

LES DIPLOPODES D'UN ÉCOSYSTÈME FORESTIER TEMPÉRÉ; RÉPARTITION SPATIO-TEMPORELLE DES POPULATIONS

par

JEAN-JACQUES GEOFFROY

Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05, France

ABSTRACT

In the Foljuif Forest (Seine-et-Marne, France), the millipede community is composed of five main species. A seasonal sampling has been made in the litter and soil layers: L, F, H, A₁₁, A₁₂ and A₁₃. Millipedes are always absent in the deepest sandy layers. The spatial distribution is described for the five specific populations along the annual cycle 1982/83. The average density is 169 ind./m² for the millipede community and 133 ind./m² for the dominant species *Cylindroiulus punctatus*.

On a scale of 1/16 m², the coexistence of several species is permanent. The coexistence patterns of *C. punctatus* and *C. nitidus* in 1/4 m² are compared with the previous results obtained on a scale of 1/16 m², which shows a mutual exclusion tendency.

INTRODUCTION

L'étude des peuplements de Macroarthropodes édaphiques d'un écosystème forestier mixte de la région de Paris (Geoffroy et al., 1981) y a montré l'importance de trois groupes de saprophages: les larves de Diptères, les Isopodes et les Diplopedes. Ces derniers ont fait l'objet d'une analyse particulière visant à décrire l'organisation du peuplement et à comparer entre elles les principales populations (Geoffroy, 1981a, 1981b).

Un échantillonnage particulier a été réalisé en 1982 dans le but de préciser la répartition spatio-temporelle des cinq populations dominantes dans les divers compartiments de la litière et du sol et de définir l'importance de leur coexistence à l'intérieur des différentes couches prospectées. L'organisation structurale du peuplement est abordée dans ce travail à une échelle d'observation bien précise déterminée par la taille unique des relevés. L'interprétation des résultats doit en tenir compte et une comparaison avec des données obtenues à partir d'une

échelle d'observation différente permet de discuter l'importance du recouvrement dans l'espace des populations étudiées.

MILIEU D'ÉTUDE

La placette choisie pour cette étude correspond à la zone I décrite en 1980 par Blandin et al. dans la forêt de Foljuif. Il s'agit d'un taillis de Charme (*Carpinus betulus* L.) sous futaie de Chêne (*Quercus sessiliflora* Smith) établi sur un sol sableux et une roche mère siliceuse.

A cet endroit, le sol correspond au profil décrit par Garay (1980) pour la zone I de Foljuif. C'est un sol néopodzolique à humus de type moder (fig. 1). Il présente, en certains endroits bien particuliers, un début de micropodzolisation caractérisée par la présence d'un horizon d'appauvrissement A₂ et d'un horizon d'accumulation Bh.

On distingue les trois couches de litière L, F et H. L'horizon A₁ comporte trois niveaux: A₁₁, gris-noir, qui se

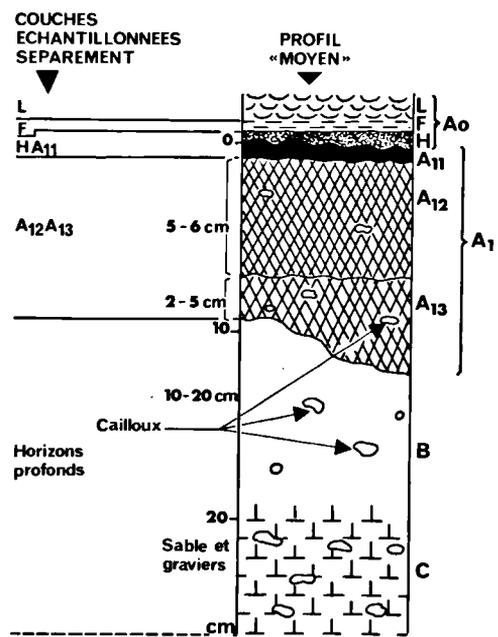


Fig. 1. Profil du sol néopodzolique à moder (d'après Garay, 1980) et délimitation des couches échantillonnées.

distingue mal de la couche H; puis A₁₂ et A₁₃ dans lesquels la teneur en matière organique diminue progressivement. Les horizons profonds sont constitués de sables et de graviers.

MÉTHODES

L'échantillonnage saisonnier repose sur des relevés unitaires de 1/4 m², réalisés à l'aide d'un cadre métallique de 50 cm de côté. Quatre relevés ont été effectués par période du cycle annuel, 16 relevés ayant été ainsi effectués au cours du cycle annuel. Deux relevés effectués le même jour sont regroupés en un seul point moyen.

Chaque relevé comporte les couches de litière L et F, prises séparément. La couche H et l'horizon A₁₁, peu dissociables, sont prélevés ensemble. Le reste de l'horizon A₁ (A₁₂-A₁₃) constitue la dernière couche (fig. 1).

Chaque couche est divisée en petite quantité de matériaux qui sont traités dans des extracteurs de type Berlese-Tullgren durant 15 jours selon les caractéristiques décrites par Molfetas (1981). La température s'établit aux alentours de 25 °C au fond de l'extracteur. Le matériel ainsi séché est ensuite contrôlé par tamisage sur mailles de 2 mm et 1 mm afin de récupérer les Diplopoques qui n'auraient pas été expulsés lors de l'extraction sélective.

En hiver, alors qu'un grand nombre d'individus tend à s'enfoncer dans les couches inférieures, les horizons profonds du sol ont été échantillonnés sur une profondeur de 40 cm. On a réalisé une extraction mécanique de la faune soit par flottation (50% d'eau - 50% de glycérine), soit par lavage à l'eau et tamisage sur mailles de 2 mm et 1 mm.

RÉSULTATS

Le peuplement de Diplopoques

La densité de Diplopoques ne présente pas de différences très significatives entre les saisons. Cela permet d'estimer une densité moyenne à partir de l'ensemble des relevés effectués dans l'année. Pour le cycle étudié, elle est égale à 169 individus par m² (fig. 2).

Mais cette abondance des Diplopoques est loin d'être uniformément répartie à l'intérieur de chacun des niveaux échantillonnés. C'est dans la couche HA₁₁ que la densité est la plus élevée; ce qui est confirmé par l'observation de la répartition verticale saisonnière par couche, exprimée en % pour chaque couche (fig. 3). La couche L est très peu fréquentée par les Diplopoques qui sont surtout représentés, au cours de leur période d'activité, dans les couches F et H où la dégradation de la matière organique est

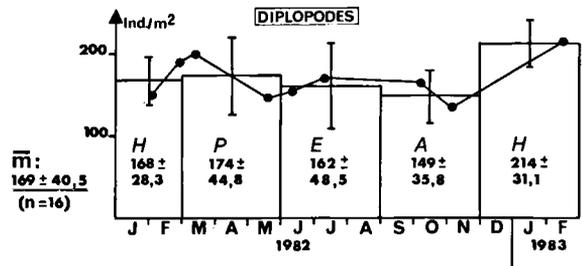


Fig. 2. Variations saisonnières de la densité de Diplopoques: moyennes et écarts-types, $\bar{m} \pm S (n-1)$. H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.



Fig. 3. Répartition verticale saisonnière des Diplopoques dans les différentes couches échantillonnées (en % par couche). H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.

plus avancée. L'abondance relative dans les horizons inférieurs (A_1) augmente en hiver, au moment où une fraction du peuplement s'enfonce dans le sol. Toutefois, précisons qu'aucun Diplopode n'a été récolté dans les horizons très profonds constitués de sables et de graviers. On peut donc affirmer que la limite inférieure de la répartition verticale des animaux correspond, dans la station étudiée, à la base de l'horizon organo-minéral A_{13} .

Ces résultats tiennent compte de l'ensemble des Diplopodes, considérés ici comme une guilda particulière de Macroarthropodes saprophages. Les différences qu'ils présentent avec des groupes fonctionnellement voisins comme les Isopodes ou certaines larves de Diptères autorisent le regroupement en un ensemble composé d'espèces apparemment disparates. Bien sûr, pour mieux comprendre la répartition spatio-temporelle du peuplement, il est nécessaire de prendre en compte sa structure d'abondance et les éventuelles variations de celle-ci au cours du temps. La figure 4 montre l'importance relative, par saison, des cinq espèces dominantes de la forêt de Foljuif. On s'aperçoit que, durant toute l'année, *Cylindroiulus punctatus* domine largement le peuplement alors que l'abondance relative des autres espèces (*Glomeris marginata* en particulier) demeure faible. Dans ce cas, la répartition spatio-temporelle de l'ensemble des Diplopodes est largement à l'image de celle de la population dominante et chaque espèce doit être considérée, dans un premier temps, pour elle-même.

Étude des principales espèces

Dans le cadre de ce travail, chaque population est prise dans son ensemble. Certes, il est possible que des individus appartenant à des stades différents ou des états physiologiques différents ne présentent pas le même „profil” de répartition. Seule l'analyse de la structure démographique des populations dans chaque compartiment permettra de le préciser. Toutefois, le but poursuivi ici étant de présenter l'état moyen des populations dans les compartiments édaphiques et de les comparer entre eux, c'est à l'échelle de

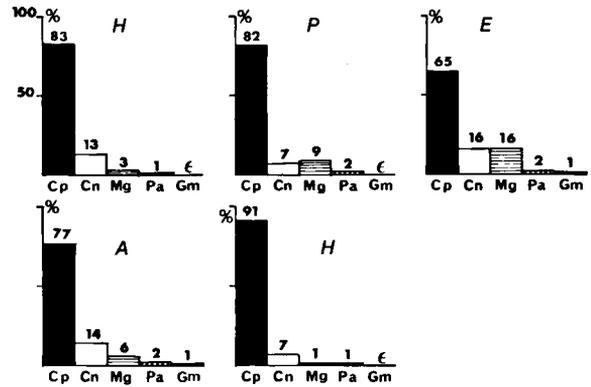


Fig. 4. Structures d'abondance saisonnières du peuplement de Diplopodes. Abondances relatives (en % par espèce) des 5 espèces principales. Cp = *Cylindroiulus punctatus*; Cn = *Cylindroiulus nitidus*; Mg = *Microchordeuma gallicum*; Pa = *Polydesmus angustus*; Gm = *Glomeris marginata*. H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.

la population que les résultats sont pris en compte.

1. *Cylindroiulus* (= *Allajulus*) *punctatus* (Leach)

Comme pour l'ensemble du peuplement, l'abondance de cette espèce ne présente pas de variations significatives entre les saisons. La densité moyenne, calculée d'après l'ensemble des relevés, est estimée à 133 ind./m² (fig. 5).

Le mode de répartition observé ici confirme les observations faites antérieurement à la station de Foljuif (Geoffroy, 1981b) et s'accorde avec les résultats obtenus par Van der Drift (1951), Blower (1956) et Banerjee (1967a, b). Après avoir hiverné dans les horizons superficiels du sol, une grande partie de la population

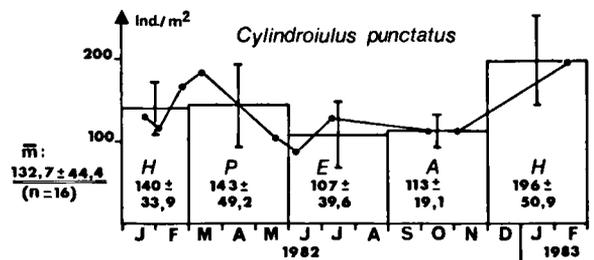


Fig. 5. Variations saisonnières de la densité de *Cylindroiulus punctatus*. H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.

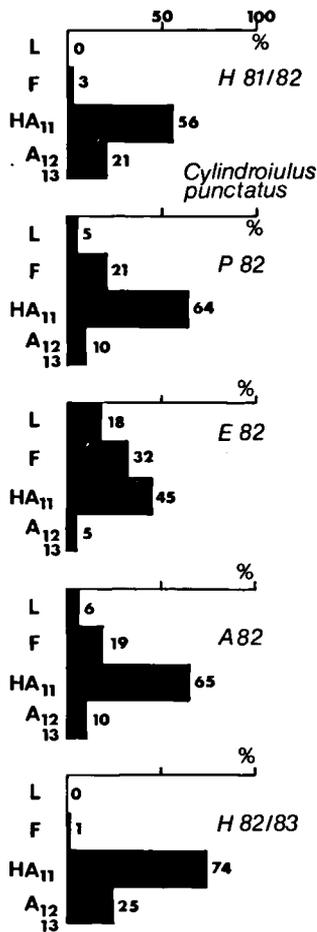


Fig. 6. Répartition verticale saisonnière (en % par couche) de *Cylindroiulus punctatus*. H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.

migre dans l'ensemble des couches de litière et en direction des bois morts en décomposition (été). Une migration automnale vers les horizons inférieurs boucle le cycle saisonnier (fig. 6).

2. *Cylindroiulus* (= *Allajulus*) *nitidus* (Verhoeff)

La densité moyenne de cette espèce est estimée dans la placette d'étude à 19 individus/m² (fig. 7). Elle reste toute l'année nettement plus faible que celle de *Cylindroiulus punctatus*.

Contrairement à ce dernier, *Cylindroiulus nitidus* n'est presque jamais récolté dans la couche L superficielle. On le rencontre surtout dans les

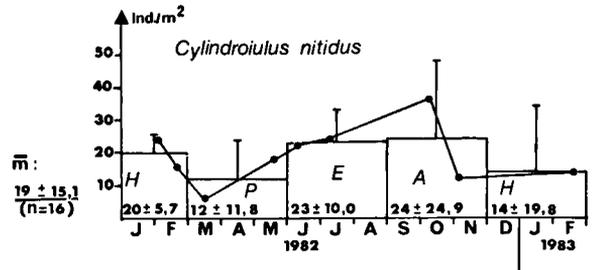


Fig. 7. Variations saisonnières de la densité de *Cylindroiulus nitidus*. H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.

couches dégradées F et H où il cohabite avec les autres Diplopodes. La population passe l'hiver en partie dans le sol mais vraisemblablement aussi à l'intérieur de sites-refuges dont la nature n'a pas été exactement déterminée (fig. 8).

De plus, l'échantillonnage effectué dans les horizons inférieurs à A₁₃ montre que l'hivernage ne se fait pas dans la profondeur du sol, comme cela avait été envisagé précédemment (Geoffroy, 1981b). La persistance d'une fraction de la population dans les couches H et A₁ en hiver tient en grande partie au fait que ces périodes on bénéficié en 1982 et surtout en 1983 de conditions climatiques exceptionnellement clémentes.

3. *Microchordeuma* (= *Melogona*) *gallicum* (Latzel)

La densité moyenne calculée sur l'ensemble des relevés est de l'ordre de 14 individus/m² (fig. 9). L'augmentation de l'abondance observée au début de l'été (juin 1982) est due à l'apparition de jeunes larves dans les couches de litière alors que les individus passent l'hiver en majeure partie à l'état adulte.

La répartition spatiale de ce Chordeumide est assez différente de celle observée chez les deux précédents Julides. Dès le début du printemps, on assiste à une dispersion dans l'ensemble des couches, y compris la plus superficielle. Les jeunes apparaissent ensuite dans les couches dégradées (été). Une période de dispersion en automne dans l'ensemble des couches est suivie d'une diminution de l'activité

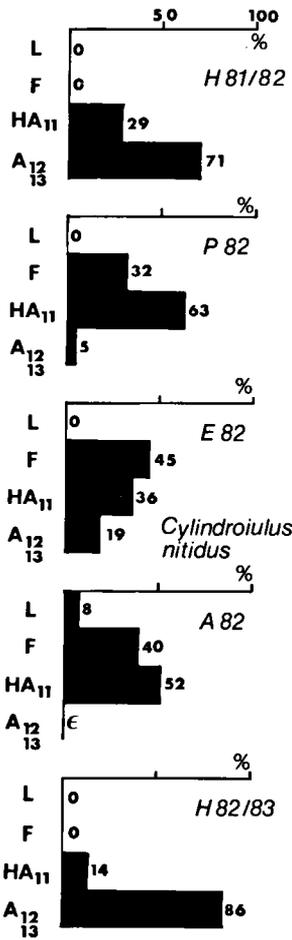


Fig. 8. Répartition verticale saisonnière (en % par couche) de *Cylindroiulus nitidus*. H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.

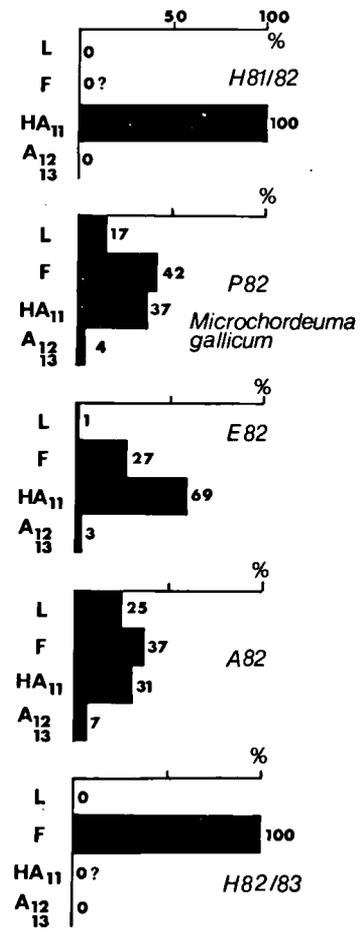


Fig. 10. Répartition verticale (en % par couche) de *Microchordeuma gallicum*. H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.

et d'un enfoncement relatif des animaux en hiver (fig. 10).

Toutefois, les individus ne s'enfoncent jamais très profondément dans le sol et restent

liés aux horizons supérieurs. Cet aspect de la répartition verticale semble assez fréquent chez les Diplopedes Craspedosomatida en forêt (Blower, 1956) bien qu'une fraction d'une population de *Microchordeuma gallicum* ait pu être observée dans les horizons plus profonds du sol (David, 1983).

4. *Polydesmus angustus* Latzel et *Glomeris marginata* (Villers)

Les deux dernières espèces considérées présentent des abondances trop faibles dans le compartiment „litière-sol” pour permettre une interprétation correcte de leur répartition spatio-temporelle.

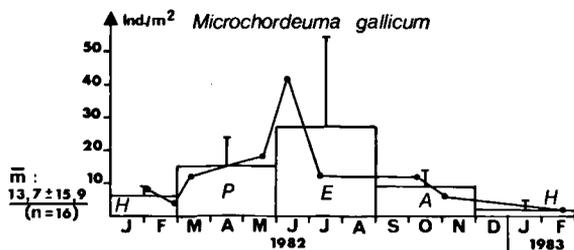


Fig. 9. Variations saisonnières de la densité de *Microchordeuma gallicum*. H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.

Signalons toutefois que *Polydesmus angustus* présente une tendance à la dispersion dans toutes les couches en été suivie d'un enfoncement hivernal accompagné d'un passage vers d'autres compartiments que la litière et le sol: bois morts en particulier.

Glomeris marginata occupe davantage les couches inférieures et exceptionnellement les couches superficielles. Une part de la population est répartie à proximité des bois morts sous lesquels les individus se regroupent en agrégats.

Coexistence des populations

1. Ensemble des espèces

L'observation saisonnière de la répartition spatio-temporelle des populations conduit à aborder le problème de leur coexistence dans l'espace au cours du cycle annuel.

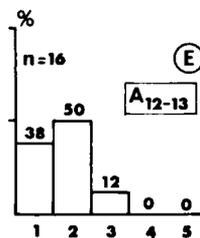
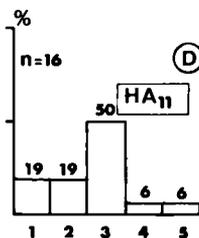
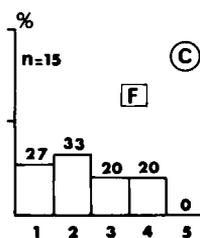
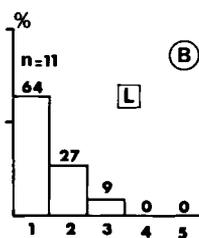
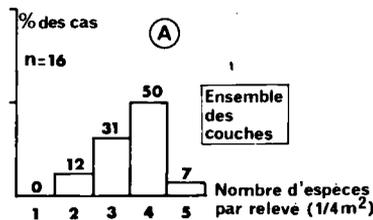


Fig. 11. Coexistence, à l'échelle de 1/4 m², des principales espèces de Diplopodes dans la litière et le sol de la station de Foljuif.

A l'échelle de 1/4 m², et pour l'ensemble des couches, la coexistence entre populations de Diplopodes est quasi-permanente. On ne rencontre jamais une espèce seule et les populations considérées peuvent cohabiter toutes les cinq. La combinaison la plus fréquente, représentée par 50% des cas observés, est la coexistence de 4 espèces (fig. 11A).

Couche par couche, les situations sont très différentes. Dans la couche L, la densité est faible (fig. 3) et les cas de coexistence sont rares (fig. 11B). Dans la couche F (fig. 11C), la coexistence est permanente mais son importance varie selon la période de l'année. Le degré de coexistence est plus faible en hiver et il s'accroît au printemps et au début de l'été. Dans la couche HA₁₁, la coexistence est forte toute l'année. Dans la moitié des cas, 3 espèces coexistent et on peut même rencontrer simultanément l'ensemble des populations présentes dans la placette (fig. 11D). Dans la partie inférieure de l'horizon A₁, la majorité des cas de coexistence concerne 2 espèces (fig. 11E); il s'agit, le plus souvent, des deux populations de *Cylindroiulus*, qui font l'objet d'une analyse particulière.

2. Coexistence des deux populations de *Cylindroiulus*

L'abondance relative des deux espèces, suivie au cours du temps, montre que *C. punctatus* domine largement sur *C. nitidus* tout au long de l'année (fig. 12). A l'intérieur de chaque relevé de 1/4 m², deux cas peuvent se présenter: soit les deux espèces coexistent, soit *C. punctatus* est seul présent. En effet, il n'y a pas de relevé „vide”, ni de relevé contenant uniquement *C. nitidus*. A cette échelle d'observation, la tendance générale est donc à la coexistence, représentée par 88% des cas sur l'ensemble du cycle annuel et pour la totalité des couches (fig. 14).

La figure 13 permet de considérer le problème à l'échelle de chaque horizon. Dans la couche L, les cas de coexistence sont rares (10% seulement). Dans 90% des cas, seul *C. punctatus* est représenté. Cette situation est valable pour toutes les saisons sauf l'hiver, période durant

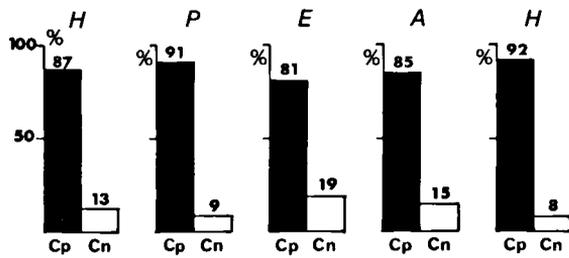


Fig. 12. Abondance relative saisonnière, à l'échelle de $1/4 \text{ m}^2$, et pour l'ensemble des couches de litière et de sol, de deux Diploptides Julides à Foljuif. Cp (en noir) = *Cylandroiulus punctatus*; Cn (en blanc) = *Cylandroiulus nitidus*. H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.

laquelle les deux espèces sont absentes. Dans la couche F, la coexistence persiste pendant une bonne partie du cycle annuel mais elle s'annule en hiver avec la disparition de *C. nitidus*. Dans la couche HA₁₁, la coexistence est quasi-permanente. Elle demeure forte au cours des trois saisons d'activité et apparaît plus faible en hiver. Dans le reste de l'horizon A₁, la coexistence est, dans l'ensemble, moindre. Elle est faible au printemps et absente en automne, alors que les individus sont actifs dans les couches F et H. En revanche, elle est relativement importante en été et surtout en hiver, quand les

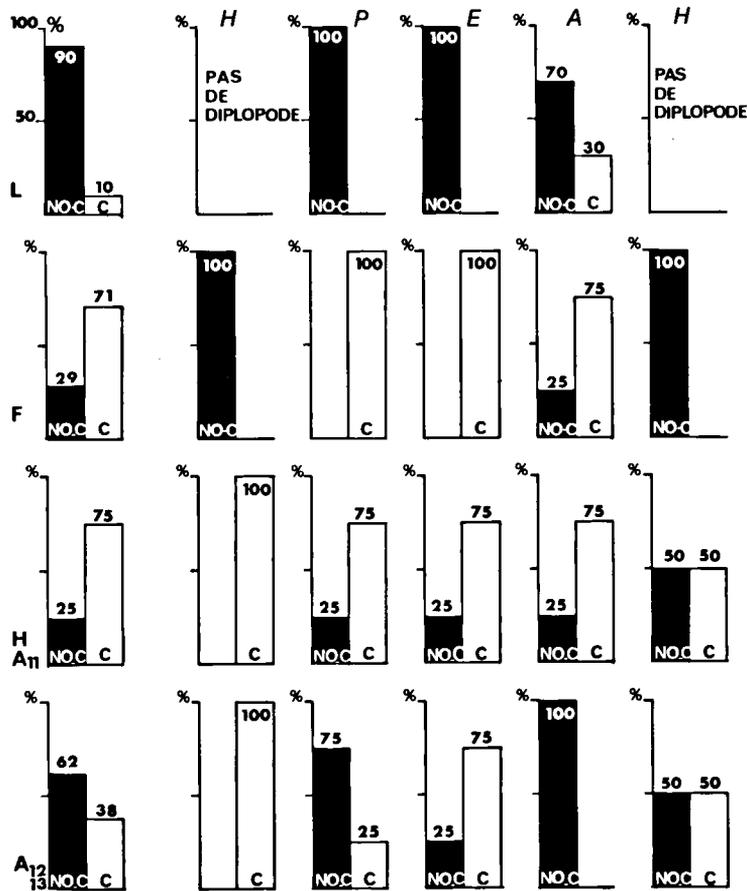


Fig. 13. Coexistence, à l'échelle de $1/4 \text{ m}^2$, de *Cylandroiulus punctatus* et de *Cylandroiulus nitidus* dans les différentes couches de litière et de sol. La colonne de gauche indique les valeurs moyennes établies sur le cycle annuel. Les 5 colonnes suivantes donnent les résultats par saison. En noir (NO-C) = % des cas de non-coexistence; en blanc (C) = % des cas de coexistence. H = hiver; P = printemps; E = été; A = automne.

TABLEAU I

Densités de Diplopodes observées dans quelques forêts de feuillus de l'Europe de l'ouest.

Auteur	Pays	Type de forêt	Densité (ind./m ²)	Population étudiée
Bornebush, 1930	Danemark	Chêne	110	Total des Diplopodes
Blower, 1970	Angleterre	Sycomore et Frêne	86	Total des Diplopodes "old funnels"
Blower, 1970	Angleterre	Sycomore et Frêne	125	Total des Diplopodes "new funnels"
Blower & Miller, 1977	Angleterre	Sycomore et Orme	234	Total des Diplopodes
Blower, 1979	Angleterre	Sycomore et Orme	249	Total des Diplopodes
Blower, 1979	Angleterre	Chêne et Sycomore	763	Total des Diplopodes
Blower & Miller, 1977	Angleterre	Sycomore et Orme	107	<i>Cylindroiulus nitidus</i>
David, 1982-1983	France	Chêne	59/63	<i>Cylindroiulus nitidus</i>
Van der Drift, 1951	Hollande	Hêtre	≈ 80	<i>Cylindroiulus punctatus</i>
Présent travail	France	Chêne et Charme	169	Total des Diplopodes
			133	<i>Cylindroiulus punctatus</i>
			19	<i>Cylindroiulus nitidus</i>

individus s'enfoncent dans le sol ou recherchent des sites-refuges.

CONCLUSION ET DISCUSSION

Les résultats obtenus à l'issue de l'échantillonnage particulier réalisé en 1982 apportent des éléments nouveaux sur l'organisation des peuplements de Diplopodes de la forêt de Foljuif, tant en ce qui concerne leur abondance que leur répartition dans l'espace. Ces données doivent toutefois être comparées à celles fournies par la littérature à partir d'études effectuées dans des forêts de feuillus de l'Europe de l'ouest, mais aussi aux résultats issus des précédentes recherches menées dans la même station de Foljuif.

Pour ce qui est de l'abondance, exprimée ici par la densité, la comparaison avec les données de la bibliographie montre que nos résultats se situent dans la partie supérieure d'une gamme assez large de densités de Diplopodes observées dans des forêts de feuillus de divers pays de l'ouest et du nord de l'Europe (cf. Geoffroy, 1981a). Les résultats les plus facilement comparables à ceux qui ont été obtenus à Foljuif sont rassemblés dans le tableau I. Précisons que les densités les plus élevées ont été établies en

regroupant, sur plusieurs cycles annuels, les périodes de forte activité des Diplopodes (Blower & Miller, 1977; Blower, 1979).

Les données antérieures obtenues dans la forêt de Foljuif concernent le cycle 1975-76 (Geoffroy, 1981a). L'abondance estimée dans les couches de litière et de sol y est nettement plus faible. Egale en moyenne à 29 individus/m² en 1976, la densité, liée à l'activité, atteint 169 individus/m² en 1982. Par ailleurs, les structures d'abondance du peuplement de Diplopodes présentent aussi de grandes différences entre les deux années. On remarque en particulier la plus grande importance donnée à *Cylindroiulus nitidus* et à *Glomeris marginata* en 1976, accompagnée d'une importance plus faible de *C. punctatus*.

Pour interpréter ces différences, on peut invoquer plusieurs facteurs:

— La parcelle de forêt échantillonnée en 1976 est mixte, avec *Quercus sessiliflora*, *Carpinus betulus* et *Pinus sylvestris*. L'humus y est en partie de type dysmoder. La parcelle échantillonnée en 1982 comporte uniquement des feuillus, *Quercus sessiliflora* et *Carpinus betulus*. L'humus y est de type moder.

— L'année 1976 a été marquée en France par

une importante sécheresse alors que l'année 1982 est nettement plus humide et a bénéficié d'un hiver particulièrement doux.

— La taille des relevés unitaires est de $1/16 \text{ m}^2$ en 1976 et de $1/4 \text{ m}^2$ en 1982, ce qui peut influencer sur l'estimation de la densité. Cet aspect méthodologique devra être précisé grâce à l'analyse, actuellement en cours, de relevés de $1/16 \text{ m}^2$ réalisés en 1982.

— Enfin, la répartition des matériaux dans plusieurs extracteurs est plus importante en 1982 qu'en 1976 et la technique d'extraction s'en est trouvée améliorée.

Les différences observées dans l'organisation générale du peuplement ont des répercussions sur les modalités de la coexistence des deux espèces de *Cylindroiulus* et la séparation partielle de leur niche.

La répartition de *C. punctatus* dans les divers compartiments édaphiques au cours du cycle annuel est identique à celle observée précédemment (Banerjee, 1967b; Geoffroy, 1981b). Pour *C. nitidus*, l'hypothèse d'un hivernage dans les horizons très profonds du sol doit être à exclure à Foljuif. La situation peut varier pour cette espèce en fonction du climat puisqu'une part de la population est récoltée dans l'horizon A_1 au cours de l'hiver très doux 1982/83, mais non au cours des hivers froids. Dans la forêt d'Orléans, c'est dans les niveaux A_1 et A_2 que David (1983) rencontre l'essentiel de la population de *C. nitidus* en hiver. Précisons que, dans cette chênaie, *C. nitidus* constitue la principale espèce du peuplement de Diplopodes vivant dans un humus de type mull-modér oligotrophe.

Les principales différences dans les modalités de la coexistence (ou de l'exclusion) sont dues à l'échelle à laquelle celle-ci est analysée. En 1976, à partir de relevés de $1/16 \text{ m}^2$, la tendance générale est à la non-coexistence des deux populations de *Cylindroiulus*. Cette tendance est représentée par 60% des cas et la coexistence n'est forte que dans 10% des cas (Geoffroy, 1981b). En 1982, à l'échelle de $1/4 \text{ m}^2$, la coexistence est au contraire quasi-permanente (88% des cas). Toutefois, l'une des deux espèces, *C. punctatus*, demeure largement dominante et, selon les critères proposés en 1981(b), le

degré de coexistence reste moyen (fig. 14). La population faiblement représentée, *C. nitidus*, maintient cependant sa présence dans l'écosystème, sans être totalement exclue. Une tendance à l'exclusion mutuelle est plus affirmée chez les couples de Diplopodes Julides étudiés par Blower & Gabbut (1964) et par Miller (1974). *Cylindroiulus punctatus* et *Cylindroiulus latestriatus* (Curtis) d'une part, *Ophiulus pilosus* (Newport) et *Julus scandinavicus* Latzel d'autre part, s'excluent mutuellement à l'intérieur de relevés de $1/10 \text{ m}^2$.

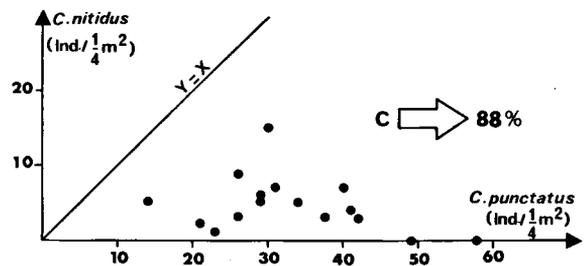


Fig. 14. Répartition des relevés contenant plusieurs individus de *Cylindroiulus punctatus* et/ou de *Cylindroiulus nitidus* en fonction des combinaisons des effectifs des 2 espèces et de leur degré de coexistence ($n = 16$). C = coexistence.

Les analyses précédentes et les études en cours tendent à montrer que les deux populations de *Cylindroiulus* de Foljuif s'excluent au sein de petits volumes de sol ($1/16 \text{ m}^2$) et présentent une ségrégation spatio-temporelle partielle des cycles. Il est maintenant montré que leur coexistence est maintenue à une échelle immédiatement supérieure ($1/4 \text{ m}^2$) à laquelle n'intervient plus le principe d'exclusion. En revanche, l'analyse effectuée à l'échelle de $1/4 \text{ m}^2$ confirme la séparation verticale partielle des populations grâce à l'étude saisonnière des différentes couches de litière et de sol. L'approche qualitative des régimes alimentaires va dans le sens d'une ségrégation partielle entre les populations tirant leur nourriture des couches de litière et/ou des bois morts en décomposition. A l'intérieur des couches dégradées, une possibilité de compétition demeure, que devra préciser l'étude quantitative de la consommation.

BIBLIOGRAPHIE

- BANERJEE, B., 1967a. Diurnal and seasonal variations in the activity of the millipedes *Cylindroiulus punctatus* (Leach), *Tachypodoiulus niger* (Leach) and *Polydesmus angustus* Latzel. *Oikos*, **18**: 141-144.
- , 1967b. Seasonal changes in the distribution of the millipede *Cylindroiulus punctatus* (Leach) in decaying logs and soil. *J. anim. Ecol.*, **36**: 171-177.
- BLANDIN, P., L. ABBADIE, S. COURAULT, I. GARAY & J.-J. GEOFFROY, 1980. Étude d'un écosystème forestier mixte. I. Climat, structure de la végétation et retombées de litière. *Revue Ecol. Biol. Sol*, **17**: 181-198.
- BLOWER, J. G., 1956. Some relations between millipedes and the soil. 6me Congr. int. Sci. Sol. Paris: 169-176.
- , 1970. The millipedes of a Cheshire wood. *J. Zool., Lond.*, **160**: 455-496.
- , 1979. The millipede fauna of two limestone woods. In: M. CAMATINI ed., *Myriapod biology*: 203-214 (Academic Press, London, etc.).
- BLOWER, J. G. & P. D. GABBUT, 1964. Studies on the millipedes of a Devon oak wood. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **143**: 143-176.
- BLOWER, J. G. & P. F. MILLER, 1977. The life history of the Iulid millipede *Cylindroiulus nitidus* in a Derbyshire wood. *J. Zool., Lond.*, **183**: 339-351.
- BORNEBUSH, C. H., 1930. The fauna of the forest soil. *Forstlige forsogsvaesen Danmark*, **11**: 1-225.
- DAVID, J. F., 1982. Variabilité dans l'espace et dans le temps des cycles de vie de deux populations de *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff) (Iulida). *Revue Ecol. Biol. Sol*, **19**: 411-425.
- , 1983. Contribution à l'étude des populations de Diplopodes en forêt d'Orléans, et de leur rôle dans la dégradation de la litière: 1-149 (Thèse de 3^e cycle, Écologie, Université d'Orléans-Tours).
- DRIFT, J. VAN DER, 1951. Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Ent.*, **94**: 1-168.
- GARAY, I., 1980. Étude d'un écosystème forestier mixte. II. Les sols. *Revue Ecol. Biol. Sol*, **17**: 525-541.
- GEOFFROY, J.-J., 1981a. Étude d'un écosystème forestier mixte. V. Traits généraux du peuplement de Diplopodes édaphiques. *Revue Ecol. Biol. Sol*, **18**: 357-372.
- , 1981b. Modalités de la coexistence de deux Diplopodes, *Cylindroiulus punctatus* (Leach) et *Cylindroiulus nitidus* (Verhoeff) dans un écosystème forestier du Bassin Parisien. *Acta oecol., Oecol. gener.*, **2**: 357-372.
- GEOFFROY, J.-J., T. CHRISTOPHE, S. MOLFETAS & P. BLANDIN, 1981. Étude d'un écosystème forestier mixte. III. Traits généraux du peuplement de Macroarthropodes édaphiques. *Revue Ecol. Biol. Sol*, **18**: 39-58.
- MILLER, P. F., 1974. Competition between *Ophiulus pilosus* (Newport) and *Iulus scandinavicus* Latzel. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **32**: 553-574.
- MOLFETAS, S., 1981. Les Isopodes d'une forêt du Bassin Parisien: dynamique des populations et fonctions dans l'écosystème: 1-118 (Thèse de 3^e cycle, Écologie, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI).