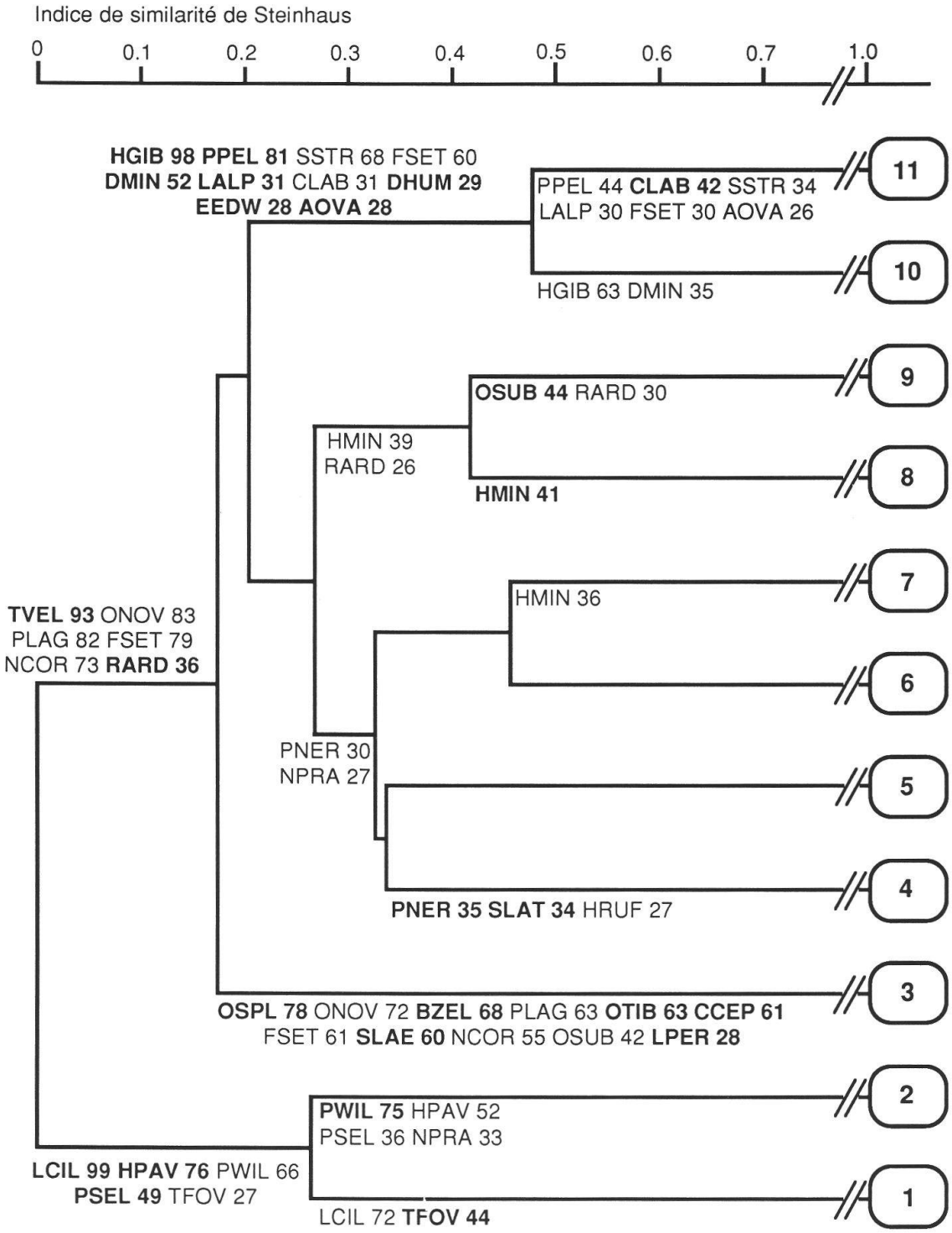


Fig.1: Dendrograme montrant les 11 groupes retenus parmi les 265 échantillons. Indice de similarité de Steinhaus, données transformées en logarithmes naturels, groupement agglomératif à liens complets. Lorsqu'il y a lieu, les embranchements du dendrogramme sont munis des abbréviations de leurs espèces caractéristiques, avec les valeurs de l'indice IV. Lorsqu'une espèce atteint son IV maximal, elle est représentée en gras.

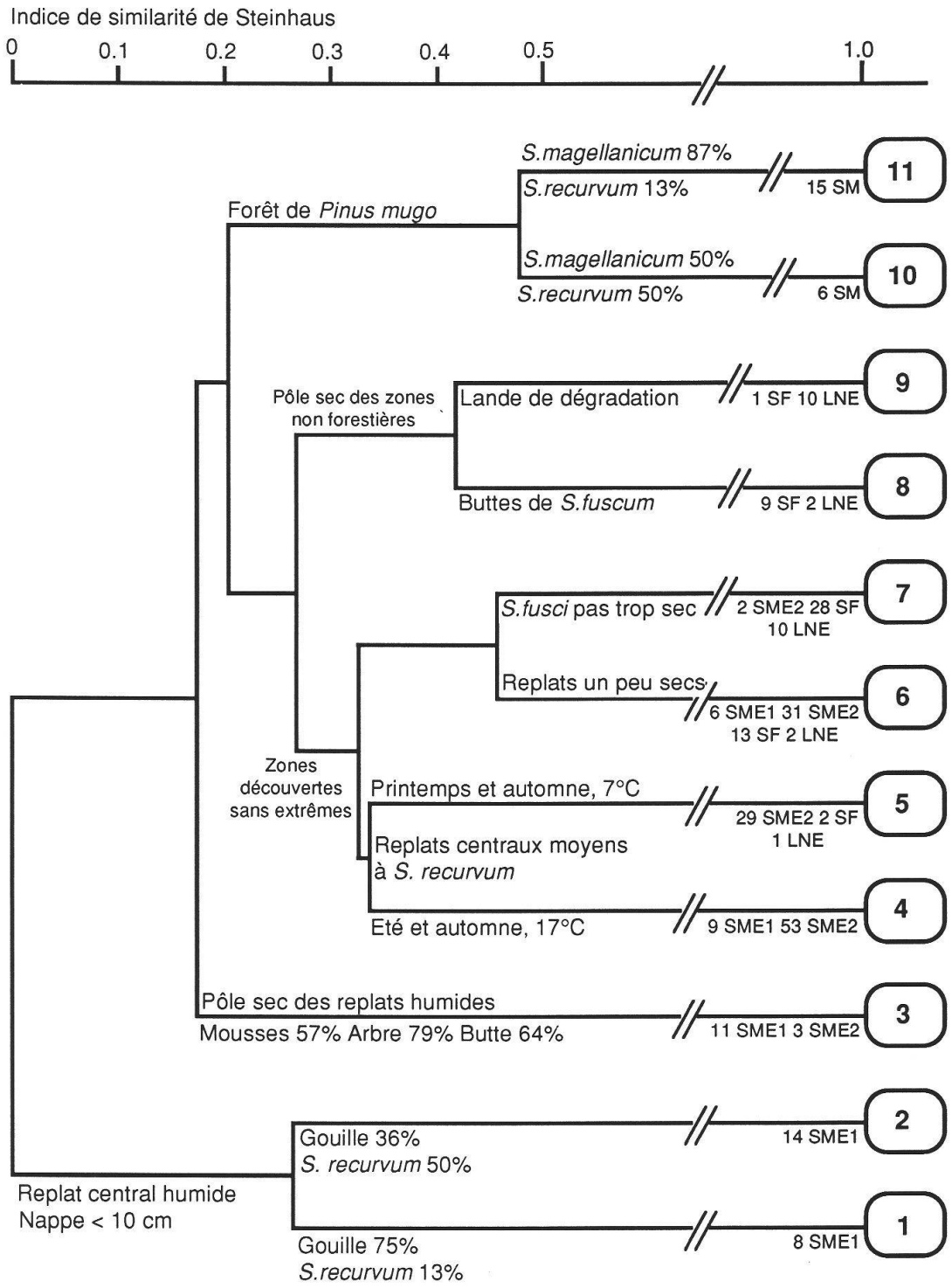


Fig. 2: Dendrogramme de la figure 1, muni de la composition en échantillons des groupes (près des numéros de ces derniers), et des caractéristiques du milieu permettant d'interpréter les embranchements. Les pourcentages se rapportent au nombre d'échantillons du groupe considéré présentant la caractéristique en question.

partie du dendrogramme groupe d'une part les échantillons les plus humides (groupe 1 sur la figure 1), avec une gouille à moins d'un mètre dans 75% des cas et très peu de *Sphagnum recurvum* (on y trouve plutôt *S. warnstorfii*, *S. capillifolium* et *S. rubellum*), et d'autre part des échantillons à peine moins humides, avec *S. recurvum* dans un cas sur deux et la présence d'une gouille dans un cas sur trois seulement (groupe 2). Outre l'extrême dominance de *L. ciliatus* (tab. 1), le pôle humide (groupe 1) est caractérisé par *Trimalaconothrus foveolatus* Willmann 1931, et présente la plus faible richesse spécifique locale des 11 groupes retenus, avec 7.1 espèces par échantillon en moyenne (14 espèces au total pour les 8 échantillons du groupe). L'autre pôle (groupe 2), où *Parachipteria willmanni* van der Hammen 1952 atteint son IV le plus élevé, est plus riche avec 11.5 espèces par échantillon (et un total de 23 espèces pour les 14 échantillons).

L'autre branche du premier noeud du dendrogramme est plus complexe. Une première partition met de côté un groupe de 14 échantillons qu'on peut qualifier de "pôle sec de la zone centrale humide" (groupe 3). La plupart des échantillons proviennent en effet de la parcelle SME1, mais se caractérisent par une nappe plus profonde, la proximité fréquente d'un pin, une microtopographie en butte et la présence de mousses autres que les sphaignes. Six espèces d'Oribates atteignent ici leur IV maximal. A l'exception d'*Oppia splendens* (C.L.Koch 1841), parfois assez abondante, ces espèces doivent leur indice avant tout à leur régularité (présence dans les 2/3 ou 3/4 des échantillons du groupe). Plus éloignés des zones détrempées, les échantillons de ce groupe sont aussi plus riches (16.3 espèces par échantillon, valeur la plus élevée des 11 groupes, et 28 espèces au total). Quant aux espèces dominantes, on rencontre ici un trio présent dans pratiquement toute la tourbière, à l'exception des zones les plus extrêmes: *Protoribates lagenula* (Berlese 1904), *Nanhermannia coronata* Berlese 1913, *Oppiella nova* (Oudemans 1902).

Le reste du dendrogramme oppose le pôle forestier (groupes 10 et 11, voir plus bas) à un ensemble de groupes marquant l'évolution des replats de sphaignes vers un milieu plus sec et plus boisé (groupes 4 à 9). Cette série représentant par nature une transition douce, il n'a pas toujours été possible de trouver des espèces caractéristiques au sens de l'indice IV de Dufrêne & Legendre.

Les groupes 4 et 5 représentent le replat moyen typique: ni boisé ni trop humide, avec une dominance de *Sphagnum recurvum*. Même les espèces qui ont leur IV maximal dans le groupe 4 n'y sont pas d'excellentes caractéristiques, avec leurs valeurs de 35 et 34. La richesse spécifique est moyenne (13.3 et 11.6 espèces par échantillon). La différence entre ces deux groupes se marque surtout au niveau des rapports de dominance entre les espèces principales (tab.1). Les groupes 6 et 7 marquent l'étape suivante vers le pôle sec, et se distinguent des deux précédents par la forte dominance de *P. lagenula* et une plus grande proportion de *Tectocepheus velatus* (Michael 1880). La richesse spécifique est la même (13.0 et 12.8 espèces par échantillon). Les groupes 8 et 9 marquent le pôle sec des milieux non forestiers: buttes de *S. fuscum* et lande de dégradation. Ici encore, les espèces caractéristiques sont rares et peu convaincantes, la caractérisation des groupes étant meilleure au niveau du profil de l'assemblage (tab.1): dominance de *T. velatus* dans les buttes de *S.fuscum*, et de l'ubiquiste *Oppiella nova* dans la lande.

Enfin, le pôle forestier de notre échantillonnage se caractérise, comme mentionné ailleurs (BORCARD, 1991a), d'un noyau d'espèces présentes sur pratiquement toute l'étendue de la tourbière, auxquelles s'ajoutent des espèces qui se nourrissent de litière forestière: *Hermannia*

*gibba* (C.L.Koch 1840) et *Platynothrus peltifer* (C.L.Koch 1840). La présence de la couverture forestière induit l'apparition d'un nombre élevé d'espèces absentes du reste de la tourbière, ce qui facilite grandement la caractérisation de l'assemblage d'espèces. Les deux groupes retenus se distinguent par leur substrat (mélange égal de *S. recurvum* et *S. magellanicum* dans le groupe 10, dominance de *S. magellanicum* et sécheresse un peu plus marquée dans le groupe 11) et, au niveau des Oribates, par la plus grande richesse du groupe 11 (15.4 espèces par échantillon, contre 12.8 dans le groupe 10).

Le tableau 1 donne également pour chaque groupe le nombre moyen d'individus par échantillon. On y constate que la densité est la plus élevée dans le milieu le plus pauvre en espèces: les abords immédiats des gouilles, détrempés, sont le domaine préféré et presque exclusif de *Limnozetes ciliatus*. Le cas du groupe 3, où la densité totale est presque la même, est très différent: trois espèces se partagent la dominance et de nombreuses autres sont bien représentées dans ce milieu bien adapté aux Oribates (aucun extrême, ni dans les températures, ni dans l'humidité, ni dans la structure du substrat). A l'opposé, c'est dans le groupe 8, composé de buttes denses de *S. fuscum*, que la densité d'Oribates est la plus faible.

## DISCUSSION

Les résultats présentés ici donnent une réponse claire à la question posée en introduction: bien que vivant dans un milieu relativement protégé (le tapis de sphaignes de la tourbière), les Acariens Oribates reflètent bien dans la structure de leurs assemblages d'espèces les différentes conditions écologiques des grands ensembles de milieux du haut-marais. Ces reflets se manifestent à la fois sur le plan de la composition spécifique, de la diversité et de la densité. L'élément nouveau apporté par le présent article est constitué par l'analyse articulée autour des concepts d'espèce caractéristique ou indicatrice. A ce propos, quelques éléments de réflexion générale se dégagent, concernant le statut de ces espèces au sens où elles sont définies par l'indice IV de Dufrêne & Legendre.

Tout d'abord, la comparaison de la figure 1 et du tableau 1 montre que dans certains cas les espèces caractéristiques d'un groupe sont aussi les plus abondantes, alors que dans d'autres cas elles sont plutôt discrètes et doivent leur statut à leur régularité. Le premier cas de figure se rencontre souvent à des niveaux élevés du dendrogramme, où les embranchements séparent des groupes de milieux très différents, habités par des peuplements dont même les espèces dominantes sont différentes. *Limnozetes ciliatus* et *Tectocepheus velatus*, au premier niveau de notre dendrogramme, sont de bons exemples de cette situation. Quelquefois, ce cas se produit plus bas dans la hiérarchie, lorsqu'un sous-ensemble se détache clairement du reste du groupe. C'est le cas ici des groupes 10 et 11, où *Hermannia gibba* et *Platynothrus peltifer* marquent l'apport d'aiguilles ou de feuilles sur les sphaignes des groupements boisés. Le deuxième cas, mettant en valeur des espèces numériquement peu abondantes mais néanmoins régulières, se produit fréquemment aux niveaux inférieurs de la hiérarchie, où la discrimination s'opère entre des sous-groupes d'échantillons provenant de la même classe de milieux (par exemple les replats centraux non boisés). Les grands traits du peuplement sont les mêmes dans les différents sous-groupes, mais il arrive qu'une nuance dans les caractéristiques écologiques de l'une ou l'autre de ces sous-unités suffise à l'établissement d'une ou plusieurs espèces particulières. Le cas ne se produit pas toujours, raison pour laquelle il n'a pas été possible de déceler

d'espèces caractéristiques pour tous les groupes d'échantillons retenus.

Aux derniers niveaux hiérarchiques, justement, il arrive que des sous-groupes, bien que clairement différenciés lors de la procédure de groupement, ne contiennent pas d'espèce caractéristique. C'est le cas de nos groupes 5, 6, 7 et 10. Le contexte indique alors comment définir ce qui individualise ces unités: soit elles se démarquent par défaut de leurs voisines, en ce sens que des espèces caractéristiques de ces dernières manquent à l'appel (mais il est parfois dangereux de raisonner sur l'absence d'une espèce, qui peut avoir des causes variées), soit c'est la structure multivariable, c'est à dire les rapports de dominance de l'ensemble des espèces, qui opère la nuance.

## CONCLUSION

On aura vu que nous préférons généralement utiliser le terme "caractéristique" plutôt qu' "indicateur" pour nos Oribates. En effet, s'il est aisé de trouver quelles espèces se trouvent dans quel milieu (et en sont donc caractéristiques dans un sens descriptif), il est souvent plus délicat de dire quel facteur écologique détermine cette préférence. Nous préférons réserver le terme d'indicateur aux cas où l'autoécologie des espèces est suffisamment connue pour permettre d'identifier avec certitude le facteur écologique responsable de la présence d'une espèce donnée. C'est le cas ici de *Limnozetes ciliatus*, espèce très hygrophile et, à ce titre, indicatrice d'une forte humidité (et caractéristique des régions les plus humides de la tourbière), et aussi d'*Hermannia gibba* et *Platynothrus peltifer*, tous deux liés à la litière forestière. Le terme "caractéristique", lui, peut garder un sens plus descriptif, et s'appliquer aussi bien à des espèces dont on a constaté la liaison à un milieu sans pour autant connaître la raison exacte de ce lien, et à des groupes d'espèces dont l'équilibre numérique (la dominance réciproque) est propre à un milieu bien défini.

## REMERCIEMENTS

Je remercie vivement le Professeur Willy Matthey, de l'Université de Neuchâtel, au laboratoire duquel j'ai eu le plaisir de réaliser ma thèse de doctorat, et le Dr. Marc Dufrêne, de l'Université de Louvain-la-Neuve (Belgique), qui m'a soumis aux fins d'essais, avant leur parution, le programme IndVal et l'article correspondant.

## BIBLIOGRAPHIE

BORCARD, D. 1986. Une sonde et un extracteur destinés à la récolte d'Acariens (Acari) dans les sphaignes (Sphagnum spp.). *Bull.Soc.entomol.suisse* 59 : 283-288.

BORCARD, D. 1988. Les Acariens Oribates de quelques tourbières du Haut-Jura suisse. *Thèse de doctorat, Université de Neuchâtel.*

BORCARD, D. 1991a. Les Oribates des tourbières du Jura suisse (Acari, Oribatei): Ecologie. I. Quelques aspects de la communauté d'Oribates des sphaignes de la tourbière du Cachot. *Rev.suisse Zool.* 98 (2) : 303-317.

BORCARD, D. 1991b. Les Oribates des tourbières du Jura suisse (Acari, Oribatei): Ecologie. II. Les relations Oribates-environnement à la lumière du test de Mantel. *Rev.écol.biol.Sol* 28 : 323-339.

BORCARD, D. 1995. Les Oribates des tourbières du Jura suisse (Acari, Oribatei): Faunistique VII. Oribatuloidea (Haplozetidae), Ceratozetoidea. *Bull. Soc. entomol. suisse* 68: 363-372.

DUFRÊNE, M. & LEGENDRE, P. 1996. Species assemblages and indicator species definition: the need of an asymmetrical and flexible approach. *Ecology* (sous presse).

HILL, M.O. 1979. TWINSPAN - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. *Cornell University Ithaca.*

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P. 1984. Ecologie numérique. 2 vol., Masson, *Paris.*

MACFADYEN, A. 1961. Improved funnel-type extractors for soil Arthropods. *J.Anim.Ecol.* 30 : 171-182.

MATTHEY, W. 1964. Observations écologiques dans la tourbière du Cachot. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 107 : 111-122.