

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXVII

ANNÉE 1977

FASCICULE 1-C

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. II. - Groupes écologiques du bord des lagunes languedociennes | 1 |
| L. G. GENEST, J. GIBERT, J. MATHIEU et J. L. REYGROBELLET. Données écologiques et biométriques sur <i>Trichaphaenops cerdonicus</i> Abeille, du Jura français (Coléoptère Trechinae troglobie) | 51 |
| Giuseppe L. PESCE et Domenico MAGGI. Un nouveau Cyclopede des eaux souterraines phréatiques de Grèce : <i>Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti</i> n.sp. (Crustacea, Copepoda) | 77 |
| Francis BERNARD. Fourmis et milieu dans le massif des Maures | 83 |
| Xavier ESPADALER GELABERT. Descripción de los sexados de <i>Tapinoma pygmaeum</i> (Dufour, 1857) (Hymenoptera, Formicidae) | 119 |
| Roger FONS, Renée SABLE et René SICART. Quelques aspects des métabolismes glucidique et lipidique chez deux Insectivores Crocidurinae : <i>Suncus etruscus</i> (Savi, 1822) et <i>Crocidura russula</i> (Hermann, 1780) (Mammalia, Soricidae) | 129 |
| <i>Documents faunistiques et écologiques.</i> | |
| Renaud SAINT GIRONS et Roger FONS. Un cas de mélanisme chez <i>Vipera aspis</i> dans les Pyrénées | 145 |
| <i>Analyses d'ouvrages</i> | 147 |

 MASSON


Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS — BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel comprenant six fascicules, contient environ 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries : Série A : Biologie marine — Série B : Océanographie — Série C : Biologie terrestre.

Pour chaque toison, deux fascicules sont en principe réservés à chacune des trois séries. La succession des trois séries au cours de l'année peut être sujette à variations d'un tome au suivant. La Rédaction se réserve de modifier la répartition en trois sections suivant l'abondance relative des manuscrits acceptés pour chaque série.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur J. SOYER, Directeur de la Publication, ou M^{me} N. COINEAU, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, France), E. VIVIER (Lille, France).

Série B : Océanographie

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), J. BROUARDEL (Monaco), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOFF (Paris, France), L. LAUBIER (CNEXO, Paris, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France).

Série C : Biologie terrestre

A. ANGELIER (Toulouse, France), G. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France).

ABONNEMENTS 1978

| | France | Etranger |
|---|---|----------|
| Un an | 215 FF | 235 FF |
| Etablir le titre de paiement au nom de SPPIF, Z. I. Vineuil, B.P. 22, 41350 Vineuil (France) | | |
| Pour les pays suivants, s'adresser à : | | |
| BELGIQUE | L.C.L.S., rue Otlet 44, B-1070 Bruxelles | |
| CANADA | Somabec, 2475 Sylva Clapin, B. P. 295, St-Hyacinthe, Quebec | |
| ESPAGNE | D.I.P.S.A., Francisco Aranda, 43, Barcelona 5 | |
| ITALIE | Etni S.p.a. Via San Simpliciano, 2, 20121 Milano | |
| REP. FED. d'ALLEMAGNE | Kunst und Wissen, Wilhelmstrasse 4, Postfach 46, D-7000 Stuttgart 1 | |
| SUISSE | Crispa s.a., 16, avenue de Beaumont, CH-1700 Fribourg | |
| USA | Masson Publishing USA, Inc., 14 East 60th Street, New York, NY 10022 | |
| BRESIL | Editora Masson do Brasil, Ltda, rua da Quitanda, 20 - Sala 301, 20000 Rio de Janeiro, R. J. | |
| MEXIQUE | Masson Editores, S. de R. L. de C. V., Dakota 383, Colonia Napoles, Mexico 18, D. F. | |

Numéros de l'année et volumes antérieurs :

MASSON Services, 64, bd St-Germain, 75005 PARIS (Tél. : 325-74-73 et 326-68-45)

MASSON, Editeur

Paris, New York, Barcelone, Milan

à Paris, 120, bd St-Germain, 75280 Paris Cedex 06 (Téléphone 329-21-60)

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXVII

ANNÉE 1977

FASCICULE 1-C

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. II. - Groupes écologiques du bord des lagunes languedociennes | 1 |
| L. C. GENEST, J. GIBERT, J. MATHIEU et J. L. REYGRABELLET. Données écologiques et biométriques sur <i>Trichaphaenops cerdonicus</i> Abeille, du Jura français (Coléoptère Trechinae troglobie) | 51 |
| Giuseppe L. PESCE et Domenico MAGGI. Un nouveau Cyclope des eaux souterraines phréatiques de Grèce : <i>Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti</i> n. sp. (Crustacea, Copepoda) | 77 |
| Francis BERNARD. Fourmis et milieu dans le massif des Maures | 83 |
| Xavier ESPADALER GELABERT. Descripción de los sexados de <i>Tapinoma pygmaeum</i> (Dufour, 1857) (Hymenoptera, Formicidae) | 119 |
| Roger FONS, Renée SABLE et René SICART. Quelques aspects des métabolismes glucidique et lipidique chez deux Insectivores Crocidurinae : <i>Suncus etruscus</i> (Savi, 1822) et <i>Crocidura russula</i> (Hermann, 1780) (Mammalia, Soricidae) | 129 |
| <i>Documents faunistiques et écologiques.</i> | |
| Renaud SAINT GIRONS et Roger FONS. Un cas de mélanisme chez <i>Vipera aspis</i> dans les Pyrénées | 145 |
| <i>Analyses d'ouvrages</i> | 147 |

 MASSON


Publication bimestrielle

**ÉTUDE PHYTO-ÉCOLOGIQUE
DES MILIEUX LITTORAUX SALÉS
EN LANGUEDOC ET EN CAMARGUE**

**II. — GROUPES ÉCOLOGIQUES
DU BORD DES LAGUNES LANGUEDOCIENNES**

par Jean-Jacques CORRE

*Laboratoire de systématique et géobotanique méditerranéennes
Institut de botanique, 163, rue A. Broussonet
34000 Montpellier, France*

ABSTRACT

After the characterization in a previous article of biotopes along the shores of Languedoc and Camargue, we try to explain how the plants behave towards the main edaphic factors, using the concept of ecological groups.

INTRODUCTION

Dans un premier article nous avons défini les caractéristiques des milieux littoraux languedociens et camarguais qui pouvaient présenter un rôle important dans la répartition de la végétation.

Nous allons voir ici la manière dont ce milieu influence la végétation languedocienne en appliquant le concept des groupes écologiques.

Les méthodes qui permettent de décrire des unités de végétation ont été largement développées en France à la suite de BRAUN-BLANQUET, par l'école « sigmatiste ». Elles aboutissent à la mise en évidence d'unités de végétation ou « associations », c'est-à-dire « d'ensembles végétaux de composition floristique et de physionomie déterminée répondant à des conditions stationnelles bien définies » (BRAUN-BLANQUET et coll., 1952) (1).

L'association végétale contient de manière implicite toute l'information relative au milieu. C'est ce qu'exprime GUINOCHET (1967) lorsqu'il écrit : « que tous les individus d'association d'une même association correspondent, aux fluctuations inévitables près, à un même milieu et que, réciproquement, des individus d'associations appartenant à des associations différentes révèlent également des milieux différents ». Ainsi conçue, l'interprétation écologique de l'association est globale. Utilisant « l'analyse multidimensionnelle », LACOSTE (1972) a montré comment on pouvait objectivement l'expliquer en mettant en évidence « des variables prépondérantes dans le déterminisme des groupements végétaux ».

Ces méthodes ne permettent pas d'exploiter pleinement l'information fournie par chacune des espèces. Elles ne permettront pas, par exemple, dans une association d'un marécage salé, de distinguer les espèces plus particulièrement liées aux conditions hydriques et celles plus particulièrement liées aux conditions de salinité. Pour mettre en évidence chacune des nuances du milieu, révélées par la végétation, nous avons recherché des méthodes plus analytiques. La recherche de « groupes écologiques », c'est-à-dire de groupes d'espèces ayant la même signification écologique, nous a paru répondre le mieux au but que nous poursuivions. La mise en évidence de ces groupes à l'intérieur des groupements permettra de révéler le rôle de chaque facteur ou groupe de facteurs dans la constitution floristique du groupement.

1. — MÉTHODE D'ÉCHANTILLONNAGE

En parcourant les milieux salés, tout se présente comme si la végétation était répartie sous forme d'une mosaïque de groupements de faible étendue. Le terrain étant plat, il est difficile d'obtenir des vues d'ensemble et l'on reste sous l'emprise d'une apparente confusion.

(1) On trouvera dans les travaux de BRAUN-BLANQUET d'autres expressions de la définition de l'association.

La photographie aérienne est alors d'un grand secours, car elle permet, d'un coup d'œil, de révéler des types de structure ou de mettre en évidence certains éléments d'organisation (alignements, auréoles soulignant des accidents de relief : buttes ou dépressions, etc.). A partir de ces photos, contrôlées sur le terrain, nous avons effectué une cartographie physionomique au 1/5 000. Celle-ci présente plusieurs avantages :

— elle impose une exploration systématique du territoire que l'on se propose d'étudier;

— elle prépare la stratification de l'échantillonnage et permet d'échafauder les premières hypothèses de travail.

A partir de cette carte, nous avons choisi un certain nombre de toposéquences de groupements qui ont été étudiées en détail par la méthode des « relevés » (Service de la C.G.V., 1957). Ceux-ci ont été réalisés en cinq campagnes successives le long du littoral languedocien : 1957, 1958, 1961, 1962 et 1965, ce qui permet d'améliorer progressivement l'échantillonnage.

Durant chaque cycle phénologique, la période d'observation s'est étalée de la fin de l'hiver à la fin de l'automne. Nous avons toutefois accru le nombre d'observations pendant l'été. Cette période de l'année est critique pour la végétation, car, l'évaporation aidant, les conditions de salinité y sont les plus sévères.

La méthode des « relevés » n'est pas toujours la plus appropriée pour décrire la végétation littorale. Pour l'étude des zonations de faible étendue, pour la mise en évidence des stades de transition entre groupements ou pour des études permanentes, nous lui avons préféré la méthode des transects (LONG, 1957; GODRON, 1966; CORRE, 1970).

2. — LES GROUPES ÉCOLOGIQUES

La définition d'un groupe peut être prise dans deux sens différents :

a) « Ensembles d'êtres, de choses ayant des caractères communs ».

b) « Ensemble de personnes et de choses réunies dans un même endroit ».
(Larousse).

Si nous adoptons le premier sens du terme, un groupe écologique sera constitué par un ensemble d'espèces ayant des caractères écologiques communs. Les espèces d'un même groupe signaleront l'état du ou des facteurs considérés sans que cela implique une identité des stations où elles croissent. Selon cette définition *Rhododendron ferrugineum* L. et *Quercus suber* L. appartiennent au même groupe écologique définissant l'absence de calcaire, bien

que, sous nos latitudes, la première ne se rencontre qu'en haute montagne et la seconde en région de plaines ou de collines, sous un climat chaud, de type méditerranéen, par exemple. Nous préférons toutefois réserver à un tel ensemble d'espèces le nom de « groupe indicateur » selon une terminologie préconisée par GORDON (2).

En donnant au « groupe » son deuxième sens, le groupe écologique prend un sens plus restreint correspondant à une réalité biologique plus précise. Définir un groupe écologique revient à chercher la signification écologique d'un ensemble d'espèces vivant dans un même territoire.

Nous emploierons dorénavant le terme dans cette conception. Le « groupe écologique statistique » de GOUNOT (1969) y répond.

2.1. BASES DE LA DÉFINITION DU GROUPE ÉCOLOGIQUE.

Le premier, LIEBIG (1841) (3) a montré que le développement des espèces est limité par l'élément dont la concentration est minimale. Cette loi, dite du « minimum » a été étendue et l'on considère qu'un facteur est limitant lorsque sa valeur atteint un seuil en

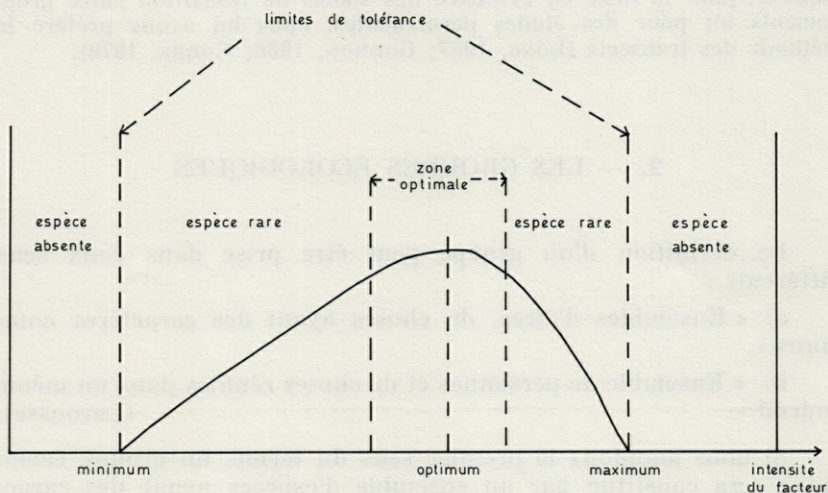


FIG. 1. — Limites de tolérance et de zone optimale en fonction de l'intensité d'un facteur écologique (d'après R. DAJOZ).

(2) Communication orale.

(3) Date de la traduction française de GERHARDT.

deçà ou au-delà duquel l'espèce voit son développement inhibé (4). Ceci peut se traduire sur un schéma (Fig. 1) que nous emprunterons à DAJOZ (1970).

Deux types de seuils peuvent être considérés :

- de zone optimale;
- de tolérance.

Nous les définirons d'après les observations de fréquence, de recouvrement ou de vigueur dans différents milieux, ce qui permet d'intégrer aisément les influences dues à la présence d'autres espèces.

Théoriquement ne pourraient appartenir à un même groupe écologique multifactoriel que des espèces réagissant de façon identique aux mêmes seuils pour l'ensemble des facteurs limitants. Il est évident qu'à moins d'un hasard que la diversité génétique rend peu probable, nous ne rencontrerons pas un tel assemblage.

Dans la réalité, il n'est pas utile d'être aussi rigoureux et il peut être intéressant d'exploiter les renseignements fournis par des groupes définis localement, donc ne traduisant qu'une partie des potentialités écologiques des espèces.

1^{er} exemple : soit deux espèces X et Y susceptibles de se développer entre certaines valeurs de la salinité.

Nous représentons sur la figure 2 l'intervalle de variations $S_1 - S_2$ de cette salinité pour une région donnée, ainsi que les limites entre lesquelles X et Y peuvent se rencontrer, c'est-à-dire la « dimension » de la niche écologique des espèces X et Y vis-à-vis de la salinité.

Dans l'exemple choisi, X et Y ne constituent pas un groupe écologique puisqu'elles n'ont pas la même amplitude écologique.

Considérons une région plus restreinte pour laquelle les valeurs de la salinité varient entre S_1 et S_3 (partie hachurée), X et Y ont les mêmes limites. L'une des bornes est liée à la définition du territoire échantillonné, l'autre propre aux exigences écologiques de X et Y. Ces deux espèces forment un groupe ayant une signification locale.

Nous ne devons pas nous leurrer. Bien souvent, notre interprétation est de la sorte biaisée. Il n'empêche que l'information apportée par le groupe X,Y est intéressante puisqu'elle signale un seuil, avec toutes les garanties supplémentaires que procure le groupe sur l'espèce isolée.

(4) En écologie de « terrain », les observations que l'on fait concernent le comportement synécologique des espèces et, de ce fait, intègrent implicitement les relations coenologiques.

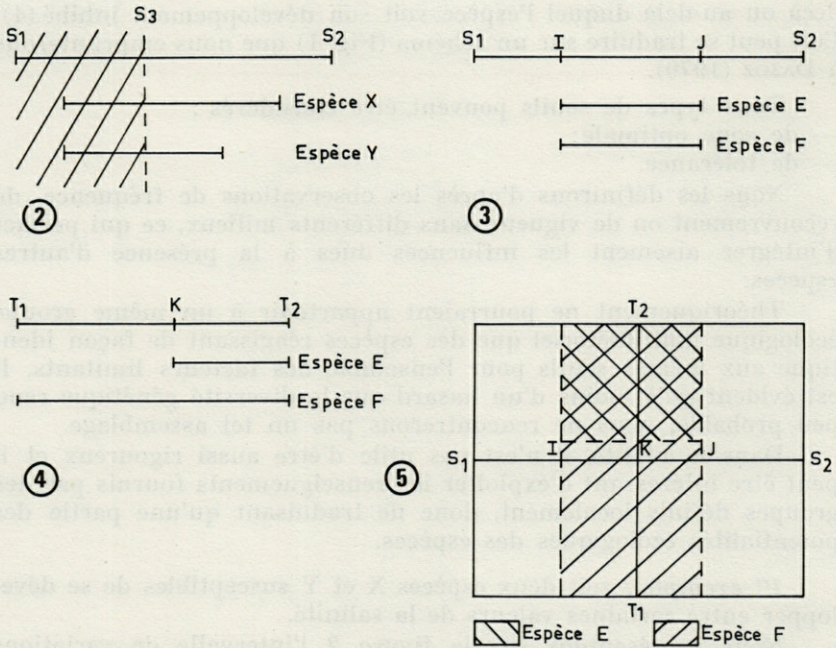


FIG. 2; 3; 4; 5.

2^e exemple : soit deux espèces E et F. Toutes deux réagissent de la même façon vis-à-vis de la salinité et peuvent être considérées comme appartenant au même groupe écologique (Fig. 3). Admettons que l'espèce E soit sensible à la température et disparaisse lorsque les températures minimales tombent au-dessous d'une certaine valeur K, ce que nous représentons sur la figure 4. La combinaison de ces deux facteurs conduit à une nouvelle délimitation du territoire occupé par E et F (Fig. 5).

Ces territoires étant différents on est amené à rejeter le groupe E,F. On peut néanmoins retenir un groupe ayant une définition locale. Il est borné par la valeur K de la température minimale. Pour toute région où la température restera supérieure à K, il nous permettra de repérer les valeurs I et J de la salinité.

En appliquant le raisonnement que nous venons de faire, il sera fructueux de suivre les modifications floristiques que présente un groupe d'une région à l'autre car on peut mettre ainsi en évidence le rôle de nouveaux seuils ou de nouveaux facteurs différenciant les régions étudiées.

En région littorale languedocienne, on rencontre, au bord des étangs saumâtres, un groupe écologique constitué par *Salicornia herbacea*, *Suaeda maritima* et *Salicornia fruticosa*. Il indique des stations humides, submergées périodiquement et présentant certaines conditions de salinité.

Dans les terres cultivées du Bas-Languedoc, GUILLERM (1969) définit un groupe où *Salicornia herbacea* associé à *Lepturus incurvatus* caractérise la salure sur les formations détritiques récentes sableuses.

Le long du littoral breton, on rencontre *Salicornia herbacea*, *Suaeda maritima* et *Salicornia fruticosa*. Ces trois espèces ont des stations communes sur le schorre (5) et pourraient constituer un groupe écologique traduisant des conditions édaphiques sensiblement équivalentes à celles de la région méditerranéenne. Cependant *Salicornia fruticosa* est très rare et se localise dans des stations abritées (CORILLION et DIZERBO, 1952). Un facteur climatique intervient probablement excluant *S. fruticosa* du groupe que nous avons pu mettre en évidence dans le Languedoc.

Si nous réunissons dans un même échantillon les régions nord-atlantiques et, en Bas-Languedoc, les terres cultivées et les zones incultes du littoral, nous sommes amené à pulvériser le groupe écologique à *Salicornia herbacea*, *S. fruticosa* et *Suaeda maritima* en une série de groupes écologiques « unispécifiques ». Cet exemple pourrait être répété pour la plupart des groupes que nous serons amené à définir. Nous ne devons pas nous étonner de ce résultat car, par suite d'une plus grande diversité des stations explorées, « l'image des relations végétation-milieu devient assez fine pour que toutes les espèces puissent être distinguées par leurs caractères écologiques propres » (GODRON, 1971). Nous tombons dans le cas prévu par GOUNOT (1969) où toute la végétation se résolvant en une suite de groupes écologiques unispécifiques nous serions en présence d'un continuum. Comme le souligne GUINOCHET (1973), il n'y aurait plus de classification possible. Par contre, en conservant un cadre régional à l'interprétation des groupes, non seulement nous pourrions mettre en évidence, dans l'exemple cité, sa signification édaphique intrarégionale, mais, d'une région à l'autre, les différences de comportement de ses espèces constitutives souligneront le rôle de facteurs d'une autre sorte (climatiques, humains).

Les espèces en voie d'extension posent un problème d'interprétation, si on veut les incorporer dans des groupes écologiques. Leur

(5) Le schorre correspond aux zones submergées périodiquement par les marées de vives eaux.

répartition est, en effet, ambiguë, car elle est liée aussi bien aux contraintes que leur impose le milieu, qu'à leur limite de dispersion. C'était, par exemple, le cas il y a quelques décennies pour *Aster squamatus* qui a colonisé la Camargue d'ouest en est (TALLON, 1930 à 1959).

2.2. MISE EN ÉVIDENCE DES GROUPES ÉCOLOGIQUES.

2.2.1. Apport de la théorie de l'information.

Les groupes écologiques sont établis en analysant le comportement des espèces dans les conditions de milieu propres à la région échantillonnée. Les variables écologiques que l'on a décidé d'étudier n'ont pas forcément le rôle discriminant qu'on leur prête a priori. Les espèces ne pourront pas toutes avoir un rôle indicateur soit parce qu'elles sont trop rares, soit parce qu'elles ne rencontrent aucun facteur limitant qui permette de différencier des milieux à l'échelle de la région étudiée. La recherche des variables discriminantes et des espèces apportant le plus d'indications sur le milieu sera basée sur un calcul d'information.

Les principes de la méthode ont été suffisamment développés par GODRON (1966 et 1971) pour que nous nous contentions de rappeler les définitions et les formules employées.

Nous utiliserons trois notions :

- l'entropie-espèce;
- l'entropie-facteur;
- l'information mutuelle espèce-facteur.

L'entropie est, à l'origine, un concept utilisé en thermodynamique pour évaluer « la capacité d'un corps ou d'un système à évoluer vers un état d'équilibre ». C'est une mesure de son degré de désordre. Dans la théorie de l'information, la notion d'entropie a été étendue pour exprimer le degré d'incertitude d'un événement.

Soit :

$I_{(A)}$ = l'incertitude a priori de l'événement A;

$P_{(A)}$ = la probabilité de l'événement A.

$$I_{(A)} = \log \frac{1}{P_{(A)}} \quad (6)$$

L'incertitude relative à A est d'autant plus grande que la probabilité de l'événement A est faible.

(6) Habituellement on remplace les logarithmes décimaux par les logarithmes de base 2.

L'expression logarithmique permet d'écrire que pour tout couple A et B d'événements indépendants (au sens statistique du terme), c'est-à-dire tels que $P_{(A \text{ et } B)} = P_{(A)} \times P_{(B)}$:

$$I_{(A \text{ et } B)} = I_{(A)} + I_{(B)}.$$

2.2.1.1. Entropie-espèce.

Dans un ensemble de relevés, une espèce A peut être présente ou absente un certain nombre de fois. L'incertitude, ou si l'on préfère l'entropie relative à cette espèce, sera égale à la somme des entropies correspondant à son absence et à sa présence.

$$H(A) = P(\underline{A}) \log_2 \frac{1}{P(\underline{A})} + P(\bar{A}) \log_2 \frac{1}{P(\bar{A})}$$

$P(\underline{A})$ = probabilité de la présence de l'espèce A, exprimée par la fréquence relative de l'espèce.

$P(\bar{A})$ = probabilité de l'absence de l'espèce A, exprimée par la fréquence relative des relevés ne contenant pas l'espèce A.

$H(A)$ = varie de 0 à 1. La valeur 0 correspond à une espèce toujours présente ou toujours absente. La valeur 1 correspond aux espèces dont la fréquence relative est de 50 %. A priori ce sont elles dont la répartition est la plus incertaine et qui risquent de nous apporter le plus d'information sur le ou les facteurs envisagés.

2.2.1.2. Entropie-facteur.

L'incertitude H concernant l'observation d'une certaine valeur K d'une variable L est égale à :

$$H_L = \log_2 \frac{1}{P_K}$$

Pour l'ensemble des observations relatives à cette valeur :

$$H_L = P_K \log_2 \frac{1}{P_K}$$

Pour l'ensemble des valeurs K réparties en n classes :

$$H_L = \sum_{K=1}^{K=n} P_K \log_2 \frac{1}{P_K}$$

K = valeur des classes successives de la variable écologique L.

n = nombre de classes.

P_K = probabilité pour qu'un relevé existe dans une classe K de la variable L. P_K est exprimée par la fréquence relative des relevés dans chaque classe de la variable L.

H_L dépend :

- de la répartition des relevés dans chaque classe de la variable;
- du nombre de classes.

En fonction de la répartition des relevés dans une classe de la variable, H_L varie de 0 à $\log_2 n$. La valeur maximale est atteinte lorsque le nombre de relevés est le même pour chaque classe, ce qui correspond à un échantillonnage idéal. Il est difficile de se mettre dans de telles conditions surtout lorsque les classes de la variable proviennent d'un résultat d'analyse effectué après l'échantillonnage. Tout au plus peut-on éviter d'avoir des classes trop pauvres en observations, en multipliant le nombre de relevés.

Toutes autres conditions étant égales par ailleurs, plus le nombre de classes est grand, plus la valeur de H_L sera élevée.

Pour 100 relevés se répartissant en 10 classes de 10 relevés,

$$H_L \text{ maximum} = \log_2 10 = 3,3222.$$

Pour les mêmes relevés répartis en 5 classes de 20 relevés, l'entropie facteur serait inférieure d'une unité :

$$H_L \text{ maximum} = \log_2 5 = 2,3222.$$

Théoriquement, plus le nombre de classes est grand, plus précis seront les résultats. Dans la recherche d'une entropie maximale nous devons cependant éviter le piège de la multiplication a priori des classes. Prenons un exemple (Fig. 6) : la chlorosité du sol et sa salinité totale sont, dans la région que nous avons étudiée, deux variables suffisamment liées entre elles pour qu'il revienne au même de considérer la répartition de la végétation en fonction de l'une ou de l'autre. La chlorosité de l'horizon de surface a été répartie en 60 classes. Son entropie est de 4,21511. La salinité du même horizon a été répartie en 12 classes. Son entropie est de 2,62047. On pouvait donc espérer obtenir une meilleure précision avec la chlorosité. Il n'en a rien été, car les profils de répartition des espèces sont irréguliers et de ce fait difficilement interprétables. Au contraire, pour la salinité les profils des espèces sont plus réguliers et leur interprétation plus facile.

Dans le premier cas, la taille des classes surestime la sensibilité des espèces. Leur répartition, entre deux classes voisines, est beaucoup plus liée au hasard qu'à une différence de comportement écologique. Par contre, dans le cas de la salinité, notre découpage correspond mieux aux seuils de sensibilité écologique et les variations de fréquence d'une classe à l'autre correspondent mieux aux réactions de l'espèce vis-à-vis d'un changement de milieu.

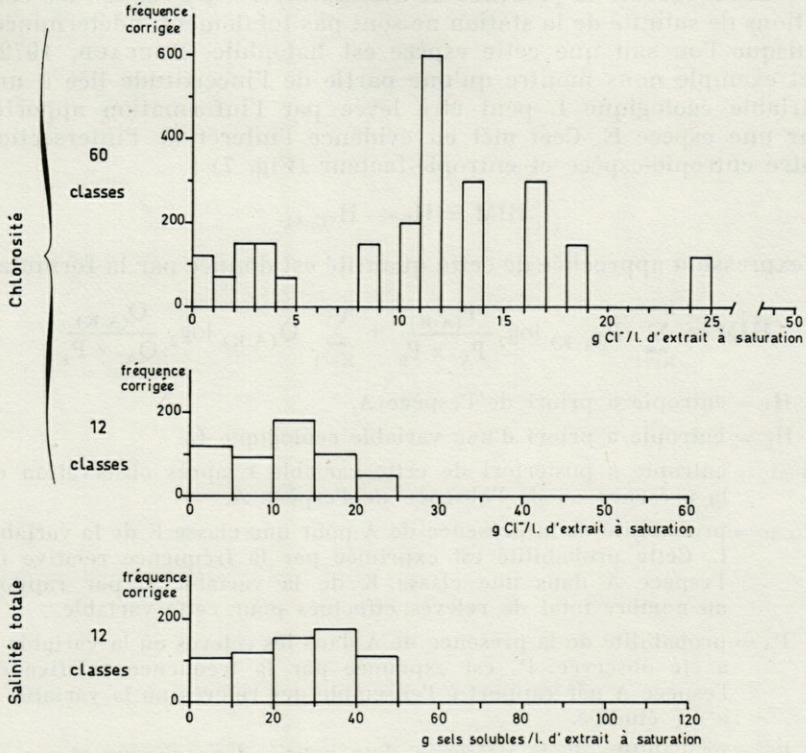


FIG. 6. — Diagrammes de fréquences corrigées de *Juncus gerardi*, en fonction de la chlorosité de l'horizon de surface du sol et de la salinité totale du même horizon, pour des intervalles de classe de tailles différentes.

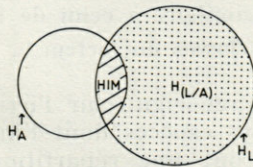


FIG. 7. — Information mutuelle espèce - facteur (légende des signes dans le texte).

2.2.1.3. Information mutuelle espèce-facteur.

Si on observe la présence de *Suaeda macrocarpa* Moq., les conditions de salinité de la station ne sont pas totalement indéterminées puisque l'on sait que cette espèce est halophile (BOUCAUD, 1972). Cet exemple nous montre qu'une partie de l'incertitude liée à une variable écologique L peut être levée par l'information apportée par une espèce E. Ceci met en évidence l'intérêt de l'intersection entre entropie-espèce et entropie-facteur (Fig. 7) :

$$\text{HIM} = H_L - H_{(L/A)}$$

L'expression approchée de cette quantité est donnée par la formule :

$$\text{HIM} = \sum_{K=1}^{K=n} P_{(A,K)} \log_2 \frac{P_{(A,K)}}{P_A \times P_K} + \sum_{K=1}^{K=n} Q_{(A,K)} \log_2 \frac{Q_{(A,K)}}{Q_A \times P_K}$$

H_A = entropie a priori de l'espèce A.

H_L = entropie a priori d'une variable écologique L.

$H_{(L/A)}$ = entropie a posteriori de cette variable L après observation de la présence ou de l'absence de l'espèce A.

$P_{(A,K)}$ = probabilité de la présence de A pour une classe K de la variable L. Cette probabilité est exprimée par la fréquence relative de l'espèce A dans une classe K de la variable L par rapport au nombre total de relevés effectués pour cette variable.

P_A = probabilité de la présence de A dans les relevés où la variable L a été observée. P_A est exprimée par la fréquence relative de l'espèce A par rapport à l'ensemble des relevés où la variable L a été étudiée.

P_K = probabilité de la présence d'un relevé dans chaque classe de la variable L. Cette probabilité est exprimée par la fréquence relative des relevés dans chaque classe K de la variable L.

$Q_{(A,K)}$ = pour chaque classe K de la variable L, probabilité des relevés où A est absente. Le mode d'expression est similaire à celui de P_{AK} .

Q_A = probabilité d'avoir des relevés où A est absente. Le mode d'expression est similaire à celui de P_A .

n = nombre total de classes du facteur L.

Cette formule nous renseigne sur l'irrégularité du profil écologique d'une espèce. Les espèces dont l'information mutuelle espèce-facteur est élevée ont une répartition localisée à certaines classes de la variable écologique. Elles en seront les caractéristiques. Lorsque la probabilité de présence de l'espèce est la même pour chaque classe :

$$H_L - H_{(L/A)} = 0.$$

Dans la pratique, nous avons classé les espèces par ordre décroissant de leur information mutuelle et retenu les 50 valeurs les plus élevées (7).

La moyenne des informations mutuelles (HIM) fournies par ces 50 espèces diffère d'une variable à l'autre. Une valeur élevée est l'indice de son rôle discriminant. Toutefois l'irrégularité des profils écologiques qui détermine la valeur de HIM peut provenir d'un échantillonnage défectueux (répartition irrégulière des relevés dans les différentes classes du facteur). L'entropie-facteur permet, en partie, de prévoir ce risque, aussi a-t-on l'habitude de trier les variables en fonction, à la fois de l'information mutuelle espèce-facteur et de l'entropie-facteur. De la sorte on élimine du traitement ultérieur tous les facteurs qui apportent une information mutuelle insuffisante ou sont mal échantillonnés. L'allure générale des profils écologiques pour les facteurs restant doit, en dernier ressort, être prise en compte, leur irrégularité pouvant être sans rapport avec le comportement écologique de l'espèce (GOUNOT, 1969, p. 169). C'était le cas pour la chlorosité examinée ci-dessus. A la suite de ces tris, nous pouvons admettre que les variables restantes ont un rôle discriminant sur la végétation, aussi nous les considérerons comme des « facteurs écologiques ».

Le traitement numérique des données a été effectué sur l'ordinateur IBM 360/40 de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, à l'aide de programmes de calcul rédigés par P. DAVID au C.E.P.E. Louis Emberger.

2.2.2. *Choix des facteurs écologiques.*

Le choix qui a permis d'établir la liste des facteurs écologiques a été fait à partir d'un certain nombre de variables qui ont été déterminées, a priori, en tenant compte des connaissances que nous avons pu rassembler tant sur la biologie des halophytes que sur le fonctionnement et la structure des milieux étudiés. Comme nous l'avons indiqué dans la première partie de ce travail, nous nous sommes attaché essentiellement à l'analyse du milieu édaphique et plus particulièrement :

— parmi les caractéristiques chimiques :

- aux conditions de salinité du sol et de la nappe pendant les mois d'été;

(7) Cette liste est établie pour chaque variable écologique. Elle varie de l'une à l'autre, les espèces n'ayant pas les mêmes réactions selon la nature des variables écologiques considérées. Le nombre 50 correspond à des contingences du traitement par ordinateur, mais permet d'éliminer les espèces n'apportant que peu d'information sur la variable.

- parmi les caractéristiques d'humidité :
 - à la durée de submersion et d'engorgement du sol;
 - à la profondeur de la nappe, en été;
 - aux conditions de drainage externe et interne;
- parmi les caractéristiques physiques du sol :
 - à la topographie;
 - au pourcentage d'eau à saturation.

L'exécution des relevés dans un grand nombre de stations n'a pas permis de noter de façon très précise toutes les variables que nous souhaitions prendre en compte. Nous pensons plus particulièrement à celles qui influent par leur durée dans le temps, ou dont les fluctuations peuvent jouer un rôle important (submersion, salinité, par exemple). Dans ces conditions nous avons dû procéder à certaines approximations. Dans un souci de standardisation nous avons tenu le plus grand compte des options préconisées par le code du C.E.P.E. (GODRON *et coll.*, 1968), auquel nous avons emprunté les définitions relatives aux conditions hydriques et sédimentologiques, exception faite du % d'eau à saturation.

La validité des variables retenues est basée sur trois critères :

- nombre d'observations;
- valeur de l'entropie-facteur;
- rapport : moyenne des HIM pour les 50 espèces apportant le plus d'information/entropie-facteur.

2.2.2.1. Nombre d'observations.

Pour que le calcul des fréquences relatives soit assimilable à la probabilité statistique, il est nécessaire que le nombre total d'observations soit, pour chaque variable, supérieur à 100.

2.2.2.2. Valeur de l'entropie-facteur.

Lorsqu'elle est inférieure à 1 nous considérons l'échantillonnage comme défectueux. Le nombre de classes est insuffisant ou l'échantillonnage n'a pas permis d'obtenir pour la plupart des classes un nombre suffisant d'observations.

Exemple : pour la « nature de la roche », valeur qui interfère sur les caractères hydriques, nous avons distingué 4 classes : sables calcaires, limons calcaires, marnes, vases, comprenant respectivement 19, 222, 9 et 6 relevés. L'entropie-facteur est de 0,75347. Notre échantillonnage est beaucoup trop centré sur les limons calcaires.

Certes nous aurons une bonne information sur les affinités ou répulsions vis-à-vis de cette classe, mais les présences ou les absences dans les autres classes risquent d'avoir une signification beaucoup trop influencée par les aléas de l'échantillonnage pour qu'on puisse lui attacher une grande importance.

2.2.2.3. Rapport information mutuelle/entropie-facteur.

Lorsque le rapport de la moyenne des informations mutuelles (HIM) pour les 50 espèces apportant le plus d'information sur l'entropie-facteur est 0,02, nous avons considéré que l'information mutuelle espèce-facteur était suffisamment faible pour que la variable soit négligée.

Les valeurs de l'entropie-facteur et de HIM pour les variables retenues sont les suivantes :

| | HIM pour les 50 espèces ap- portant le plus d'information | Entropie- facteur |
|---|--|----------------------|
| a) <i>Caractéristiques chimiques du sol.</i> | | |
| salinité de l'horizon de surface | | |
| — en juillet-août | 0,10144 | 2,80971 |
| salinité de l'horizon sous-jacent | | |
| — en juillet-août | 0,10156 | 2,35534 |
| b) <i>Caractéristiques chimiques de la nappe.</i> | | |
| Salinité en juillet-août | 0,09704 | 3,28548 |
| c) <i>Caractéristiques hydriques.</i> | | |
| engorgement du sol | 0,06429 | 1,37848 |
| drainage externe | 0,03850 | 1,07423 |
| drainage interne | 0,06351 | 2,19941 |
| submersion | 0,07581 | 1,94183 |
| profondeur de la nappe en juillet-août | 0,07881 | 3,13355 |
| d) <i>Caractéristiques physiques du sol.</i> | | |
| % d'eau à saturation | | |
| — dans l'horizon de surface | 0,09134 | 3,00842 |
| — dans l'horizon sous-jacent | 0,05534 | 2,06443 |

2.2.3. Constitution des groupes écologiques.

Les espèces et les facteurs apportant le plus d'information ayant été mis en évidence, la recherche des groupes écologiques et des espèces indicatrices se fait en comparant les profils écologiques corrigés.

Ils sont établis par le calcul des fréquences corrigées.

$$\text{Fréquence corrigée} = C_{kj} = \frac{P_{kj}}{R_{kj}} \times \frac{R_{k0}}{P_{k0}} \times 100$$

P_{kj} = nombre de présences d'une espèce pour la classe j du facteur k ,

R_{kj} = nombre de relevés dans la classe j d'un facteur k ,

R_{k0} = nombre total de relevés pour lesquels le facteur k a été observé,

P_{k0} = nombre total de présences de l'espèce pour le facteur k .

Cette expression est donc le quotient de la fréquence relative dans chaque classe du facteur par la fréquence relative de l'espèce dans l'ensemble des relevés. Elle permet ainsi de comparer entre eux les profils écologiques des espèces, quelle que soit leur fréquence moyenne dans la région étudiée.

Les valeurs de la fréquence corrigée varient entre 0 et plus de 1 000, mais pour des raisons de programmation, la valeur 999 n'est pas dépassée sur les bordereaux d'ordinateur.

La comparaison des profils écologiques, pour chaque facteur, permet de faire apparaître des groupes d'espèces, caractéristiques des mêmes classes d'un facteur. On obtient de la sorte une série de groupes unifactoriels. Ils peuvent être utilisés tels quels si l'on se contente de chercher des renseignements sur les caractéristiques du milieu pour lesquelles ils ont été établis. Toutefois un tel groupe correspond à une entité rarement reconnaissable sur le terrain. Comme le souligne GOUNOT (1969), « la plupart des espèces, sinon toutes, sont indicatrices ou préférées pour toute une série de facteurs et ne se rencontrent que si plusieurs prennent simultanément des valeurs situées dans un intervalle convenable ». Cet intervalle écologique plurifactoriel est appelé, par l'auteur, le « domaine écologique » de l'espèce. De ce fait, des subdivisions vont généralement apparaître dans chacun des groupes unifactoriels. Elles correspondent aux différences de comportement des espèces vis-à-vis d'autres facteurs. Par exemple, un groupe défini par rapport aux conditions de submersion devra être subdivisé pour tenir compte des réactions de ses espèces constituantes vis-à-vis du facteur sel.

Pour définir la liste des espèces ayant le même domaine écologique, dans la région échantillonnée, on est amené à comparer des profils écologiques établis pour un grand nombre d'espèces avec un grand nombre de facteurs, ce qui pose certaines difficultés. Nous les avons résolues en procédant par étapes successives.

Dans un premier temps, nous avons établi des groupes écologiques unifactoriels repérés par un numéro. Chaque espèce sera ainsi caractérisée écologiquement par une suite de numéros qui traduiront son appartenance aux différents groupes unifactoriels (Tabl. I et annexe 1). Pour la commodité de l'exposé, nous appellerons cette série de chiffres une « formule écologique ».

Dans un deuxième temps, nous avons construit un tableau à double entrée où les lignes correspondent aux espèces et les colonnes aux facteurs (Tabl. I). Les « formules écologiques » des espèces y sont comparées entre elles et rapprochées selon leurs affinités. Il est rare de rencontrer deux formules semblables, mais il est curieux de constater que certaines combinaisons de facteurs permettent de faire plus facilement des rapprochements que d'autres. La méthode n'en reste pas moins subjective et les résultats ainsi obtenus demandent à être contrôlés.

Partant du principe que deux espèces ayant le même domaine écologique présenteront entre elles des liaisons significativement positives dans l'ensemble constitué par la totalité des milieux échantillonnés, nous avons vérifié les affinités coenologiques entre espèces. L'analyse coenologique présente le double avantage de permettre une vérification dans la hiérarchie des facteurs et de mettre en évidence les lacunes de l'analyse écologique.

— *Hiérarchie des facteurs* : un facteur sera d'autant plus important qu'il permettra les mêmes rapprochements que l'analyse coenologique.

— *Mise en évidence des lacunes de l'analyse écologique* : si un groupe d'espèces présentant des formules écologiques très voisines peut néanmoins être subdivisé d'après l'analyse coenologique, il y a beaucoup de chances pour qu'un facteur important ait été oublié.

La méthode que nous avons suivie utilise le coefficient de corrélation de points, avec points à l'origine, ce qui permet de mettre en évidence les relations entre espèces dans l'ensemble de l'espace échantillonné, sans tenir compte a priori des stations favorables ou défavorables pour les espèces testées.

TABEAU I
« Formules écologiques » des groupes.

| | Caractéristiques hydriques | | | | Salinité du sol | | | | Caractères physiques du sol | | |
|--------------------------------|----------------------------|------------------|------------------|------------|----------------------------------|-----------------|--------------------------------|-----------------|-----------------------------|--|----------------------|
| | engorgement du sol | drainage externe | drainage interne | submersion | en surface à 30-70 cm | | | | en surface à 30-70 cm | assise ou encroûtement en surface à 30-70 cm | % d'eau à saturation |
| | | | | | profondeur nappe en juillet-août | | salinité nappe en juillet-août | | | | |
| | | | | | en mai-juin | en juillet-août | en mai-juin | en juillet-août | | | |
| <i>Oenanthe fistulosa</i> | 3 | | | 3 | 2 | 0 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 |
| <i>Alisma ranunculoides</i> | 3 | | | 4 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 |
| <i>Phragmites communis</i> | 2 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 2 | 1 | 2 | 0 | 2 |
| <i>Scirpus maritimus</i> | 2 | 3 | 3 | 4 | 3 | 3 | 2 | 1 | 2 | 0 | 2 |
| <i>Galium palustre</i> | | | | | 1 | 1 | 1 | 1 | | 2 | 3 |
| <i>Potentilla reptans</i> | | | | | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 3 |
| <i>Trifolium pratense</i> | | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 3 |
| <i>Verbena officinalis</i> | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | 3 |
| <i>Dactylis glomerata</i> | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | |
| <i>Pteris hieracioides</i> | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | |
| <i>Sonchus asper</i> | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | 2 |
| <i>Tragopogon pratensis</i> | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 3 |
| <i>Festuca arundinacea</i> | | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | 2 |
| <i>Plantago lanceolata</i> | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | | |
| <i>Vicia angustifolia</i> | | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | |
| <i>Gaudinia fragilis</i> | 2 | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Linum angustifolium</i> | 2 | 2 | 1 | 2 | | | | | | 3 | 2 |
| <i>Ranunculus bulbosus</i> | 2 | | | | | | | | | | 2 |
| <i>Geranium dissectum</i> | 2 | 2 | 1 | 2 | | | | | 1 | 1 | |
| <i>Pteris echioides</i> | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | | | 3 |
| <i>Daucus carota</i> | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | | | 3 |
| <i>Lotus decumbens</i> | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | | | 3 |
| <i>Trifolium maritimum</i> | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Cynodon dactylon</i> | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | | | 1 |
| <i>Inula viscosa</i> | 1 | 2 | | 2 | | | | | | | 1 |
| <i>Lactuca scariola</i> | | | | | 1 | 1 | 1 | | | | 2 |
| <i>Agropyrum acutum</i> | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | | 0 |
| <i>Aster squamatus</i> | 2 | 2 | | 2 | 1 | 2 | 2 | 1 | | | 3 |
| <i>Agrostis maritima</i> | 1 | | | | | | | 1 | 1 | 2 | 0 |
| <i>Althaea officinalis</i> | 1 | 1 | 1 | | 1 | 2 | 0 | 1 | | 2 | 2 |
| <i>Sonchus maritimus</i> | | | | | 0 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 |
| <i>Juncus gerardi</i> | 2 | | | | 2 | 2 | 2 | 2 | | | 1 |
| <i>Alopecurus bulbosus</i> | | | | | 2 | 2 | 2 | 1 | 1-2 | | 3 |
| <i>Bupleurum tenuissimum</i> | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | | | 1 |
| <i>Agropyrum elongatum</i> | | | | | | | | | 1 | 1 | 1 |
| <i>Inula crithmoides</i> | | 1 | | | 2 | 2 | 1 | | | 1 | 1 |
| <i>Lepturus filiformis</i> | | | | | 3 | 2 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Triglochin barbelleri</i> | | | | | 3 | 2 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Polypogon maritimus</i> | 2 | 2 | 3 | | 2 | 3 | 2 | 3 | 2-3 | 2 | 2 |
| <i>Aster tripolium</i> | | 2-3 | | | 2 | 2 | 3 | 2 | 1 | 2 | 2 |
| <i>Aeluropus litoralis</i> | 2 | | 2 | | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 |
| <i>Juncus maritimus</i> | 1 | | | | 3 | 2 | 3 | 3 | 1 | 2 | 0 |
| <i>Atriplex hastata</i> | | 2 | | | 0 | 3 | 3 | | | | 2 |
| <i>Limonium vulgare</i> | 2 | 1 | 2 | | 2 | 2 | 3 | 2 | 3 | 1 | 0 |
| <i>Spergularia salina</i> | 2 | | | | 3 | 2 | 3 | 2 | | 1 | 1 |
| <i>Salicornia radicans</i> | | | | | 0 | 2 | 4 | 2 | 2 | 0 | 2 |
| <i>Juncus subulatus</i> | 2 | | | | 3 | 3 | 2 | 3 | 3 | 2 | 1 |
| <i>Bromus mollis</i> | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 2 | | | | 3 |
| <i>Plantago coronopus</i> | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | | 1 | 1 |
| <i>Hordeum maritimum</i> | 2 | 2 | 1-2 | 2 | 1 | 2 | 3 | 2-3 | | | 3 |
| <i>Obione portulacoides</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 3 | 1 | 1 |
| <i>Glyceria festucaeformis</i> | | 2-2 | 3 | | 2 | 3 | 2 | 3 | 3 | 1 | 1 |
| <i>Suaeda splendens</i> | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 0 | 3 | 3 | 3 | | 3 |
| <i>Salsola soda</i> | 2 | 3 | 2 | 3 | 2 | 3 | 3 | 2 | | | 3 |
| <i>Arthrocnemum glaucum</i> | | | | | 2 | 4 | 3 | 3 | 3 | | 1 |
| <i>Salicornia frutescens</i> | 2 | 1 | 4 | 3 | 2 | 4 | 2 | 3 | 2 | 1 | 1 |
| <i>Suaeda maritima</i> | 2 | 3 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | 3 | 0 |
| <i>Salicornia herbacea</i> | 2 | 3 | 3 | 4 | 3 | 2 | 4 | 3 | 3 | 1 | 1 |

Légende : - Les nombres correspondent à des n° de code dont la signification est donnée dans l'annexe 1. Ils correspondent à un classement écologique des espèces. Il y a un blanc lorsque l'espèce n'est pas parmi les 50 premières dans le classement par valeurs d'information mutuelle décroissante.

- Les traits horizontaux et les accolades délimitent des "groupes écologiques".
Les espèces non réunies par les accolades sont classées comme "espèces incitrices".

ANNEXE 1

Code du Tableau I : « Formules écologiques » des groupes.

Engorgement du sol

- 1 = temporaire
- 2 = permanent

Drainage externe

- 1 = optimum pour des stations où il est moyen
- 2 = optimum pour des stations où il est lent
- 3 = optimum pour des stations où il est nul

Drainage interne

- 1 = optimum pour des stations où il est bon à imparfait
- 2 = optimum pour des stations où il est mauvais
- 3 = optimum pour des stations où il est très mauvais

Submersion

- 1 = optimum pour des stations apparemment jamais inondées
- 2 = optimum pour des stations accidentellement inondables
- 3 = optimum pour des stations submergées périodiquement ((6 mois)
- 4 = optimum pour des stations submergées périodiquement () 6 mois)

Profondeur de la nappe, en juillet-août

- 1 = optimum au-delà de 120 cm
- 2 = optimum entre 80 et 200 cm
- 3 = optimum en deçà de 100 cm
- 0 = sans préférence

Salinité du sol

- en surface, en mai-juin

- 1 = optimum au-dessous de 9 g/l d'extrait de pâte saturée
- 2 = optimum au-delà de 10 g/l d'extrait de pâte saturée

- en surface, en juillet-août

- 1 = optimum au-dessous de 9 g/l d'extrait de pâte saturée
- 2 = optimum au-dessous de 39 g/l d'extrait de pâte saturée
- 3 = optimum entre 10 et 60 g/l
- 4 = optimum au-delà de 60 g/l
- 0 = sans préférence

- entre 30 et 70 cm de profondeur, en mai-juin

- 1 = optimum au-dessous de 9 g/l d'extrait de pâte saturée
- 2 = optimum au-delà de 10 g/l d'extrait de pâte saturée

- entre 30 et 70 cm de profondeur, en juillet-août

- 1 = optimum au-dessous de 10 g/l d'extrait de pâte saturée
- 2 = optimum compris entre 0 et 20 g/l d'extrait de pâte saturée
- 3 = optimum au-delà de 20 g/l d'extrait de pâte saturée
- 0 = sans préférence

Salinité de la nappe, en juillet-août

- 1 = optimum au-dessous de 60 g/l
- 2 = optimum au-dessus de 40 g/l
- 3 = optimum au-dessus de 60 g/l
- 0 = sans préférence

Calcaire total

- en surface

- 1 = optimum au-dessous de 20 %
- 2 = optimum au-dessus de 20 %
- 0 = sans préférence

- à 30-70 cm de profondeur

- 1 = optimum au-dessous de 40 %
- 2 = optimum au-dessus de 40 %
- 0 = sans préférence

Nature de l'assise ou de l'encroûtement

- 1 = optimum sur encroûtement dur
- 2 = optimum sur croûte tendre ou discontinue
- 3 = optimum sur assise terreuse
- 0 = sans préférence

% d'eau à saturation

- en surface

- 1 = optimum pour moins de 70 %
- 2 = optimum pour plus de 70 %
- 0 = sans préférence

- à 30-70 cm de profondeur

- 1 = optimum pour moins de 60 %
- 2 = optimum pour plus de 60 %

TABLEAU II
Matrice des coefficients de corrélation de points, avec points à l'origine.

| | |
|--------------------------------|-----------------------------------|
| <i>Oenanthe fistulosa</i> | x |
| <i>Alisma ranunculoides</i> | 5 x |
| <i>Phragmites communis</i> | 3 2 x |
| <i>Scirpus maritimus</i> | 3 2 4 x |
| <i>Galium palustre</i> | x |
| <i>Potentilla reptans</i> | 4 x |
| <i>Trifolium pratense</i> | 3 5 x |
| <i>Verbena officinalis</i> | 2 6 7 x |
| <i>Dactylis glomerata</i> | 2 3 5 x |
| <i>Picris hieracioides</i> | 3 5 6 4 x |
| <i>Sonchus asper</i> | 1 4 6 4 1 3 x |
| <i>Tragopogon pratensis</i> | 3 6 9 6 2 5 6 x |
| <i>Festuca arundinacea</i> | 2 6 7 5 1 4 6 8 x |
| <i>Plantago lanceolata</i> | 2 6 6 7 4 5 4 5 5 x |
| <i>Vicia angustifolia</i> | 4 4 5 1 4 3 4 5 3 x |
| <i>Gaudinia fragilis</i> | 4 7 4 2 3 4 7 5 3 3 x |
| <i>Linum angustifolium</i> | 4 4 6 3 3 3 6 3 3 3 3 x |
| <i>Ranunculus bulbosus</i> | 4 7 4 3 3 5 9 7 3 7 8 5 x |
| <i>Geranium dissectum</i> | 3 4 2 2 3 4 3 4 5 4 5 2 4 x |
| <i>Picris echioides</i> | 4 4 4 3 2 2 4 3 2 3 3 2 2 4 x |
| <i>Daucus carota</i> | 3 4 5 3 4 3 4 3 4 3 4 3 3 x |
| <i>Lotus decumbens</i> | 3 3 3 2 3 3 3 2 3 1 3 3 3 1 4 5 x |
| <i>Trifolium maritimum</i> | 1 2 2 1 1 2 1 2 1 2 1 3 4 4 x |
| <i>Cynodon dactylon</i> | 4 3 2 2 2 3 3 3 2 2 2 2 3 x |
| <i>Inula viscosa</i> | 3 3 1 4 4 3 3 x |
| <i>Lactuca scariola</i> | 2 2 2 1 2 x |
| <i>Agropyrum acutum</i> | 3 3 2 2 3 2 x |
| <i>Aster squamatus</i> | 3 3 1 4 1 3 x |
| <i>Agrostis maritima</i> | 2 1 1 2 2 1 2 x |
| <i>Althaea officinalis</i> | 4 1 1 1 2 1 2 2 2 x |
| <i>Sonchus maritimus</i> | 1 1 1 1 3 5 x |
| <i>Juncus gerardi</i> | x |
| <i>Alopecurus bulbosus</i> | 1 1 2 1 1 1 2 1 3 3 x |
| <i>Bupleurum tenuissimum</i> | 2 1 1 2 2 1 x |
| <i>Agropyrum elongatum</i> | 2 x |
| <i>Inula crithmoides</i> | 4 x |
| <i>Lepturus filiformis</i> | 1 3 3 x |
| <i>Triglochin barteri</i> | 2 3 3 3 x |
| <i>Polypogon maritimus</i> | 1 1 1 x |
| <i>Aster tripolium</i> | 2 1 3 3 x |
| <i>Aeluropus litoralis</i> | 1 3 3 x |
| <i>Juncus maritimus</i> | 3 1 1 1 x |
| <i>Atriplex hastata</i> | 1 1 1 1 2 x |
| <i>Limonium vulgare</i> | 1 1 1 1 2 x |
| <i>Spergularia salina</i> | 1 1 1 1 2 x |
| <i>Salicornia radicans</i> | -1-1 1 1 2 x |
| <i>Juncus subulatus</i> | 2 1 1 1 x |
| <i>Bromus mollis</i> | 3 1 1 1 -1 x |
| <i>Plantago coronopus</i> | 1 1 1 1 -1 2 -1 3 x |
| <i>Hordeum maritimum</i> | 1 1 1 2 1 2 3 4 x |
| <i>Obione portulacoides</i> | 1 1 2 -1 2 1 2 3 x |
| <i>Glyceria festucaeformis</i> | 2 2 2 2 3 2 2 1 2 3 4 4 x |
| <i>Suaeda splendens</i> | 2 1 1 2 x |
| <i>Salicornia soda</i> | -1 2 1 2 -2 1 2 x |
| <i>Aithrocneum glaucum</i> | -1-1 1 1 -2 1 x |
| <i>Salicornia fruticosa</i> | -1-1 1 1 2-1 2 3 3 x |
| <i>Suaeda maritima</i> | 1-1-2-1 1 1 2 1 4 x |
| <i>Salicornia herbacea</i> | -1-1 -1-1-1 2 1 1 4 4 4 x |

Remarque : Seule la partie encadrée d'un trait gras a été étudiée. Les traits fins délimitent les groupes écologiques. Les chiffres correspondent aux valeurs multipliées par 10 et arrondies à l'unité des coefficients significatifs.

La formule qui permet de calculer les corrélations entre espèces prises deux à deux est la suivante :

$$\Phi_{jk} = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a + b)(a + c)(c + d)(b + d)}}$$

La dénomination des variables est la même que celle préconisée par DAGNÉLIE (1960) :

a = nombre de présences communes des espèces *j* et *k* dans même relevé,

b = nombre de présences de l'espèce *j*, *k* étant absente,

c = nombre d'absences de *j*, *k* étant présente,

d = nombre de relevés où *j* et *k* sont absentes.

Compte tenu du nombre de degrés de liberté dont nous disposons, la corrélation sera significative pour toutes les valeurs de $\Phi_{jk} \geq |0,128|$. On calcule, à l'aide de cette formule, les éléments d'une matrice où les espèces sont considérées deux à deux. On ordonne ensuite les espèces de telle sorte que les valeurs les plus élevées du coefficient de corrélation soient disposées le long de la diagonale (Tabl. II).

2.3. LISTE DES GROUPES ÉCOLOGIQUES ET DES ESPÈCES INDICATRICES.

Sur 302 taxons identifiés, 58 ont été retenus pour constituer des groupes écologiques. Le nombre d'espèces par groupe est très variable. Dans certains cas les espèces conservent leur individualité. Plutôt que de parler de « groupes écologiques mono- ou unispécifiques » : terme quelque peu ambigu, nous retiendrons l'appellation d'« espèce indicatrice » employée par GUILLERM (1969).

| | |
|-------------------------------------|-----------------------------|
| groupe à <i>Oenanthe fistulosa</i> | <i>Verbena officinalis</i> |
| <i>Oenanthe fistulosa</i> | <i>Dactylis glomerata</i> |
| <i>Alisma ranunculoides</i> | <i>Picris hieracioides</i> |
| | <i>Sonchus asper</i> |
| groupe à <i>Phragmites communis</i> | <i>Tragopogon pratensis</i> |
| <i>Phragmites communis</i> | <i>Festuca arundinacea</i> |
| <i>Scirpus maritimus</i> | <i>Plantago lanceolata</i> |
| | <i>Vicia angustifolia</i> |
| groupe à <i>Gaudinia fragilis</i> | <i>Gaudinia fragilis</i> |
| <i>Galium palustre</i> | <i>Linum angustifolium</i> |
| <i>Potentilla reptans</i> | <i>Ranunculus bulbosus</i> |
| <i>Trifolium pratense</i> | <i>Geranium dissectum</i> |

groupe à *Lotus decumbens*

Picris echioides
Daucus carota
Lotus decumbens
Trifolium maritimum
Cynodon dactylon

groupe à *Aster squamatus*

Inula viscosa
Lactuca scariola
Agropyrum acutum
Aster squamatus

groupe à *Althaea officinalis*

Althaea officinalis
Sonchus maritimus

groupe à *Juncus gerardi*

Juncus gerardi
Alopecurus bulbosus
Bupleurum tenuissimum

groupe à *Agropyrum elongatum*

Agropyrum elongatum
Inula crithmoides
Lepturus filiformis
Triglochin barrelieri

groupe à *Aeluropus littoralis*

Polypogon maritimus
Aster tripolium
Aeluropus littoralis

groupe à *Plantago coronopus* (8)

Bromus mollis
Plantago coronopus

groupe à *Obione portulacoides* (8)
et *Hordeum maritimum*

Hordeum maritimum
Obione portulacoides
Glyceria festucaeformis

groupe à *Salicornia fruticosa*

Salicornia fruticosa
Suaeda maritima
Salicornia herbacea

espèces indicatrices

Agrostis maritima
Juncus maritimus
Limonium vulgare
Atriplex hastata
Salsola soda
Suaeda splendens
Juncus subulatus
Arthrocnemum glaucum
Spergularia salina
Salicornia radicans

Pour vérifier la validité des groupes ainsi obtenus, on préconise habituellement (GOUNOT, 1958; GODRON *et coll.*, 1969) l'emploi d'une table de contingence 2×2 , d'une matrice des coefficients de corrélation de points, sans point à l'origine (on élimine du calcul les relevés ne contenant aucune des deux espèces testées) ou d'une matrice des coefficients de corrélation linéaire. Ces tests ont pour but de vérifier l'indépendance des espèces à l'intérieur du domaine occupé par le groupe, ce qui est une des conditions du « groupe écologique statistique » (GOUNOT, 1958). Dans les essais que nous avons effectués avec les deux premières méthodes, nous nous sommes rendu compte que la plupart des espèces présentaient des liaisons négatives très significatives, ce qui nous conduisait à les

(8) Voir ci-dessous, p. 32 à 40.

dissocier. Avant de prendre cette décision, nous avons construit le tableau de végétation pour voir l'allure des regroupements que nous avons été amené à proposer.

2.4. RELATIONS ENTRE GROUPES ÉCOLOGIQUES ET GROUPEMENTS VÉGÉTAUX.

Les relevés de végétation ont été regroupés, par la méthode classique des tableaux, en utilisant les affinités entre listes floristiques. En nous appuyant sur les travaux phytosociologiques portant sur la végétation du littoral méditerranéen, il nous a été possible de rattacher les groupements que nous avons mis en évidence, à des associations ou des sous-associations connues. Cette identification se fait en recherchant la présence des « espèces caractéristiques » au sens « sigmatiste » du terme.

Le tableau phytosociologique une fois établi, il est possible, par un nouvel arrangement des espèces, de faire apparaître les groupes écologiques précédemment établis et de comparer les résultats obtenus par les deux méthodes. D'autre part, en classant les groupements selon leurs caractéristiques écologiques (Tabl. III à XI) on arrive à mettre en évidence certains seuils qui jouent un rôle remarquable dans la ségrégation de la végétation. Ces seuils servent de bornes à la répartition des groupes écologiques.

Nous distinguerons de la sorte : des enganes, des prés salés, des prairies humides faiblement salées, des roselières.

a) *Les enganes.* Elles correspondent à des milieux de forte salinité. La nappe phréatique contient plus de 40 g de sels/l, c'est-à-dire nettement plus que l'eau de mer. La salinité des horizons du sol, entre 30 et 70 cm, est supérieure à 20 g/l pour l'extrait à saturation. La salinité de l'horizon de surface, en juillet-août, est variable d'un groupement à l'autre. Elle peut atteindre 100 g/l.

b) *Les prés salés.* Les conditions de salinité y sont moindres que dans les enganes. Suivant un gradient décroissant de salinité et d'humidité, on distinguera :

— *des prés salés à submersion périodique*, ils se caractérisent par une submersion périodique, un drainage externe nul, un drainage interne mauvais, une salinité de la nappe comprise entre 30 et 70 g/l, une salinité du sol inférieure à 30 g de sels totaux/l, dans l'extrait à saturation, pour les horizons compris entre 0 et 70 cm;

— *des prés salés à submersion accidentelle*, la rareté et la brièveté des submersions caractérisent cet ensemble de groupements végétaux. Le drainage externe est lent. Comme précédemment, le

TABLEAU III

Salinité de l'horizon de surface, en juillet-août.

| | N° du grpt | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | 100 | 110 | 120 | 200 |
|--|---------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|------|
| | | /10 | /20 | /30 | /40 | /50 | /60 | /70 | /80 | /90 | /100 | /110 | /120 | /130 | /300 |
| Groupement à <i>Kochia hirsuta</i> | 1 | | | | | | | | | | 999 | | | | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> | 2 | | | | | | 390 | | | | | | | | 999 |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> | 3 | | | | | | | | 720 | 900 | | | 999 | | |
| " " <i>Arthrocnemum glaucum</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 4 | | | | | | | | | | 999 | | 999 | | |
| " " " " et <i>Salicornia fruticosa</i> | 5 | | | | | | | 900 | 675 | 675 | 999 | | | | |
| " " " " et <i>Obione portulacoides</i> | 6 | 79 | | | | | 540 | | | | | | 999 | 999 | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 7 | 35 | 156 | 240 | | 100 | 240 | | 300 | | | | | | |
| " " " " et <i>Juncus subulatus</i> | 8 | 32 | 84 | | | 151 | 284 | 284 | 227 | 189 | 378 | 999 | | | |
| " " " " et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 9 | | | | | 900 | | | | | | | | | |
| " " <i>Suaeda splendens</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 10 | | 208 | 120 | | 200 | | 400 | | 300 | | | | | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 11 | 136 | 134 | 154 | | 128 | | | | | | | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Inula crithmoides</i> | 12 | | | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Juncus subulatus</i> et <i>Aeluropus littoralis</i> | 13 | | 234 | 540 | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Aeluropus littoralis</i> | 14 | 181 | 201 | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Agropyrum elongatum</i> et <i>Juncus gerardi</i> | 15 | | | | | 999 | | | | | | | | | |
| " " <i>Juncus gerardi</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 16 | 317 | | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Lotus decumbens</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 17 | 127 | | 648 | | | | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Carex divisa</i> | 18 | | | | | 999 | | | | | | | | | |
| " " <i>Trifolium maritimum</i> et <i>Alopecurus bulbosus</i> | 19 | 317 | | | | | | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Agropyrum acutum</i> | 20 | 317 | | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Obione portulacoides</i> | 21 | 158 | 234 | | | | | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Juncus maritimus</i> | 22 | 127 | 281 | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Suaeda fruticosa</i> | 23 | 317 | | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Dorycnium gracile</i> | 24 | 59 | 231 | 173 | 347 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Spartina versicolor</i> | 25 | | 157 | 347 | | 277 | | | | | | | | | |
| " " <i>Sonchus maritimus</i> et <i>Juncus obtusiflorus</i> | 26 | | 469 | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Brachypodium phoenicoides</i> et <i>Plantago lanceolata</i> | 27 | | 469 | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Gaudinia fragilis</i> | 28 | | | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Sonchus maritimus</i> | 29 | 254 | | | | 180 | | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Scirpus tabernaemontani</i> | 30 | 158 | 234 | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Oenanthe fistulosa</i> et <i>Polypogon maritimus</i> | 31 | 45 | 134 | 308 | | 128 | 308 | | | | | | | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Aster tripolium</i> | 32 | 136 | 268 | | | | | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Scirpus maritimus</i> | 33 | | | 432 | 432 | | 432 | | | 540 | | | | | |

TABLEAUX III à X
Valeur des fréquences corrigées des groupements.

TABLEAU IV
Salinité de l'horizon sous-jacent (30-70 cm), en juillet-août.

| | N° du grpt | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 |
|--|---------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|-----|----|----|
| | | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | |
| Groupement à <i>Kochia hirsuta</i> | 1 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> | 2 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> | 3 | | | 159 | 433 | 505 | | | | | |
| " " <i>Arthrocnemum glaucum</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 4 | | | | | | 999 | | | | |
| " " " " et <i>Salicornia fruticosa</i> | 5 | | | | 650 | | | | 999 | | |
| " " " " et <i>Obione portulacoides</i> | 6 | | | | | | 999 | | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 7 | | | 95 | 780 | 303 | | | | | |
| " " " " et <i>Juncus subulatus</i> | 8 | 189 | | 239 | | | | | | | |
| " " " " et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 9 | | 60 | 287 | 260 | | | | | | |
| " " <i>Suaeda splendens</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 10 | | 75 | 162 | 379 | 379 | | | | | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 11 | 126 | 101 | 159 | | | | | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Inula crithmoides</i> | 12 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Juncus subulatus</i> et <i>Aeluropus littoralis</i> | 13 | | 151 | 239 | | | | | | | |
| " " <i>Aeluropus littoralis</i> | 14 | | 121 | 287 | | | | | | | |
| " " <i>Agropyrum elongatum</i> et <i>Juncus gerardi</i> | 15 | 189 | 151 | | | | | | | | |
| " " <i>Juncus gerardi</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 16 | 126 | 202 | | | | | | | | |
| " " <i>Lotus decumbens</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 17 | | 227 | 119 | | | | | | | |
| " " " " et <i>Carex divisa</i> | 18 | | 303 | | | | | | | | |
| " " <i>Trifolium maritimum</i> et <i>Alopecurus bulbosus</i> | 19 | 379 | | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Agropyrum acutum</i> | 20 | 379 | | | | | | | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Obione portulacoides</i> | 21 | 379 | | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Juncus maritimus</i> | 22 | 94 | 227 | | | | | | | | |
| " " <i>Suaeda fruticosa</i> | 23 | 189 | 151 | | | | | | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Dorycnium gracile</i> | 24 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Spartina versicolor</i> | 25 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Sonchus maritimus</i> et <i>Juncus obtusiflorus</i> | 26 | 371 | | | | | | | | | |
| " " <i>Brachypodium phoenicoides</i> et <i>Plantago lanceolata</i> | 27 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Gaudinia fragilis</i> | 28 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Sonchus maritimus</i> | 29 | 379 | | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Scirpus tabernaemontani</i> | 30 | 379 | | | | | | | | | |
| " " <i>Oenanthe fistulosa</i> et <i>Polypogon maritimus</i> | 31 | 54 | 86 | 205 | | | 433 | | | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Aster tripolium</i> | 32 | 189 | 151 | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Scirpus maritimus</i> | 33 | 63 | 202 | 79 | | | | | | | |

TABLEAU V
Salinité de la nappe en juillet-août.

| Groupement | N° du grpt | 0 | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | 100 |
|--|------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | | 10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | 100 | |
| " <i>Kochia hirsuta</i> | 1 | | | | | | | 410 | | | | 615 |
| " " <i>Salicornia radicans</i> | 2 | | 341 | | | 195 | | 136 | | | | 410 |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> | 3 | | | 139 | | 73 | 219 | | 768 | 153 | | |
| " " <i>Arthrocnemum glaucum</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 4 | | | | | 146 | | | | | | 922 |
| " " " " et <i>Salicornia fruticosa</i> | 5 | | | | | | 376 | 234 | 292 | 175 | | |
| " " " " et <i>Obione portulacoides</i> | 6 | | | | | | | | | | | 999 |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 7 | | | | 80 | | | 205 | | 768 | | |
| " " " " et <i>Juncus subulatus</i> | 8 | | | | 107 | 205 | 290 | 136 | | | | |
| " " " " et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 9 | | | | | 351 | 175 | 164 | | | | |
| " " <i>Suaeda splendens</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 10 | | | | 80 | 73 | 109 | 410 | | | 153 | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 11 | | | | | | | | 999 | 410 | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Inula crithmoides</i> | 12 | | | | | 520 | | | | | | |
| " " <i>Juncus subulatus</i> et <i>Aeluropus littoralis</i> | 13 | | | | 215 | 195 | | 273 | | | | |
| " " <i>Aeluropus littoralis</i> | 14 | | | | 129 | 234 | 351 | | | | | |
| " " <i>Agropyrum elongatum</i> et <i>Juncus gerardi</i> | 15 | 999 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Juncus gerardi</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 16 | | | | | 439 | 219 | | | | | |
| " " <i>Lotus decumbens</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 17 | | | 186 | 215 | 195 | | | 341 | | | |
| " " " " et <i>Carex divisa</i> | 18 | | | 999 | | | | | | | | |
| " " <i>Trifolium maritimum</i> et <i>Alopecurus bulbosus</i> | 19 | | | 999 | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Agropyrum acutum</i> | 20 | | | | 129 | | 175 | 328 | | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Obione portulacoides</i> | 21 | | | 372 | 215 | | | | | 410 | | |
| " " " " et <i>Juncus maritimus</i> | 22 | | 999 | 372 | | | | | | | | |
| " " <i>Suaeda fruticosa</i> | 23 | | | 372 | | 195 | 292 | | | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Dorycnium gracile</i> | 24 | | | 999 | | | | | | | | |
| " " <i>Spartina versicolor</i> | 25 | | 999 | | 323 | | | | | | | |
| " " <i>Sonchus maritimus</i> et <i>Juncus obtusiflorus</i> | 26 | 999 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Brachypodium phoenicoides</i> et <i>Plantago lanceolata</i> | 27 | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Gaudinia fragilis</i> | 28 | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Sonchus maritimus</i> | 29 | 999 | | | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Scirpus tabernaemontani</i> | 30 | 999 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Oenanthe fistulosa</i> et <i>Polypogon maritimus</i> | 31 | | | 186 | 431 | | 146 | | | | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Aster tripolium</i> | 32 | | | 894 | | 117 | | | | | | |
| " " " " et <i>Scirpus maritimus</i> | 33 | | | | 431 | 97 | 146 | | | | | |

TABLEAU VI

Drainage.

| | N° du grpt | Externe | | | Interne | | | | très mauvais |
|--|------------|---------|------|-------|---------|-------|-----------|---------|--------------|
| | | nul | lent | moyen | bon | moyen | Imparfait | mauvais | |
| | | 1 | 2 | 3 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Groupement à <i>Kochia hirsuta</i> | 1 | 272 | | | | | | 265 | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> | 2 | 272 | | | | | | 76 | 349 |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> | 3 | 245 | 16 | | | | 44 | | 439 |
| " " <i>Arthrocnemum glaucum</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 4 | 272 | | | | | 177 | 158 | |
| " " " " et <i>Salicornia fruticosa</i> | 5 | 30 | 144 | | | | 296 | 88 | |
| " " " " et <i>Obione portulacoides</i> | 6 | | 163 | | | | 296 | 88 | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 7 | 14 | 154 | | | 470 | 117 | | |
| " " " " et <i>Juncus subulatus</i> | 8 | 188 | 50 | | | | 136 | 102 | 150 |
| " " " " et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 9 | | 163 | | | | 445 | | |
| " " <i>Suaeda splendens</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 10 | 227 | 27 | | | 53 | 74 | 199 | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 11 | 18 | 141 | 341 | | | | 265 | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Inula crithmoides</i> | 12 | | 163 | | | | 445 | | |
| " " <i>Juncus subulatus</i> et <i>Aeluropus litoralis</i> | 13 | 272 | | | | | | 220 | 81 |
| " " <i>Aeluropus litoralis</i> | 14 | 242 | | | | | | 235 | 54 |
| " " <i>Agropyrum elongatum</i> et <i>Juncus gerardi</i> | 15 | | 163 | | | | 445 | | |
| " " <i>Juncus gerardi</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 16 | | 163 | | | | | 265 | |
| " " <i>Lotus decumbens</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 17 | | 163 | | | | | 265 | |
| " " " " et <i>Carex divisa</i> | 18 | | 163 | | | | 174 | 70 | |
| " " <i>Trifolium maritimum</i> et <i>Alopecurus bulbosus</i> | 19 | | 163 | | 345 | 79 | 277 | 33 | |
| " " " " et <i>Agropyrum acutum</i> | 20 | | 163 | | 345 | 239 | 166 | 33 | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Obione portulacoides</i> | 21 | | 163 | | 395 | 456 | 63 | | |
| " " " " et <i>Juncus maritimus</i> | 22 | | 32 | 999 | | 510 | | 52 | |
| " " <i>Suaeda fruticosa</i> | 23 | | 163 | | | 638 | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Dorycnium gracile</i> | 24 | 45 | 136 | | 999 | | 74 | | |
| " " <i>Spartina versicolor</i> | 25 | 91 | 109 | | 999 | | | 88 | |
| " " <i>Sonchus maritimus</i> et <i>Juncus obtusiflorus</i> | 26 | | 163 | | | 638 | | | |
| " " <i>Brachypodium phoenicoides</i> et <i>Plantago lanceolata</i> | 27 | | 163 | | | | 445 | | |
| " " <i>Gaudinia fragilis</i> | 28 | | 163 | | | | 445 | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Sonchus maritimus</i> | 29 | 272 | | | | | | 265 | 260 |
| " " " " et <i>Scirpus tabernaemontani</i> | 30 | 272 | | | | | | | 488 |
| " " <i>Oenanthe fistulosa</i> et <i>Polypogon maritimus</i> | 31 | 121 | 90 | | | | | 235 | 54 |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Aster tripolium</i> | 32 | 272 | | | | | | 165 | 183 |
| " " " " et <i>Scirpus maritimus</i> | 33 | 272 | | | | | | | 418 |

TABLEAU VII
Submersion.

| | N° du grpt | jamais | accidentelle | < 6 mois | > 6 mois |
|--|------------|--------|--------------|----------|----------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Groupement à <i>Kochia hirsuta</i> | 1 | | | | 406 |
| " " <i>Salicornia radicans</i> | 2 | | | | 406 |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> | 3 | | | 54 | 325 |
| " " <i>Arthrocnemum glaucum</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 4 | | | 163 | 162 |
| " " " " et <i>Salicornia fruticosa</i> | 5 | | | 272 | |
| " " " " et <i>Obione portulacoides</i> | 6 | 52 | | 242 | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 7 | 171 | 61 | 143 | |
| " " " " et <i>Juncus subulatus</i> | 8 | | | 83 | 282 |
| " " " " et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 9 | | | 272 | |
| " " <i>Suaeda splendens</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 10 | | 97 | 227 | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 11 | 124 | | 200 | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Inula crithmoides</i> | 12 | | | 180 | 130 |
| " " <i>Juncus subulatus</i> et <i>Aeluropus littoralis</i> | 13 | | | 181 | 135 |
| " " <i>Aeluropus littoralis</i> | 14 | | | 242 | 316 |
| " " <i>Agropyrum elongatum</i> et <i>Juncus gerardi</i> | 15 | | 349 | 109 | |
| " " <i>Juncus gerardi</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 16 | | 582 | | |
| " " <i>Lotus decumbens</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 17 | | 317 | 123 | |
| " " " " et <i>Carex divisa</i> | 18 | | 349 | 108 | |
| " " <i>Trifolium maritimum</i> et <i>Alopecurus bulbosus</i> | 19 | 302 | 452 | | |
| " " " " et <i>Agropyrum acutum</i> | 20 | 465 | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Obione portulacoides</i> | 21 | 427 | | | |
| " " " " et <i>Juncus maritimus</i> | 22 | 427 | | | |
| " " <i>Suaeda fruticosa</i> | 23 | 465 | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Dorycnium gracile</i> | 24 | 310 | 194 | | |
| " " <i>Spartina versicolor</i> | 25 | | 582 | | |
| " " <i>Sonchus maritimus</i> et <i>Juncus obtusiflorus</i> | 26 | | 465 | | |
| " " <i>Brachypodium phoenicoides</i> et <i>Plantago lanceolata</i> | 27 | 465 | | | |
| " " <i>Gaudinia fragilis</i> | 28 | 465 | | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Sonchus maritimus</i> | 29 | | | | 406 |
| " " " " et <i>Scirpus tabernaemontani</i> | 30 | | | | 406 |
| " " <i>Oenanthe fistulosa</i> et <i>Polypogon maritimus</i> | 31 | | 64 | 242 | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Aster tripolium</i> | 32 | | | | 406 |
| " " " " et <i>Scirpus maritimus</i> | 33 | | | | 406 |

TABLEAU VIII

Profondeur de la nappe, en juillet-août, en cm

| | N° du grpt | Profondeur (cm) | | | | | | | | | | | |
|--|---------------|-----------------|----------|----------|----------|-----------|------------|------------|------------|------------|------------|----------|-----|
| | | 0 20 | 20 40 | 40 60 | 60 80 | 80 100 | 100 120 | 120 140 | 140 160 | 160 180 | 180 200 | > 200 | |
| Groupe à <i>Kochia hirsuta</i> | 1 | | 999 | | | | | | | | | | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> | 2 | | 632 | 246 | | 61 | | | | | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> | 3 | | 369 | 478 | 86 | | | | | | | | |
| " " <i>Arthrocnemum glaucum</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 4 | | 221 | 516 | 155 | | | | | | | | |
| " " " " et <i>Salicornia fruticosa</i> | 5 | | | | | 376 | 101 | | | | | | |
| " " " " et <i>Obione portulacoides</i> | 6 | | | | | | 407 | | 775 | 645 | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 7 | | | | 211 | 156 | 148 | | | | | | |
| " " " " et <i>Juncus subulatus</i> | 8 | | 138 | 107 | 190 | 160 | | 101 | | | | | |
| " " " " et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 9 | | | | 310 | 258 | | | | | | | |
| " " <i>Suaeda splendens</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 10 | | | | 77 | 43 | 163 | 244 | 310 | | | | 206 |
| " " <i>Salicornia radicans</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 11 | | | | | | | 466 | | 738 | | | 147 |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Inula crithmoides</i> | 12 | | | | 755 | | | | | | | | |
| " " <i>Juncus subulatus</i> et <i>Aeluropus littoralis</i> | 13 | | | | 193 | 107 | | 203 | 775 | | | | |
| " " <i>Aeluropus littoralis</i> | 14 | | | | | | | 582 | 885 | | | | |
| " " <i>Agropyrum elongatum</i> et <i>Juncus gerardi</i> | 15 | | | | | | 215 | 407 | | | | | |
| " " <i>Juncus gerardi</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 16 | | | | | | 238 | 203 | | 645 | | | |
| " " <i>Lotus decumbens</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 17 | | 110 | 86 | 77 | 129 | 163 | | | | 775 | 103 | |
| " " " " et <i>Carex divisa</i> | 18 | | | 861 | | | | | | | | | |
| " " <i>Trifolium maritimum</i> et <i>Alopecurus bulbosus</i> | 19 | | | | 193 | 107 | | | | | | | 516 |
| " " " " et <i>Agropyrum acutum</i> | 20 | | | | | | 350 | | 444 | | | | 147 |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Obione portulacoides</i> | 21 | | | | | | 108 | 135 | | 642 | | | |
| " " " " et <i>Juncus maritimus</i> | 22 | | | | 194 | 315 | | | | | | | 258 |
| " " <i>Suaeda fruticosa</i> | 23 | | | | | | | | | 999 | | | 516 |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Dorycnium gracile</i> | 24 | | | | | 215 | | 407 | | | | | |
| " " <i>Spartina versicolor</i> | 25 | | | | 258 | | 543 | | | | | | |
| " " <i>Sonchus maritimus</i> et <i>Juncus obtusiflorus</i> | 26 | | | | | 430 | | | | | | | |
| " " <i>Brachypodium phoenicoides</i> et <i>Plantago lanceolata</i> | 27 | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Gaudinia fragilis</i> | 28 | | | | | | | | | | | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Sonchus maritimus</i> | 29 | | | | | 387 | 107 | | | | | | 258 |
| " " " " et <i>Scirpus tabernaemontani</i> | 30 | 999 | | | | 387 | | | | | | | |
| " " <i>Oenanthe fistulosa</i> et <i>Polypogon maritimus</i> | 31 | | | | | | 215 | 135 | 271 | | | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Aster tripolium</i> | 32 | | | | | 110 | 123 | 233 | 116 | | | | |
| " " " " et <i>Scirpus maritimus</i> | 33 | | 158 | 369 | 221 | 61 | | | | | | | |

TABLEAU IX

% d'eau à saturation dans l'horizon de surface.

| Groupement | N° du grpt | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | 100 | > |
|--|------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | 100 | 100 | |
| Groupement à <i>Kochia hirsuta</i> | 1 | | | | | | | | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> | 2 | | | | | | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> | 3 | | | 143 | 250 | | | | 210 |
| " " <i>Arthrocnemum glaucum</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 4 | | | 285 | 250 | | | | |
| " " " " et <i>Salicornia fruticosa</i> | 5 | | 640 | | | | | | |
| " " " " et <i>Obione portulacoides</i> | 6 | 533 | 320 | | | | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 7 | | 213 | 38 | 133 | 164 | 71 | | |
| " " " " et <i>Juncus subulatus</i> | 8 | | | 190 | | | 711 | | |
| " " " " et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 9 | | | 457 | | 123 | | | |
| " " <i>Suaeda splendens</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 10 | | 64 | 57 | 150 | 123 | | | 253 |
| " " <i>Salicornia radicans</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 11 | 228 | 228 | 82 | 107 | 44 | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Inula crithmoides</i> | 12 | | 640 | | | | | | |
| " " <i>Juncus subulatus</i> et <i>Aeluropus littoralis</i> | 13 | | | | | 205 | 355 | 280 | |
| " " <i>Aeluropus littoralis</i> | 14 | | | | 187 | 307 | 133 | | |
| " " <i>Agropyrum elongatum</i> et <i>Juncus gerardi</i> | 15 | | 128 | 114 | 200 | | | | 168 |
| " " <i>Juncus gerardi</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 16 | | | 380 | 166 | | | | |
| " " <i>Lotus decumbens</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 17 | | 128 | 114 | 200 | 123 | | | |
| " " " " et <i>Carex divisa</i> | 18 | | | | | | | | 842 |
| " " <i>Trifolium maritimum</i> et <i>Alopecurus bulbosus</i> | 19 | | 319 | 95 | 166 | | | | |
| " " " " et <i>Agropyrum acutum</i> | 20 | | 160 | 428 | | | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Obione portulacoides</i> | 21 | | | 285 | 125 | 153 | | | |
| " " " " et <i>Juncus maritimus</i> | 22 | | | 95 | 166 | 102 | 355 | | |
| " " <i>Suaeda fruticosa</i> | 23 | 800 | | | | | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Dorycnium gracile</i> | 24 | | | | | | | | |
| " " <i>Spartina versicolor</i> | 25 | | | | | | | | |
| " " <i>Sonchus maritimus</i> et <i>Juncus obtusiflorus</i> | 26 | | | | | | | | 842 |
| " " <i>Brachypodium phoenicoides</i> et <i>Plantago lanceolata</i> | 27 | 999 | | | | | | | |
| " " <i>Gaudinia fragilis</i> | 28 | | | 71 | 62 | 231 | 133 | 210 | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Sonchus maritimus</i> | 29 | | | | | 369 | | | 337 |
| " " " " et <i>Scirpus tabernaemontani</i> | 30 | | | | 250 | 308 | | | |
| " " <i>Oenanthe fistulosa</i> et <i>Polygonum maritimum</i> | 31 | | | 63 | 55 | 205 | 355 | 93 | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Aster tripolium</i> | 32 | | | | 142 | 263 | 304 | | |
| " " " " et <i>Scirpus maritimus</i> | 33 | | | | | | 355 | 561 | |

TABLEAU X
% d'eau à saturation, dans l'horizon 30-70 cm.

| | N° du grpt | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | > |
|--|---------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|---|
| | | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | 90 | |
| Groupe à <i>Kochia hirsuta</i> | 1 | | | | | | | | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> | 2 | | | | | | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> | 3 | | | | | | | 999 | |
| " " <i>Arthrocnemum glaucum</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 4 | | 97 | | 56 | | | | |
| " " " " et <i>Salicornia fruticosa</i> | 5 | | | 193 | 112 | 457 | | | |
| " " " " et <i>Obione portulacoides</i> | 6 | | 97 | 194 | | 457 | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 7 | | 86 | 129 | 100 | | | | |
| " " " " et <i>Juncus subulatus</i> | 8 | | | | 150 | 305 | | | |
| " " " " et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 9 | | | | 180 | 183 | | | |
| " " <i>Suaeda splendens</i> et <i>Salicornia herbacea</i> | 10 | | 89 | 86 | 125 | 101 | | | |
| " " <i>Salicornia radicans</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 11 | | 400 | 97 | 56 | | | | |
| " " <i>Salicornia fruticosa</i> et <i>Inula crithmoides</i> | 12 | | 400 | | 112 | | | | |
| " " <i>Juncus subulatus</i> et <i>Aeluropus littoralis</i> | 13 | | | | 224 | | | | |
| " " <i>Aeluropus littoralis</i> | 14 | | | 64 | 187 | | | | |
| " " <i>Agropyrum elongatum</i> et <i>Juncus gerardi</i> | 15 | | 160 | 233 | 45 | | | | |
| " " <i>Juncus gerardi</i> et <i>Plantago coronopus</i> | 16 | 711 | | 129 | 74 | | | | |
| " " <i>Lotus decumbens</i> et <i>Glyceria festucaeformis</i> | 17 | | | 193 | 56 | 228 | | | |
| " " " " et <i>Carex divisa</i> | 18 | | | 387 | | | | | |
| " " <i>Trifolium maritimum</i> et <i>Alopecurus bulbosus</i> | 19 | | 160 | 77 | 134 | | | | |
| " " " " et <i>Agropyrum acutum</i> | 20 | 999 | | | | | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Obione portulacoides</i> | 21 | | 266 | 258 | | | | | |
| " " " " et <i>Juncus maritimus</i> | 22 | | 160 | 77 | 44 | 365 | | | |
| " " <i>Suaeda fruticosa</i> | 23 | | | 388 | | | | | |
| " " <i>Agropyrum acutum</i> et <i>Dorycnium gracile</i> | 24 | | | | | | | | |
| " " <i>Spartina versicolor</i> | 25 | | | | | | | | |
| " " <i>Sonchus maritimus</i> et <i>Juncus obtusiflorus</i> | 26 | | | | 224 | | | | |
| " " <i>Brachypodium phoenicoides</i> et <i>Plantago lanceolata</i> | 27 | | 388 | | | | | | |
| " " <i>Gaudinia fragilis</i> | 28 | | | | 140 | 228 | 266 | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Sonchus maritimus</i> | 29 | | | | 168 | 228 | | | |
| " " " " et <i>Scirpus tabernaemontani</i> | 30 | | 388 | | | | | | |
| " " <i>Oenanthe fistulosa</i> et <i>Polypogon maritimus</i> | 31 | | | 145 | 112 | 114 | | | |
| " " <i>Phragmites communis</i> et <i>Aster tripolium</i> | 32 | | | 64 | 187 | | | | |
| " " " " et <i>Scirpus maritimus</i> | 33 | | | | 37 | 152 | 999 | 999 | |

drainage interne est mauvais, parfois même très mauvais. Dans l'horizon de surface, la teneur en sel est très variable, mais reste inférieure à 40 g/l d'extrait à saturation. Dans l'horizon 30-70 cm, elle est inférieure à 30 g/l;

— *des prés salés secs*, trois critères écologiques permettent de différencier cette unité de la précédente : il n'y a pas de submersion ou celle-ci est accidentelle, le drainage interne y est bon à imparfait, la salinité de l'horizon de surface y est nettement plus faible pour l'ensemble des groupements.

c) *Les prairies humides faiblement salées*. Il s'agit de groupements traduisant l'action prépondérante des eaux douces sur les eaux salées. Souvent remplacées par les cultures, elles correspondent à la zone oligohaline. On les rencontre au pied des massifs dunaires ou le long des cours d'eaux qui vont se jeter dans les étangs saumâtres.

La salinité du sol est faible, les conditions hydriques variées, mais les submersions ne sont qu'accidentelles.

d) *Les roselières*. Le milieu est très humide avec une submersion périodique la plupart du temps supérieure à 6 mois, un drainage externe nul, un drainage interne mauvais ou très mauvais. Les conditions de salinité sont plus faibles que pour les enganes.

Chacun de ces biotopes est caractérisé en général par une unité phytosociologique du rang de l'ordre ou de la classe. Les exceptions que l'on observe, c'est-à-dire les associations que l'on pourrait considérer comme transgressives d'un biotope, correspondent à des groupements de transition qui posaient bien souvent des problèmes de classement avec les méthodes floristiques classiques.

Les enganes correspondent à l'ordre des *Salicornietalia*. Les prés salés se rattachent à l'ordre des *Juncetalia maritimi*. Les roselières appartiennent à la classe des *Phragmitetea*. Les prairies et jonçaias mésophiles regroupent un certain nombre d'associations appartenant aux classes des *Molinietea*, des *Thero Brachypodietea* et des *Arrhenatheretea*. Le nombre insuffisant d'observations que nous y avons effectuées nous incite à considérer l'individualité de ce biotope comme provisoire. La diversité des classes qui y sont représentées ne peut que nous confirmer dans cette idée. Au travers des subdivisions que nous avons redéfinies, il apparaît que le groupe écologique à *Obione portulacoides* et *Hordeum maritimum*, ainsi que le groupe écologique à *Plantago coronopus* ne peuvent être maintenus sous la forme où ils avaient été établis préalablement.

Les affinités des 5 espèces qui les constituent ne sont pas les mêmes dans les enganes et dans les prés salés. Nous sommes alors amené à considérer des regroupements différents pour l'une ou l'autre de ces unités.

Dans les enganes nous aurons :

- le groupe à *Hordeum maritimum* comprenant :

Hordeum maritimum

Plantago coronopus

- le groupe à *Obione portulacoides* comprenant :

Obione portulacoides

Glyceria festucaeformis.

Pour les prés salés, un nouveau type de regroupement au sein de ces 5 espèces, nous conduit à mettre en évidence :

- le groupe à *Bromus mollis* avec :

Bromus mollis

Plantago coronopus

Obione portulacoides

- le groupe à *Glyceria festucaeformis* avec :

Glyceria festucaeformis

Hordeum maritimum.

Avec ces nouveaux regroupements, les espèces ne présentent plus, pour la plupart, de liaisons très significatives dans les matrices de coefficient de corrélation de points sans les points à l'origine, ce qui est un argument en faveur de ce nouveau découpage (Tabl. XII).

Ces différences, dans la constitution des groupes au sein d'un même ensemble d'espèces peuvent avoir plusieurs explications.

a) *L'existence d'écotypes.*

Plantago coronopus L. présente de nombreuses variétés. Dans les prés salés, ses populations sont représentées par la subsp. *coronopus* (= subsp. *eu-coronopus* Pilger) et dans les enganes, par la subsp. *commutata* (Guss.) Pilger.

Dans la classe des *Salicornieta*, ce qui correspond à nos « enganes », GORENFLOT (1966) a signalé la présence de *Plantago coronopus* L. subsp. *commutata* (Guss.) Pilger, var. *rigida* Pilger, subvar. *rubescens* Pilger (= *Plantago coronopus* L. f. *minor* Br. Bl. et coll. 1952). D'après lui, ce taxon est tétraploïde ($2n = 20$). En ce qui nous concerne, les comptages effectués dans une population languedocienne, provenant du groupement à *Salicornia fruticosa* et *Plantago coronopus* ont révélé $2n = 10$. Il pourrait donc s'agir d'une forme diploïde qui se manifesterait en Languedoc.

Avec *Glyceria festucaeformis*, le problème est vraisemblablement de même nature. La systématique du genre *Glyceria* est difficile. Il existe deux espèces voisines : *Glyceria festucaeformis* et *G. convoluta*, difficile à distinguer. Les déterminations, au moment des relevés, ne se font pas toujours dans des conditions phénologiques idéales, ce qui peut induire en erreur. Cependant une étude comparative d'échantillons, prélevés au moment de la fructification,

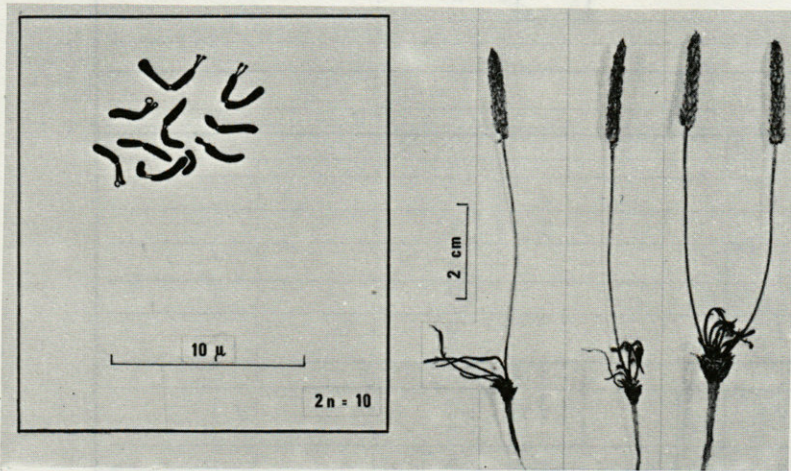


PLANCHE 1

Plantago coronopus L. ssp. *comutata* (Guss.) Pilger var. *rigida* Pilger. Les échantillons proviennent du groupement à *Salicornia fruticosa* et *Plantago coronopus*.

Préparation caryologique et dessin de Mme S. PUECH. Photo de Mr BARBRY.

dans les groupements d'enganes et dans les prés salés, ne révèle pas de différence. Des cultures comparées sont en cours.

b) Différences dans la nature des facteurs limitants.

Dans les enganes (Fig. 8 et 9).

Glyceria festucaeformis et *Obione portulacoides* évitent les stations sèches ou très humides. La profondeur de la nappe, durant les mois de juillet-août, doit se trouver entre 120 et 160 cm. Elles supportent des salinités élevées et ne sont limitées que pour des valeurs supérieures à 80-90 g/l d'extrait à saturation dans l'horizon superficiel.

Hordeum maritimum et *Plantago coronopus* indiquent des conditions de salinités inférieures à 40 g/l d'extrait à saturation pour l'horizon superficiel, 20 g/l pour l'horizon 30-70 cm, un drainage interne bon, pas de submersion périodique et une nappe située entre 120 et 160 cm en juillet-août.

Bromus mollis est très sensible aux valeurs élevées de la salinité. De même il se différencie très nettement de *Glyceria festucaeformis*, *Plantago coronopus*, *Hordeum maritimum* et *Obione portulacoides*, par son comportement vis-à-vis des facteurs hydriques. Dans ces conditions nous avons préféré l'exclure des groupes, d'autant qu'il est rare dans les enganes et ne semble y manifester aucune affinité sociologique particulière avec d'autres espèces.

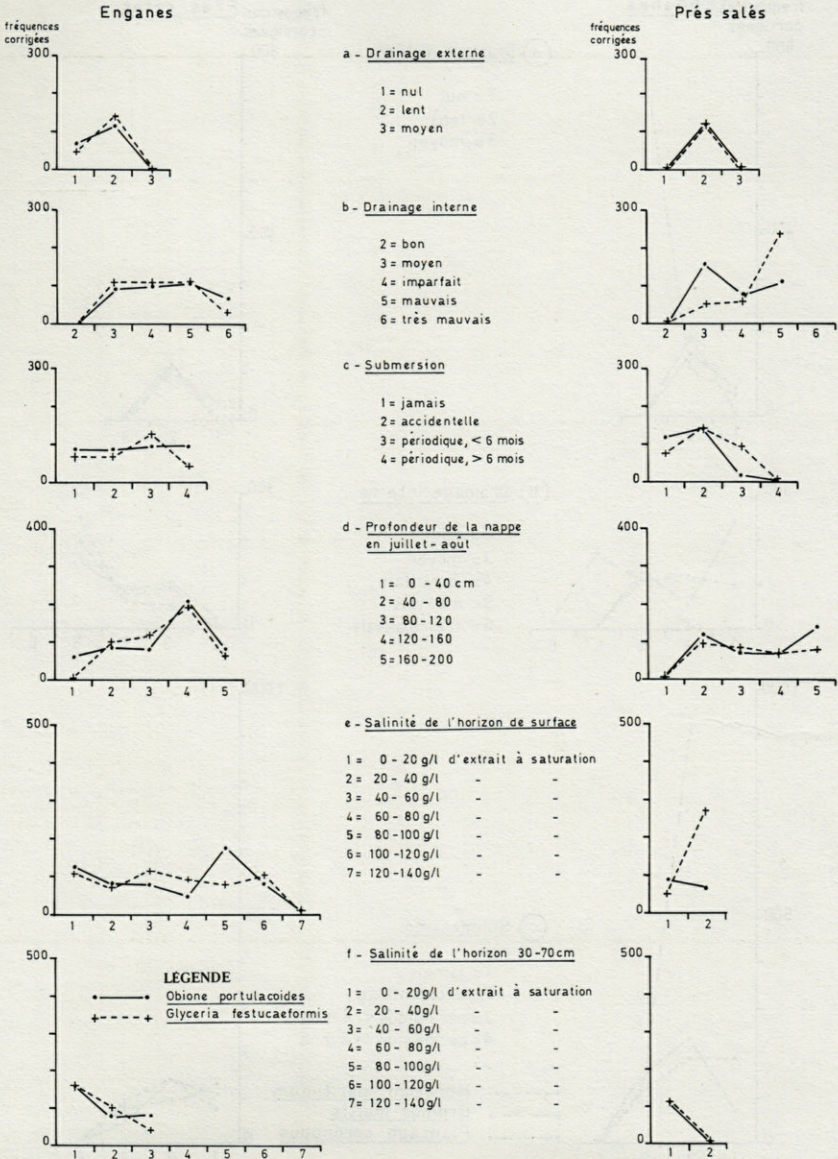


FIG. 8. — Caractéristiques écologiques d'*Obione portulacoides* et *Glyceria festucaeformis*.

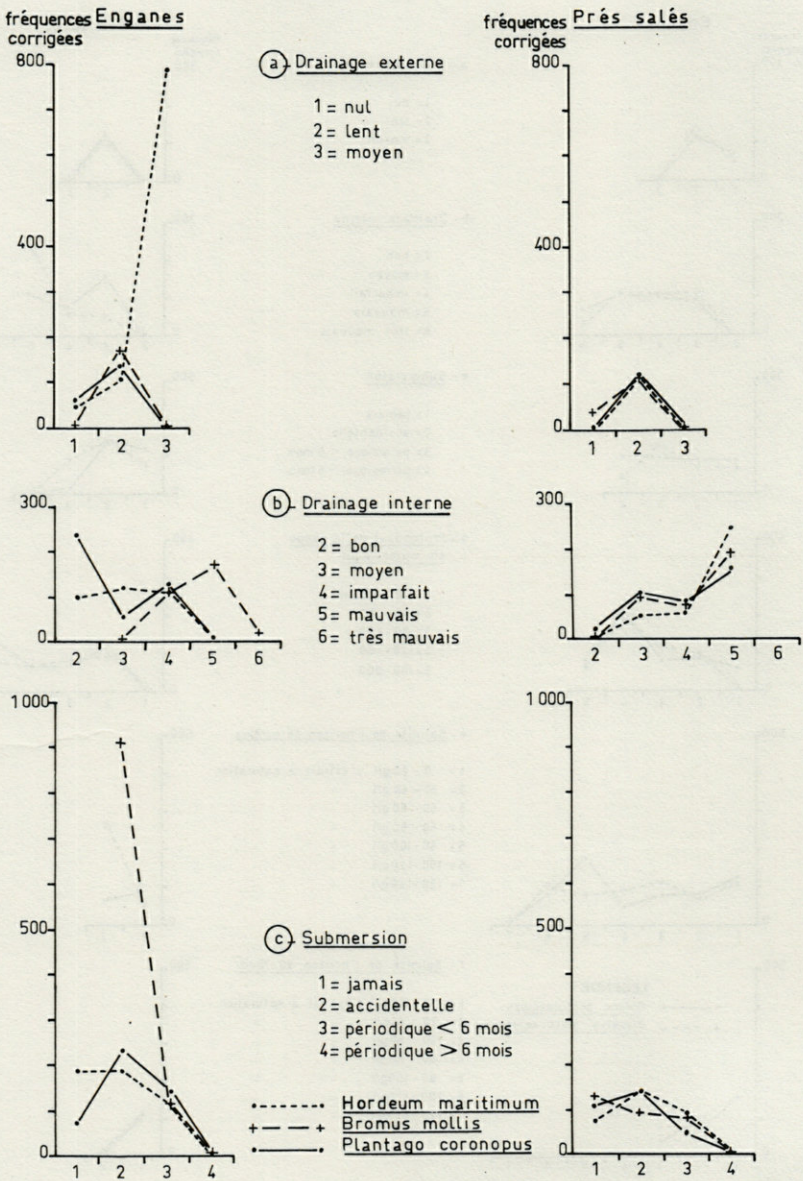


FIG. 9. — Caractéristiques écologiques d'*Hordeum maritimum*, *Bromus mollis* et *Plantago coronopus*.

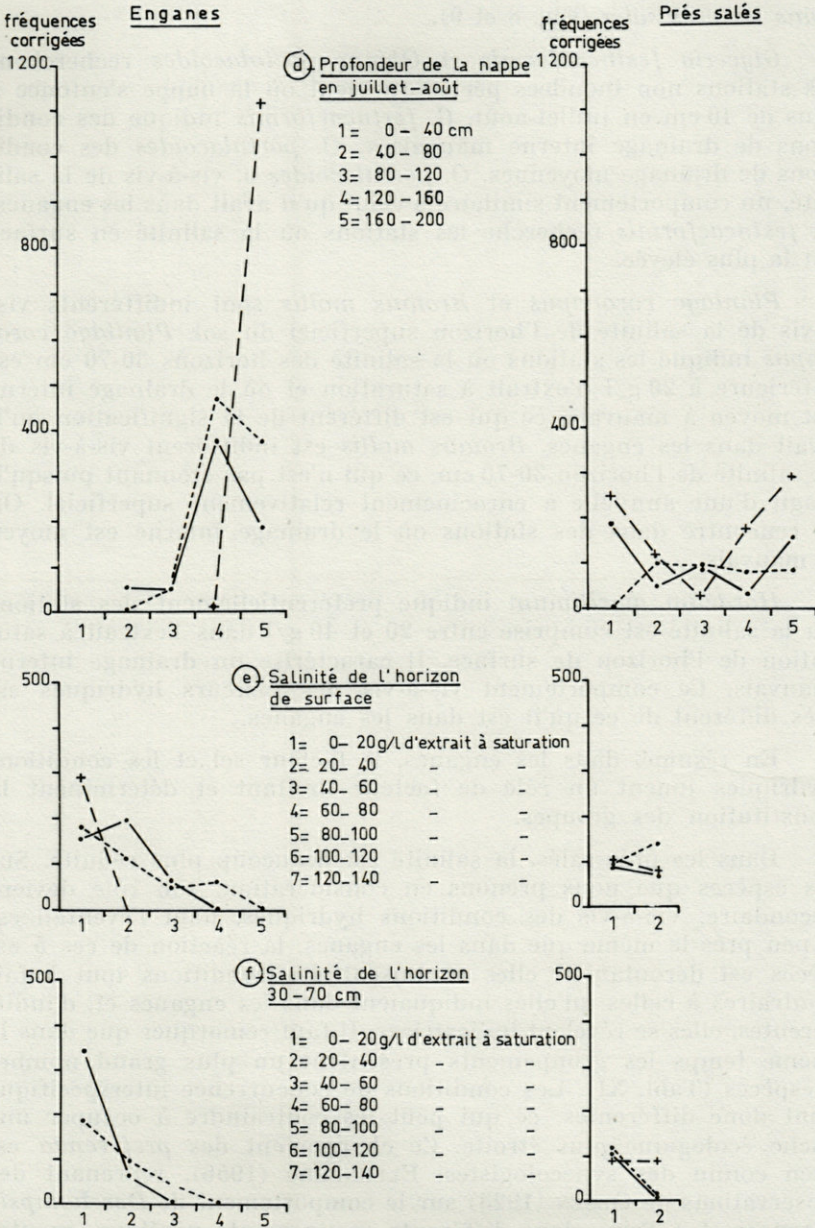


FIG. 9 (suite). — Caractéristiques écologiques d'*Hordeum maritimum*, *Bromus mollis* et *Plantago coronopus*.

Dans les prés salés (Fig. 8 et 9).

Glyceria festucaeformis et *Obione portulacoides* recherchent les stations non inondées périodiquement où la nappe s'enfonce à plus de 40 cm en juillet-août. *G. festucaeformis* indique des conditions de drainage interne mauvaises, *O. portulacoides* des conditions de drainage moyennes. *O. portulacoides* a, vis-à-vis de la salinité, un comportement similaire à celui qu'il avait dans les enganes. *G. festucaeformis* recherche les stations où la salinité en surface est la plus élevée.

Plantago coronopus et *Bromus mollis* sont indifférents vis-à-vis de la salinité de l'horizon superficiel du sol. *Plantago coronopus* indique les stations où la salinité des horizons 30-70 cm est inférieure à 20 g/l d'extrait à saturation et où le drainage interne est moyen à mauvais, ce qui est différent de la signification qu'il avait dans les enganes. *Bromus mollis* est indifférent vis-à-vis de la salinité de l'horizon 30-70 cm, ce qui n'est pas étonnant puisqu'il s'agit d'une annuelle à enracinement relativement superficiel. On le rencontre dans des stations où le drainage interne est moyen à mauvais.

Hordeum maritimum indique préférentiellement des stations où la salinité est comprise entre 20 et 40 g/l dans l'extrait à saturation de l'horizon de surface. Il caractérise un drainage interne mauvais. Ce comportement vis-à-vis des facteurs hydriques est très différent de ce qu'il est dans les enganes.

En résumé, dans les enganes, le facteur sel et les conditions hydriques jouent un rôle de facteur limitant et déterminent la constitution des groupes.

Dans les prés salés, la salinité est beaucoup plus réduite. Sur les espèces que nous prenons en considération, son rôle devient secondaire. Vis-à-vis des conditions hydriques, dont l'éventail est à peu près le même que dans les enganes, la réaction de ces 5 espèces est déroutante : elles traduisent des conditions tout à fait contraires à celles qu'elles indiquaient dans les enganes et, d'indifférentes, elles se révèlent indicatrices. Il faut remarquer que dans le même temps les groupements présentent un plus grand nombre d'espèces (Tabl. XI). Les conditions de concurrence interspécifique sont donc différentes, ce qui peut les contraindre à occuper une niche écologique plus étroite. Ce changement des *preferenda* est bien connu des synécologistes. ELLENBERG (1956), reprenant des observations de OLSEN (1923) sur le comportement de *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., dans différents groupements végétaux, montre que son optimum vis-à-vis du pH change selon les autres caractéristiques de l'environnement et, en particulier, selon les conditions

de concurrence. Nous aurions ici un exemple du même genre, portant sur plusieurs espèces, dont les conséquences se font sentir sur la composition des groupes écologiques.

2.5. INTERPRÉTATION DE L'ÉCOLOGIE DES GROUPEMENTS, A PARTIR DES GROUPE ÉCOLOGIQUES.

Le groupement étant constitué par une combinaison originale de groupes écologiques et d'espèces indicatrices (Tabl. XI), il est possible de reconstituer les caractères du milieu qu'il occupe en

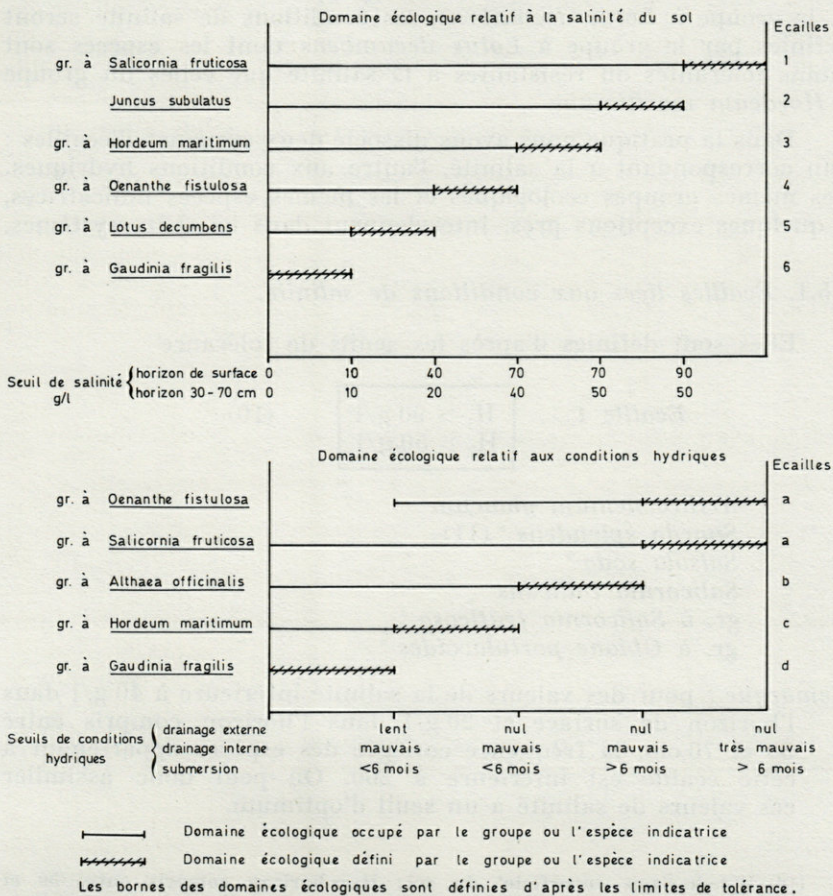


FIG. 10. — Exemples de disposition en « écailles » pour quelques groupes écologiques.

connaissant le domaine écologique de chaque groupe ou de chaque espèce indicatrice.

En ce qui concerne les conditions de salinité et d'humidité les profils écologiques des espèces suggèrent une disposition en « écailles » (GODRON, 1967) les seuils correspondant au maximum de salinité ou d'humidité étant les mieux marqués. Nous indiquons le principe de cette disposition dans la figure 10. Elle nous conduit à définir une hiérarchie dans les groupes et les espèces indicatrices. C'est ainsi que dans un groupement, les conditions de milieu seront traduites par le groupe ou l'espèce traduisant le seuil de plus faible salinité ou de moindre humidité. Par exemple, dans un groupement où seraient simultanément présents le groupe à *Hordeum maritimum* et le groupe à *Lotus decumbens*, les conditions de salinité seront définies par le groupe à *Lotus decumbens* dont les espèces sont moins tolérantes ou résistantes à la salinité que celles du groupe à *Hordeum maritimum*.

Dans la pratique nous avons dissocié deux systèmes d'écailles : l'un correspondant à la salinité, l'autre aux conditions hydriques. Les mêmes groupes écologiques et les mêmes espèces indicatrices, à quelques exceptions près, interviennent dans les deux systèmes.

2.5.1. Écailles liées aux conditions de salinité.

Elles sont définies d'après les seuils de tolérance

$$\text{Ecaille 1} \quad \boxed{\begin{array}{l} H_1 > 90 \text{ g/l} \\ H_2 > 50 \text{ g/l} \end{array}} \quad (10)$$

Arthrocnemum glaucum

Suaeda splendens ° (11)

Salsola soda °

Salicornia radicans

gr. à *Salicornia fruticosa* °

gr. à *Obione portulacoides* °

Remarque : pour des valeurs de la salinité inférieure à 40 g/l dans l'horizon de surface et 20 g/l dans l'horizon compris entre 30 et 70 cm, la fréquence corrigée des espèces appartenant à cette écaille est inférieure à 200. On peut donc assimiler ces valeurs de salinité à un seuil d'optimum.

(10) H_1 = horizon superficiel du sol; H_2 = horizon compris entre 30 et 70 cm de profondeur. Les salinités sont mesurées dans l'extrait à saturation.

(11) Les espèces ou les groupes marqués d'un (°) correspondent également à des écailles liées aux conditions hydriques (cf. ci-dessous et Tabl. XIII).

TABLEAU XII

Degrés de signification des coefficients de corrélation de points « sans les points à l'origine », pour différents groupes écologiques contenant : *Bromus mollis*, *Plantago coronopus*, *Obione portulacoides*, *Hordeum maritimum* et *Glyceria festucaeformis*.

a - ENSEMBLE DES RELEVÉS

Groupe à *Plantago coronopus*

| | <i>Bromus mollis</i> | <i>Plant. coronop.</i> |
|---------------------------|----------------------|------------------------|
| | | |
| <i>Bromus mollis</i> | | |
| <i>Plantago coronopus</i> | X X | |

Groupe à *Obione portulacoides*

| | <i>Horde mariti.</i> | <i>Obione portul.</i> | <i>Glyceria festucae</i> |
|--------------------------------|----------------------|-----------------------|--------------------------|
| | | | |
| <i>Hordeum maritimum</i> | | | |
| <i>Obione portulacoides</i> | X X | | |
| <i>Glyceria festucaeformis</i> | X X | X X | |

b - ENGANES

Groupe à *Hordeum maritimum*

| | <i>Plant. coronop.</i> | <i>Horde mariti.</i> |
|---------------------------|------------------------|----------------------|
| | | |
| <i>Plantago coronopus</i> | | |
| <i>Hordeum maritimum</i> | N.S. | |

Groupe à *Obione portulacoides*

| | <i>Obione portul.</i> | <i>Glyceria festucae</i> |
|--------------------------------|-----------------------|--------------------------|
| | | |
| <i>Obione portulacoides</i> | | |
| <i>Glyceria festucaeformis</i> | X | |

c - PRES SALÉS ET ROSELIERES

Groupe à *Bromus mollis*

| | <i>Bromus mollis</i> | <i>Plant. coronop.</i> | <i>Obione portul.</i> |
|-----------------------------|----------------------|------------------------|-----------------------|
| | | | |
| <i>Bromus mollis</i> | | | |
| <i>Plantago coronopus</i> | X | | |
| <i>Obione portulacoides</i> | X | X X | |

Groupe à *Glyceria festucaeformis*

| | <i>Glyceria festucae.</i> | <i>Horde. mariti.</i> |
|--------------------------------|---------------------------|-----------------------|
| | | |
| <i>Glyceria festucaeformis</i> | | |
| <i>Hordeum maritimum</i> | N.S. | |

Remarque : tous les coefficients ont des valeurs négatives.

N.S. = non significatif

X = significatif (P=0,95)

X X = très significatif (P=0,99)

$$\begin{array}{l} \text{Ecaïlle 2} \\ H_1 = 70 \text{ à } 90 \text{ g/l} \\ H_2 = 30 \text{ à } 50 \text{ g/l} \end{array}$$

Juncus subulatus °
Juncus maritimus
Atriplex hastata
Limonium vulgare °

$$\begin{array}{l} \text{Ecaïlle 3} \\ H_1 = 40 \text{ à } 70 \text{ g/l} \\ H_2 = 40 \text{ à } 50 \text{ g/l} \end{array}$$

gr. à *Hordeum maritimum* °
 gr. à *Aeluropus littoralis* °

$$\begin{array}{l} \text{Ecaïlle 4} \\ H_1 = 40 \text{ à } 70 \text{ g/l} \\ H_2 = 20 \text{ à } 40 \text{ g/l} \end{array}$$

gr. à *Phragmites communis* °
 gr. à *Oenanthe fistulosa* °
 gr. à *Agropyrum elongatum* °

$$\begin{array}{l} \text{Ecaïlle 5} \\ H_1 = 10 \text{ à } 40 \text{ g/l} \\ H_2 = 10 \text{ à } 20 \text{ g/l} \end{array}$$

gr. à *Juncus gerardi* °
 gr. à *Bromus mollis* °
 gr. à *Glyceria festucaeformis* °
 gr. à *Aster squamatus* °
 gr. à *Lotus decumbens* °
 gr. à *Althaea officinalis* °

$$\begin{array}{l} \text{Ecaïlle 6} \\ H_1 < 10 \text{ g/l} \\ H_2 < 10 \text{ g/l} \end{array}$$

gr. à *Gaudinia fragilis* °

2.5.2. Écaïlles liées aux conditions hydriques.

Elles sont définies d'après les seuils de tolérance. Les subdivisions à l'intérieur des écaïlles correspondent à des différences dans l'optimum de fréquence des espèces.

Ecaille a

| | |
|------|----------------------|
| D.e. | nul |
| D.i. | très mauvais |
| Sub. | périodique, > 6 mois |

(12)

- a 1 — Ces conditions correspondent à l'optimum des espèces
gr. à *Salicornia fruticosa* + (13)
gr. à *Phragmites communis* +
- a 2 — Les espèces ont un optimum pour un drainage interne mauvais
gr. à *Oenanthe fistulosa* +
Juncus subulatus +
Salsola soda
gr. à *Aeluropus littoralis* +
- a 3 — L'optimum se situe à la fois pour un drainage interne mauvais et une submersion périodique inférieure à 6 mois/an
Suaeda splendens +
- a 4 — Les espèces ont leur optimum pour des conditions hydriques moins sévères (D.e. lent, D.i. mauvais, subm. inférieure à 6 mois/an)
gr. à *Juncus gerardi* +
gr. à *Obione portulacoides* +
Limonium vulgare +

Ecaille b

| | |
|------|----------------------|
| D.e. | nul |
| D.i. | mauvais |
| Sub. | périodique, > 6 mois |

- gr. à *Althaea officinalis* +
gr. à *Agropyrum elongatum* +

Ecaille c

| | |
|------|----------------------|
| D.e. | nul |
| D.i. | mauvais |
| Sub. | périodique, < 6 mois |

- gr. à *Hordeum maritimum* +

(12) D.e. = drainage externe; D.i. = drainage interne; Sub = submersion.

(13) Les espèces ou les groupes marqués d'une croix (+) correspondent également à des écailles liées aux conditions de salinité (cf. ci-dessus et Tableau XIII).

TABLEAU XIII
Ecailles liées aux conditions de salinité.

ECAILLES LIEES AUX CONDITIONS DE SALINITE

| Nos | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|-----|---|--|--------------------------------|-----------------------------------|--|--------------------------------|
| a | 1 | gr. à <i>Salicornia fruticosa</i> <i>Salsola soda</i> | | | gr. à <i>Phragmites communis</i> | |
| | 2 | | <i>Juncus subulatus</i> | gr. à <i>Aeluropus littoralis</i> | gr. à <i>Oenanthe fistulosa</i> | |
| | 3 | <i>Suaeda splendens</i> | | | | |
| | 4 | gr. à <i>Obione portulacoides</i> | <i>Limonium vulgare</i> | | | gr. à <i>Juncus gerardi</i> |
| b | | | | gr. à <i>Agropyrum elongatum</i> | gr. à <i>Althaea officinalis</i> | |
| | | | gr. à <i>Hordeum maritimum</i> | | | |
| d | 1 | | | | | |
| | 2 | | | | gr. à <i>Bromus mollis</i> gr. à <i>Glyceria festucaeformis</i> gr. à <i>Lotus decumbens</i> | |
| | 3 | | | | gr. à <i>Aster squamatus</i> | gr. à <i>Gaudinia fragilis</i> |

TABLEAU XIII
Ecailles liées aux conditions de salinité.

Écaille d

| | |
|------|----------------------|
| D.e. | nul |
| D.i. | mauvais |
| Sub. | périodique, < 6 mois |

- d 1 — Ces conditions correspondent à l'optimum des espèces.
Spergularia salina
- d 2 — Les espèces sont plus fréquentes dans les stations où la submersion n'est qu'accidentelle.
gr. à *Bromus mollis* +
gr. à *Glyceria festucaeformis* +
gr. à *Lotus decumbens* +
- d 3 — Les espèces sont plus fréquentes lorsque le drainage interne est meilleur (du type « imparfait ») et la submersion accidentelle.
gr. à *Aster squamatus* +
gr. à *Gaudinia fragilis* +

Par suite d'une certaine corrélation entre facteurs hydriques et de salinité, on ne rencontre pas toutes les combinaisons entre les écailles (Tabl. XIII). Aux salinités élevées correspondent des groupes indiquant des milieux relativement humides et aux milieux plus secs, des groupes caractérisant des faibles salinités.

CONCLUSION

Le groupe écologique comprend l'ensemble des espèces dont l'intersection des niches écologiques présente une partie commune. Il ne peut avoir qu'une valeur locale.

Malgré cet handicap le groupe écologique présente un intérêt pratique puisqu'il permet de mettre en évidence les principaux facteurs qui déterminent la composition floristique du groupement.

Dans les milieux que nous avons étudiés les espèces se classent plus en fonction de leur tolérance (ou de leur résistance) à l'excès de sels ou d'humidité qu'en fonction de leurs affinités vis-à-vis de ces 2 facteurs. Il s'en suit une disposition « en écailles » des groupes. Le groupe ou les espèces indicatrices les plus tolérantes (ou résistantes) seront à retenir en priorité pour définir les caractéristiques écologiques du groupement.

ZUSAMMENFASSUNG

Nachdem wir in einem früheren Artikel die Biotope entlang der Küsten des Languedoc und der Camargue charakterisiert haben, versuchen wir in der vorliegenden Arbeit unter Verwendung des Begriffs der ökologischen Gruppe zu erklären, wie sich die Pflanzen gegenüber den hauptsächlich edaphischen Faktoren verhalten.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUCAUD, J., 1972. Caractéristiques éco-physiologiques et aspects particuliers du métabolisme azoté de deux écotypes de *Suaeda maritima* (L.) Dum. (*S. m. macrocarpa*, Moq. et *S. m. flexilis*, Focke) en relation avec leur halophilie. *Thèse Doc., Caen, A.O.* 6563 : 207 p.
- BRAUN-BLANQUET, J., N. ROUSSINE & R. NÈGRE, 1952. Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. C.N.R.S., Paris : 297 p.
- CORILLION, R. & A. DIZERBO, 1952. Sur la présence du *Salicornia fruticosa* L. dans le N.W. de la France. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 99 (1-3) : 58-60.
- CORRE, J.-J., 1970. La méthode des « transects » dans l'étude de la végétation littorale. *Bull. Acad. Soc. lorr. sc.*, 9 (1) : 59-79.
- DAGNÉLIE, P., 1960. Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. *Bull. Serv. Carte phytogéogr.*, série B, 5 (1) : 7-71.
- DAJOZ, R., 1970. Précis d'écologie. Dunod, Paris, 357 p.
- ELLENBERG, H., 1956. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Einführung in die Phytologie von H. Walter. Band IV. Grundlagen der Vegetationsliederung. I. Teil. Eug. Ulmer, Stuttgart, 136 p.
- GODRON, M., 1966 (a). Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *Oecol. Plant.*, 1 (2) : 187-197.
- GODRON, M., 1966 (b). Essai d'application de quelques éléments simples de la théorie de l'information à l'étude de la structure et de l'homogénéité de la végétation. *Thèse de docteur-ingénieur, Montpellier*, 67 p. ronéo.
- GODRON, M., 1967. Les groupes écologiques imbriqués en « écailles ». *Oecol. Plant.*, 2 (3) : 217-226.
- GODRON, M., 1971. Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux. *Thèse d'Etat, Montpellier*, 247 p. ronéo.
- GODRON, M., Ph. DAGET, L. EMBERGER, G. LONG, E. LE FLOC'H, J. POISSONET, Ch. SAUVAGE & J. P. WACQUANT, 1968. Code pour le relevé méthodologique de la végétation et du milieu. C.N.R.S., Paris, 292 p.

- GODRON, M., J. L. GUILLERM, F. ROMANE & L. SABATO-PIZZINI, 1969. Sur l'interprétation des matrices de coefficients de corrélation en phytosociologie. *Oecol. Plant.*, 4 (1) : 15-26.
- GORENFLOT, M., 1966. Caryologie d'espèces méditerranéennes et sahariennes du genre *Plantago* L. *C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci. Paris*, série D, 262, (8) : 878-881.
- GOUNOT, M., 1958. Contribution à l'étude des groupements végétaux mesocoles et rudéraux de la Tunisie. *Ann. Serv. Bot. Agron. Tunisie*, 31 : 1-282.
- GOUNOT, M., 1969. Méthodes d'études quantitative de la végétation. Masson et Cie, Paris, 314 p.
- GUILLERM, J. L., 1969. Relations entre la végétation spontanée et le milieu dans les terres cultivées du Bas-Languedoc. *Thèse de spécialité, Montpellier*, 155 p. ronéo.
- GUINOCHET, M., 1967. L'écologie végétale : quelques remarques sur ses fondements et ses objectifs. *Mises à jour scientifiques*, 1 : 387-402.
- GUINOCHET, M., 1973. Phytosociologie. Masson et Cie, Paris, 227 p. + carte.
- LACOSTE, A., 1972. La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes-maritimes). Application de l'analyse multidimensionnelle aux données floristiques et écologiques. *Thèse Doct., Paris, C.N.R.S. AO 7196*, 295 p. ronéo.
- LIEBIG, J., 1841. Chimie organique appliquée à la physiologie végétale et à l'agriculture. Traduit par Ch. Gerhardt - Fortin, Masson et Cie, Paris, 392 p.
- LONG, G., 1957. La « 3 step method ». Description sommaire et possibilités d'utilisation pour l'observation permanente de la végétation. *Bull. Serv. Carte phytogéogr.*, série B, 2, (1) : 35-43.
- OLSEN, C., 1923. Studies in hydrogen-ion concentration of the soil and its significance to the vegetation, especially to the natural distribution of plants. *C. r. Trav. Lab. Carlsberg*, 15, (1) : 1-166.
- TALLON, G., 1930 à 1959. Observations botaniques. Actes de la Réserve de Camargue.

Reçu le 4 novembre 1977.

**DONNÉES ÉCOLOGIQUES ET BIOMÉTRIQUES
SUR *TRICHAPHAENOPS CERDONICUS* ABEILLE
DU JURA FRANÇAIS
(COLÉOPTÈRE TRECHINAE TROGLOBIE)**

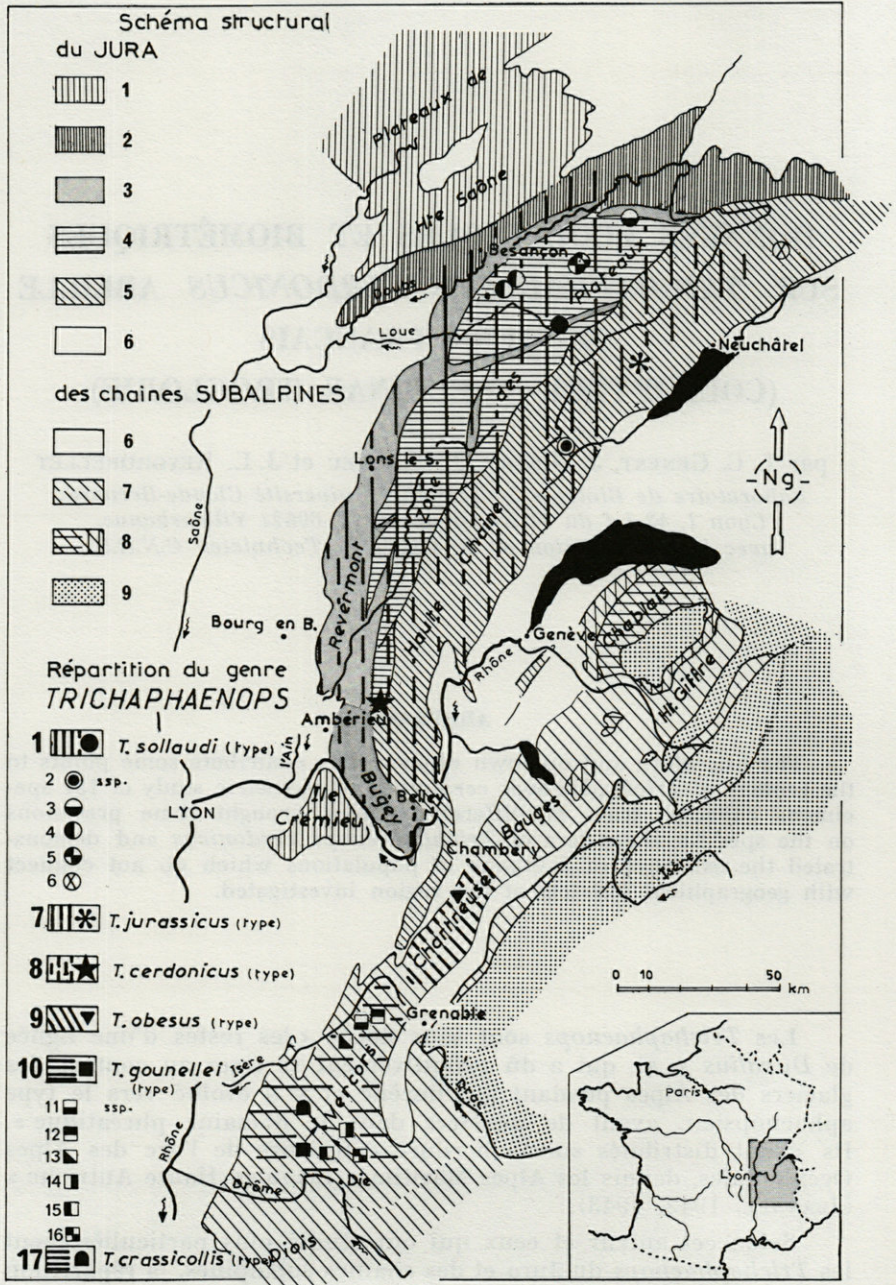
par L. C. GENEST, J. GIBERT, J. MATHIEU et J. L. REYGROBELLET
*Laboratoire de Biologie Souterraine, Université Claude-Bernard,
Lyon I, 43 bd du 11 Novembre 1918, 69621 Villeurbanne.
avec la collaboration de R. LAURENT, Technicien C.N.R.S.*

ABSTRACT

The litterature and our own observations contribute some points to the ecology of *Trichaphaenops cerdonicus*. A biometric study of 131 specimens collected from 17 different stations brought some precisions on the specific characters of *Trichaphaenops cerdonicus* and demonstrated the existence of 3 groups of populations which do not connect with geographical districts of the region investigated.

Les *Trichaphaenops* sont sans doute « les restes d'une lignée de *Duvalius s. st.* qui a dû primitivement se fixer au contact des glaciers des Alpes pendant le Pliocène et y a évolué vers le type *aphaenopsien*, avant de pénétrer dans le domaine phréatique ». Ils « sont distribués sur la bordure extérieure de l'arc des Alpes Occidentales, depuis les Alpes Maritimes jusqu'en Haute Autriche » (JEANNEL, 1942, 1943).

Selon cet auteur et ceux qui ont étudié plus particulièrement les *Trichaphaenops* du Jura et des chaînes subalpines, la répartition



géographique des espèces dans cette région se présente comme suit (Fig. 1) :

- au sud, dans le massif du Vercors : *T. gounellei* Bedel, *T. crassicolis* Jeannel;
- au sud-est, en Grande-Chartreuse : *T. obesus* Abeille;
- au centre, dans le Jura méridional (zone plissée) : *T. cerdonicus* Abeille;
- au nord, dans la zone des plateaux : *T. sollaudi* Jeannel;
- au nord-est, dans le Jura suisse : *T. jurassicus* Sermet.

Or ces massifs calcaires, bien individualisés du point de vue géographique, ne sont en fait pas isolés les uns des autres sur le plan géologique. En effet, à son extrémité méridionale, le faisceau de plis du Jura se rétrécit en s'incurvant vers l'est. En même temps, il s'enfouit sous le bassin *miocène* périalpin, qu'il recoupe obliquement entre Genève et Voiron (Fig. 1). Le passage du Jura aux

FIG. 1. — Schéma structural du Jura et des chaînes subalpines (DEBELMAS, 1976). 1 : Jura « tabulaire » (plateaux de Haute-Saône et île de Crémieu); 2 : avant-monts et collines préjurassiennes; 3 : faisceaux plissés du Jura externe; 4 : zone des plateaux (faciès jurassien); 5 : haute chaîne (faciès jurassien); 6 : dépressions tertiaires et quaternaires; 7 : chaînes subalpines septentrionale et méridionale; 8 : Préalpes de Savoie; 9 : massifs cristallins, roches métamorphiques.

Aires de répartition actuelles des différentes espèces de *Trichaphaenops* :

1. *Trichaphaenops sollaudi* Jeannel, 1916. Station type : grotte des Faux-Monnayeurs, Mouthier-Hautepierre (Doubs).
2. *T.s. sermeti* Jeannel, 1948. Station type : grotte des Fées, Vallorbe, Canton de Vaud, Suisse.
3. *T.s. dubisiensis* Cabidoche, 1968. Station type : Paume de Sancey, Sancey-le-Long (Doubs).
4. *T.s. maueri* Jeannel, 1955. Station type : grotte des Cavottes, Montrond-le-Château (Doubs).
5. *T.s. maireyi* Jeannel, 1953. Station type : gouffre du Morey; Vercel (Doubs).
6. *T.s. helveticus* Jeannel, 1950. Station type : grotte de Lajoux, Moutier, Canton de Berne, Suisse.
7. *Trichaphaenops jurassicus* Sermet, 1960. Station type : grotte de Vers-chez-le-Brandt, canton de Neuchâtel, Suisse.
8. *Trichaphaenops cerdonicus* Abeille, 1903. Station type : grotte de la Tière, Cerdon (Ain).
9. *Trichaphaenops obesus* Abeille, 1886. Station type : grotte du Guiers-Vif, Saint-Même, Saint-Pierre-d'Entremont (Isère).
10. *Trichaphaenops gounellei* Bedel, 1879. Station type : grotte du Brudour, Bouvante (Drôme).
11. *T.g. annae* Jeannel, 1949. Station type : grotte de la Ture, Autrans (Isère).
12. *T.g. lavignei* Jeannel, 1955. Station type : gouffre Berger, Engins (Isère).
13. *T.g. attenuatus* Jeannel, 1949. Station type : grotte de Pré-l'étang, Presles, Isère.
14. *T.g. gracilis* Jeannel, 1950. Station type : grotte de La Luire, St.-Aignan (Drôme).
15. *T.g. claudinae* Laneyrie, 1967. Station type : Baume Cervière, Vassieux-en-Vercors (Drôme).
16. *T.g. argodi* Abeille, 1886 ? Station type : grotte des Ferrières, La Chapelle-en-Vercors (Drôme).
17. *Trichaphaenops crassicolis* Jeannel, 1949. Station type : grotte du Brudour, Bouvante (Drôme).

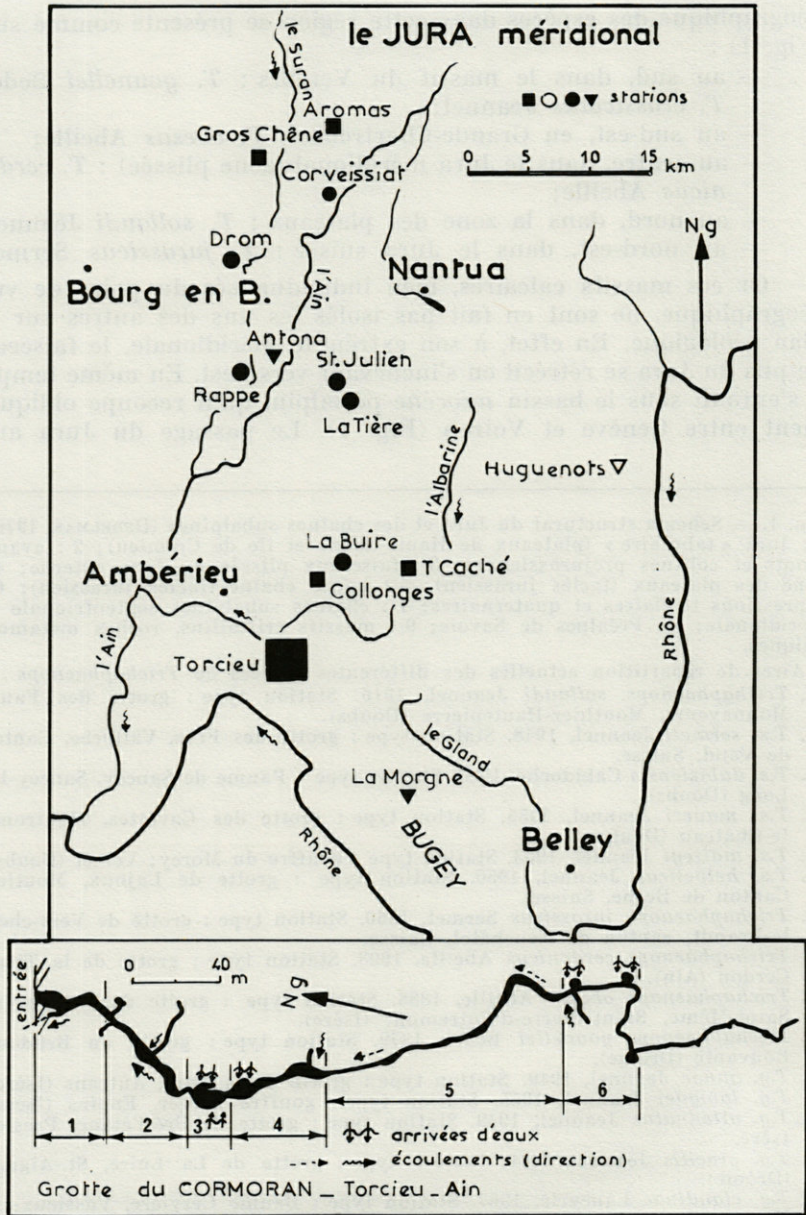


Fig. 2. — Répartition de *Trichaphaenops cerdonicus* dans le Jura méridional. Zonation de la grotte du Cormoran définie par GIBERT *et coll.* (1975).

chaînes subalpines se fait par des plis anticlinaux (DEBELMAS, 1974). Ainsi, à une certaine époque, *Trichaphaenops* avait-il la possibilité de coloniser toutes ces régions calcaires qui étaient en rapport étroit les unes avec les autres. Mais, récemment, certains obstacles (comme les vallées des grands cours d'eau Rhône et Isère) ont pu isoler des populations qui auraient ainsi évolué selon les conditions propres du milieu.

Le matériel récolté par nous dans le Jura méridional, ou mis à notre disposition (131 individus), nous a conduits dans un premier temps à étudier plus particulièrement *T. cerdonicus*, décrit par ABEILLE DE PERRIN (1903) (1), et replacé dans la classification des Trechinae par JEANNEL en 1926.

La première aire de répartition géographique de cette espèce a été établie par GENEST (1971) (2), puis complétée par BOUVET et MICHALON (1972) qui dénombrèrent 15 lieux de capture. Actuellement 20 stations nous sont connues (Fig. 2), constituant une aire qui repose sur un ensemble géologique très homogène correspondant aux faisceaux plissés du Jura externe : faisceau d'Ambérieu ou de Portes, Mollard Dedon; faisceau du Revermont (DEBELMAS, 1974).

Au nord, aucune limite géologique précise ne permet de séparer les aires de répartition des espèces *T. cerdonicus* et *T. solaudi*. Par contre, les limites sud et est semblent matérialisées par le Rhône actuel (GENEST, 1971; BOUVET et MICHALON, 1972). Mais nous ne possédons pas assez de données sur les régions jurassiques situées sur la rive gauche de ce fleuve (Fig. 2) pour avoir une idée précise sur la répartition globale des espèces de *Trichaphaenops*. De nouvelles prospections seront nécessaires dans ces régions afin de montrer si la distribution en est réellement très discontinue comme le pensait JEANNEL (1926), ou si les études biospéléologiques sont encore insuffisantes pour pouvoir tirer des conclusions valables.

Les stations de *T. cerdonicus* sont répertoriées par commune (Tab. I). Parmi elles, la grotte du Cormoran (Dorvan, Ain) s'est avérée la plus intéressante (GIBERT et coll., 1975 a). Elle nous permet de préciser certains aspects de l'écologie de ce Coléoptère troglobie et surtout d'envisager une étude biométrique pour caractériser cette espèce à partir de critères autres que ceux, essentiellement morphologiques, utilisés jusqu'alors.

(1) A partir d'un exemplaire capturé dans la grotte de la Tière, Cerdon.

(2) Rappelons que *Trichaphaenops* est le seul Trechinae peuplant les massifs karstiques du Jura méridional.

TABLEAU I

Lieux de capture de Trichaphaenops cerdonicus connus. Pour chaque station, la séquence est la suivante :

n° : numéro de la station porté sur la carte; appellation et nom de la commune; coordonnées Lambert; référence bibliographique ou nom du récolteur; nombre d'individus en notre possession (N).

| N° Appellations, communes | Coordonnées Lambert | Bibliographie ou récolteurs | N |
|---|---------------------|-----------------------------|----|
| 1 Trou du Gros Chêne, Chavanne-s/Suran | 837,08;144,70;320 | TURQUIN et coll, 1973 | 4 |
| 2 Grotte de Corveissiat, Corveissiat | 842,62;142,93;380 | BOUVET, MICHALON, 1972 | 3 |
| 3 Grotte de Jasseron, Jasseron | 831,62;139,18;310 | S.D.F. (B.R.G.M. n° 1890) | 0 |
| 4 Tunnel de Drom, Drom | 834,08;138,14;315 | BOUVET et Coll., 1972 | 2 |
| 5 Puits de Rappe, Neuville-s/Ain | 834,44;127,44;300 | TURQUIN, 1971 | 2 |
| 6 Gouffre d'Antona, Meyriat | 837,24;129,30;420 | TURQUIN et coll., 1973 | 16 |
| 7 Grotte de Challes, Challes la Montagne | 842,45;129,70;600 | BOUVET et MICHALON, 1972 | 0 |
| Grotte de la Balmette, Challes la Montagne ⁽¹⁾ | 842,45;129,45;600 | BOUVET et TURQUIN, 1975 | |
| 8 Grotte St-Julien, Labalme-s/Cerdon | 842,85;126,50;550 | TURQUIN, BOUVET | 1 |
| 9 Grotte de la Tière, Labalme-s/Cerdon | 842,90;125,15;550 | GENEST, 1971 | 6 |
| 10 Gouffre Caché, Lacoux | 847,84;111,87;889 | GENEST, 1971 | 2 |
| 11 Grotte de la Bruire, Oncieux | 843,59;112,59;660 | GENEST, TURQUIN | 2 |
| 12 Grotte de Collonge, St-Rambert en Bugey | 841,60;112,25;670 | TREFFORT, 1968 | 2 |
| 13 Grotte du Cormoran, Dorvan | 838,20;105,42;540 | GIBERT et Coll., 1975 a | 66 |
| 14 Gouffre de la Morgne, Lompnas | 847,17;96,75;855 | PARRIAT, 1966 ; G.S. Fac | 9 |
| 15 Source de la Grotte Jean, Lochieu | 867,14;109,60;1 120 | BERTRAND, 1972 | 0 |
| 16 Grotte du Crochet, Torcieu | 838,00;106,11;440 | GIBERT et Coll., 1975 b | 1 |
| 17 Grotte du Pissoir, Torcieu | 838,47;106,49;310 | GIBERT et Coll., 1975 b | 3 |
| 18 Gouffre de Lent, Torcieu | 339,33;106,91;625 | GIBERT et Coll., 1975 b | 7 |
| 19 Grotte des Huguenots, Craz | 865,44;120,30;515 | BOURNE, 1973 | 4 |
| 20 Cabourne d'Aromas, Aromas | 843,22;149,76;535 | TURQUIN et Coll., 1975 | 1 |

(1) Malgré les deux appellations différentes, il s'agit de la même grotte.

I. — DONNÉES ÉCOLOGIQUES
SUR *TRICHAPHAENOPS CERDONICUS*
DE LA GROTTÉ DU CORMORAN

Nos connaissances sur l'écologie de ce Trechinae sont encore aujourd'hui très restreintes et basées exclusivement sur des observations occasionnelles dans quelques grottes.

JEANNEL (1942, 1943, 1950) caractérisait les *Trichaphaenops* de « phréatobies », « spécialisés dans les zones des inondations souterraines du cœur des massifs calcaires ». Ses idées ont été reprises par SOLLAUD (1936), PARRIAT (1967) et TREFFORT (1968). Les travaux de SERMET (1960) et LANEYRIE (1967) ont contribué à élargir la connaissance du milieu de vie de *Trichaphaenops au massif dans son ensemble* « depuis les premiers ruissellements de l'eau dans le sol jusqu'aux grottes profondes et rivières souterraines qui sont sujettes à des crues brusques et périodiques » (SERMET, 1960). Plus récemment, BOUVET et MICHALON (1972) ont précisé les voies de pénétration de *T. cerdonicus* dans les grottes présentant les caractères suivants : zone karstique fissurée, présence d'argile, humidité atmosphérique saturante et circulation d'eau (percolation ou eau libre).

T. cerdonicus a toujours été rencontré dans les grottes en faible nombre d'exemplaires : c'est véritablement une espèce rare. Cependant, au cours de nos recherches biospéléologiques dans le Jura méridional, il nous a été possible de récolter dans la grotte du Cormoran un échantillon numériquement exceptionnel (66 individus) pendant une période de deux années (décembre 1971 à décembre 1973). Les caractéristiques écologiques ainsi que l'évolution du peuplement terrestre de cette grotte ont été précisées dans un travail précédent (GIBERT *et coll.*, 1975 a) (3).

Les méthodes utilisées sont la chasse à vue et le piégeage : 28 pièges ont été disposés de l'entrée vers le fond de la cavité et ont fait l'objet de 16 relevés. PECK (1975) considère, à juste titre, que le piégeage en milieu souterrain doit être proscrit pour des études écologiques. Dans le cas particulier de *Trichaphaenops cerdonicus* cette méthode, complétée par la chasse à vue, est cependant la seule qui permette de récolter un matériel biologique relativement important. La méthode de marquages et recaptures, très séduisante et actuellement très utilisée pour évaluer les populations de Coléoptères dans les massifs karstiques (CABIDOCHÉ,

(3) La grotte a été arbitrairement subdivisée en 6 zones (numérotées de 1 à 6, figure 2) d'étendue à peu près semblable.

TABLEAU II

Répartition quantitative de *Trichaphaenops* et caractéristiques physiques des lieux de récolte dans la grotte du Cormoran.

| N° et zones de la grotte | N° des pièges | Biotores des différents pièges | | | | N par piège | N par zone | |
|--|----------------------------------|--------------------------------|---|---------------|------------------------------|-------------|----------------------------|---------|
| | | parois stalagmitées humides | | argile humide | zone d'effondrements humides | | | |
| | | + argile | | | + argile | | | éboulis |
| Zone 1 entrée | 27 | | | | | | | |
| Zone 2 Fontaine Flamand | 22 21 20 19 | | | + | | | 1 1 | |
| Zone 3 Salle Mouflon | 18 17 16 15 14 13 | | + | | | + | 5 1 8 3 2 | |
| Zone 4 Salles du Guanaco et Dauphin | 12 11 10 9 8 7 | | | | | + | 5 9 2 1 1 1 | |
| Zone 5 120 m d'éboulis | 6 5 | | | | | | | |
| Zone 6 Carrefour des Innocents | 4 3 2 1 | + | | | | | 9 9 3 6 | |

1963; JUBERTHIE, 1969; DELAY, 1975; PECK, 1975; KEITH, 1975; KANE et coll. 1975; MCKINEY, 1975; RACOVITZA, 1970, 1971, 1973, 1974), n'est malheureusement pas encore applicable à cette espèce pour les raisons citées plus haut. L'échantillon ainsi constitué est évidemment sans commune mesure avec ceux des Trechinae pyrénéens (CABIDOCHÉ, 1963, 1966-1972, JUBERTHIE, 1969; DELAY, 1975); l'étude écologique et l'interprétation des résultats s'en trouve d'autant plus délicate.

1. RÉPARTITION SPATIALE DE LA POPULATION.

T. cerdonicus a été capturé dans toutes les zones de la grotte définies précédemment, sauf dans l'entrée (zone 1) et dans la zone 5, caractérisée par des *éboulis très secs*, où ne vivent que des Diptères et des Myriapodes en nombre relativement faible (GIBERT et coll., 1975 a). En dehors de 16 individus récoltés par chasse à vue, les 50 autres ont été obtenus dans 16 pièges sur les 28 posés à chaque visite.

Le tableau II donne les caractéristiques physiques des 16 lieux de piégeage positif; il définit ainsi le « terrain de capture » de cette espèce, qui semble pouvoir être récoltée sur *n'importe quel substrat* dans la mesure où celui-ci est *recouvert d'une mince pellicule d'eau*.

Le tableau II indique également que les récoltes numériquement les plus importantes ont été réalisées en zone 6, dans le fond de la grotte (27 individus pour 4 pièges), alors qu'un seul individu a pu être capturé en zone 2, à une cinquantaine de mètres de l'entrée.

2. ÉVOLUTION DE LA POPULATION DANS LE TEMPS.

La figure 3, qui représente le nombre d'individus récoltés à chacun des 16 prélèvements, fait apparaître la *présence constante* de *Trichaphaenops cerdonicus* au cours de l'année et de légers maximums *en été et en automne*. Les effectifs mensuels étant très réduits, il est difficile d'affirmer l'existence réelle d'une variation quantitative annuelle de la population. Néanmoins, il nous paraît intéressant de situer nos résultats par rapport aux hypothèses déjà proposées.

Les données concernant les Coléoptères hypogés montrent l'existence de migrations saisonnières entre le réseau karstique inaccessible constitué par le réseau de fentes et la grotte. Ces migrations, selon les cas étudiés et selon les auteurs, sont dues à des facteurs climatiques, nutritionnels ou de reproduction.

L'action d'un *cycle de reproduction* peut être envisagée (bien que ce dernier, s'il existe, soit encore inconnu). En effet, la forme

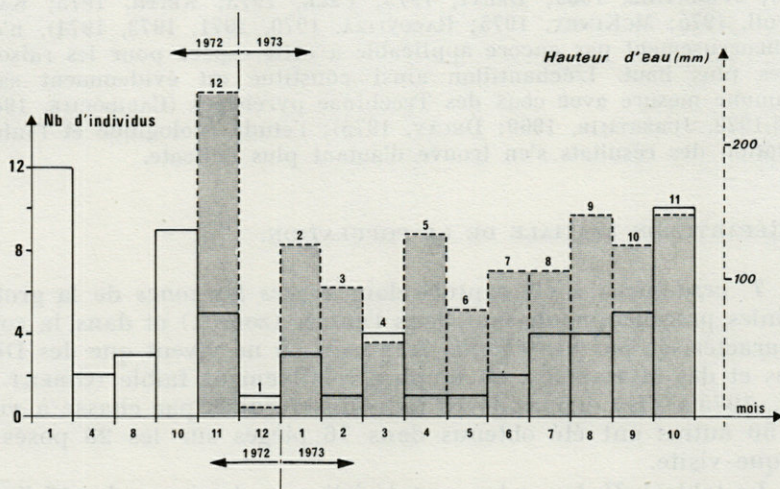


FIG. 3. — Evolution quantitative de la population de *Trichaphaenops* de la grotte du Cormoran, et pluviométrie.

de l'histogramme (Fig. 3) rappelle celle obtenue par RACOVITZA (1970) sur le Coléoptère Bathysciinae *Pholeuon*. Cette première hypothèse n'est pas à écarter mais est difficilement démontrable, le topoclimat de la grotte du Cormoran ne présentant pas les caractères de stabilité nécessaires à cette étude (RACOVITZA, 1970, 1973). De plus, ce rythme saisonnier de reproduction peut être influencé ou contrôlé par un *facteur nutritionnel* comme c'est le cas de *Neaphaenops* (BARR, 1964; NORTON *et coll.*, 1975), *Pseudanophthalmus* (KEITH, 1975) et *Rhadine* (MITCHELL, 1971). Les études d'ensemble du peuplement de la grotte du Cormoran ne nous ont pas objectivement permis de mettre en évidence un tel phénomène (GIBERT *et coll.*, 1975 a).

Les variations peuvent également être dues à un autre cycle lié au *topoclimat et au microclimat* (JUBERTHIE, 1969, 1970; RACOVITZA, 1970, 1971); les facteurs à action « régulière » (RACOVITZA, 1973) pourraient être mis en cause, mais nous manquons de données; seule l'amplitude annuelle des variations de température de la zone 2 au fond de la cavité est connue (elle est au plus de 6 °C). Mais, comme le pensent RACOVITZA et SERBAN (1975), le fait même que la population ne disparaisse pas totalement au cours de l'hiver montre que les variations de topoclimat n'entraînent pas une modification des conditions physiques au-delà des tolérances biologiques de l'espèce. Les facteurs à « action irrégulière », comme les crues accidentelles des cours d'eau souterrains peuvent aussi intervenir

dans le cas de populations habitant des grottes actives (CABIDOCHÉ, 1963; RACOVITZA, 1971). On peut penser, par exemple, à l'existence d'une relation entre les quantités d'eau tombées sur le massif et les variations de peuplement dans la grotte; en effet, les données recueillies à la station de Tenay (Ain) (située à 8 km de la grotte du Cormoran) semblent faire coïncider l'importance numérique de nos récoltes avec la pluviométrie du mois précédent.

Rappelons enfin que les variations de populations de Coléoptères peuvent être sous la dépendance des modifications du domaine endogé sus-jacent, comme le proposent RACOVITZA et SERBAN (1975). Dans ce cas, les augmentations ou les diminutions du nombre de *Trichaphaenops* pourraient être interprétées comme la manifestation de migrations périodiques à caractère saisonnier.

Ainsi, les faibles variations observées ne peuvent qu'être mises en parallèle avec les hypothèses émises par les différents auteurs. Aucune ne se trouve étayée préférentiellement par une donnée précise. Nous pouvons penser que chacun des phénomènes évoqués plus haut entre en ligne de compte pour provoquer cette variation saisonnière (si effectivement elle existe) et que chacun peut être en interdépendance avec les autres.

En bref, la grotte du Cormoran nous apparaît comme réellement exceptionnelle : parmi les grottes étudiées jusqu'à ce jour dans le Jura, elle est la seule qui ait permis de récolter *Trichaphaenops cerdonicus* dans la presque totalité de son développement et qui ait montré la présence constante de cette espèce au cours de l'année. De nombreux piégeages effectués ailleurs dans la région (TURQUIN, 1971; BOUVET *et coll.*, 1972; TURQUIN *et coll.*, 1973) n'avaient conduit, dans une cavité donnée, qu'à des rencontres sporadiques de ce Trechinae.

II. — DONNÉES BIOMÉTRIQUES SUR *T. CERDONICUS* DU JURA

Les individus capturés dans les 17 grottes mentionnées précédemment correspondent bien à la description de *T. cerdonicus*, faite par ABELLE DE PERRIN (1903) et reprise dans la clé de détermination de JEANNEL (1926). En effet, tous présentent :

- un pronotum peu profondément sinué en arrière;
- des angles huméraux saillants et relevés.

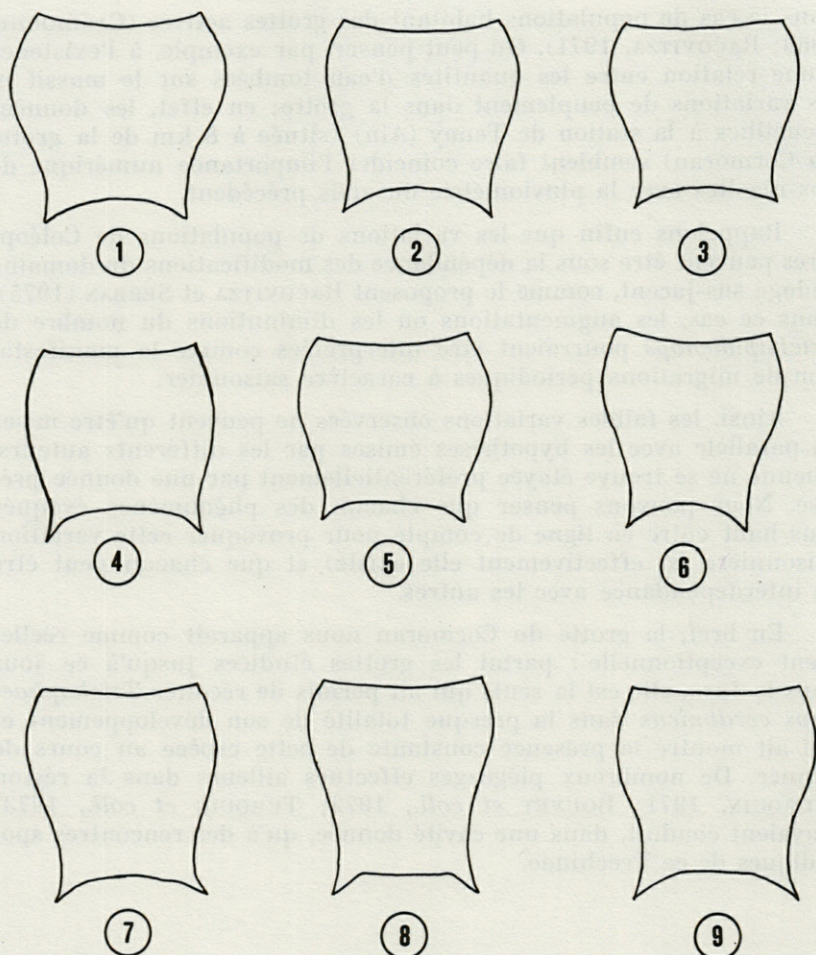


FIG. 4. — Différentes formes de pronotum de *Trichaphaenops cerdonicus* : 1 à 6 : individus de la grotte du Cormoran; 7 : individu de la grotte de la Tière; 8 : individu du gouffre d'Antona; 9 : individu du Trou du Gros chêne.

Cependant, ces caractéristiques morphologiques sont variables et souvent difficiles à apprécier; par exemple, la morphologie de la partie postérieure du pronotum de *T. cerdonicus* est très différente suivant les lieux de récolte (GENEST, 1971; cf. Fig. 4). De plus, la distinction d'espèces entre elles à partir de certains caractères biométriques est malaisée. Par exemple encore, les rapports de la longueur sur la largeur du corselet décrits par JEANNEL (1928) pour différencier les groupes « *cerdonicus-sollaudi* » et « *gounellei-*

obesus » ne correspondent pas toujours aux figures jointes :

| | <i>cerdonicus</i> | <i>sollaudi</i> | <i>gounellei</i> | <i>obesus</i> |
|--|-------------------|-----------------|------------------|---------------|
| Rapports décrits dans le texte | 1,5 | 1,5 | 1 | 1 |
| Rapports mesurés sur les figures correspondantes | 1,1 | 1,06 | 1 | 1,07 |

Ces rapports, qui apparaissent très semblables, ont certainement été établis à l'aide d'un assez petit nombre d'individus. Ce n'est pas le cas de la population de la grotte du Cormoran où *la variabilité des caractères mesurés peut être quantifiée*, permettant ainsi la comparaison de cet échantillon pris comme référence avec ceux provenant des autres cavités. Cette étude pourra éventuellement compléter les données morphologiques propres à la systématique et caractériser enfin l'espèce.

1. ESSAI DE CARACTÉRISATION BIOMÉTRIQUE DE *T. cerdonicus* DE LA GROTTÉ DU CORMORAN.

a) *Caractères mesurés.*

Les études d'ordre biométrique faites par GUEORGUIEV (1964), LANEYRIE (1967), CASALE et VIGNA-TAGLIANTI (1975) montrent que les caractères facilement mesurables et utiles pour la systématique des Trechinae sont peu nombreux. En fonction des données de ces auteurs, nous avons choisi les caractères suivants :

— *valeurs absolues* : longueur (L) et plus grande largeur (l) de la tête (4), du pronotum, des élytres; longueur du corps (Fig. 5).

— *rapports* : L/l pour la tête, le pronotum et les élytres, soit :

$$\begin{aligned} \text{tête} &: L/l = R_t; \\ \text{pronotum} &: L/l = R_a; \\ \text{élytres} &: L/l = R_e. \end{aligned}$$

b) *Résultats.*

Le tableau III résume les valeurs moyennes (exprimées en $1/10^6$ de mm) des caractères mesurés.

(4) La longueur de la tête est mesurée depuis le bord antérieur du labre jusqu'au rétrécissement du cou. Effectuer ainsi cette mesure élimine partiellement les difficultés qui peuvent se présenter lorsqu'un animal séché a la tête encastrée sous le pronotom.

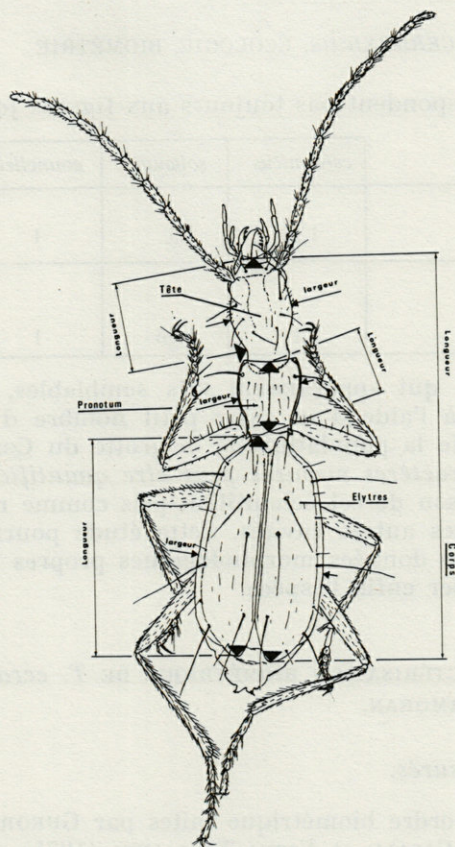


FIG. 5. — *Trichaphaenops cerdonicus*. Individu de la grotte du Cormoran. Représentation des mesures effectuées.

TABLEAU III

Valeurs moyennes (en 1/10^e de mm) des différentes mensurations accompagnées de leurs intervalles de sécurité. Les valeurs extrêmes sont également mentionnées à titre indicatif.

| Mesure | Tête | | | Pronotum | | | Elytres | | | Corps |
|----------------------------|-------|-------|----------------------|----------|-------|----------------------|---------|-------|----------------------|-------|
| | L | l | L/l = R _t | L | l | L/l = R _d | L | l | L/l = R _e | L |
| Moyennes \bar{x} | 12,26 | 9,29 | 1,32 | 10,70 | 9,92 | 1,08 | 32,19 | 18,15 | 1,78 | 58,12 |
| Intervalles de sécurité | 12,41 | 9,40 | | 10,80 | 9,97 | | 32,54 | 18,37 | | 58,75 |
| | 12,10 | 9,18 | | 10,59 | 9,88 | | 31,80 | 17,93 | | 57,42 |
| Valeurs extrêmes | 13,34 | 10,44 | | 12,18 | 11,02 | | 35,96 | 19,72 | | 65,54 |
| | 11,60 | 8,70 | | 9,86 | 9,28 | | 28,40 | 16,82 | | 53,36 |

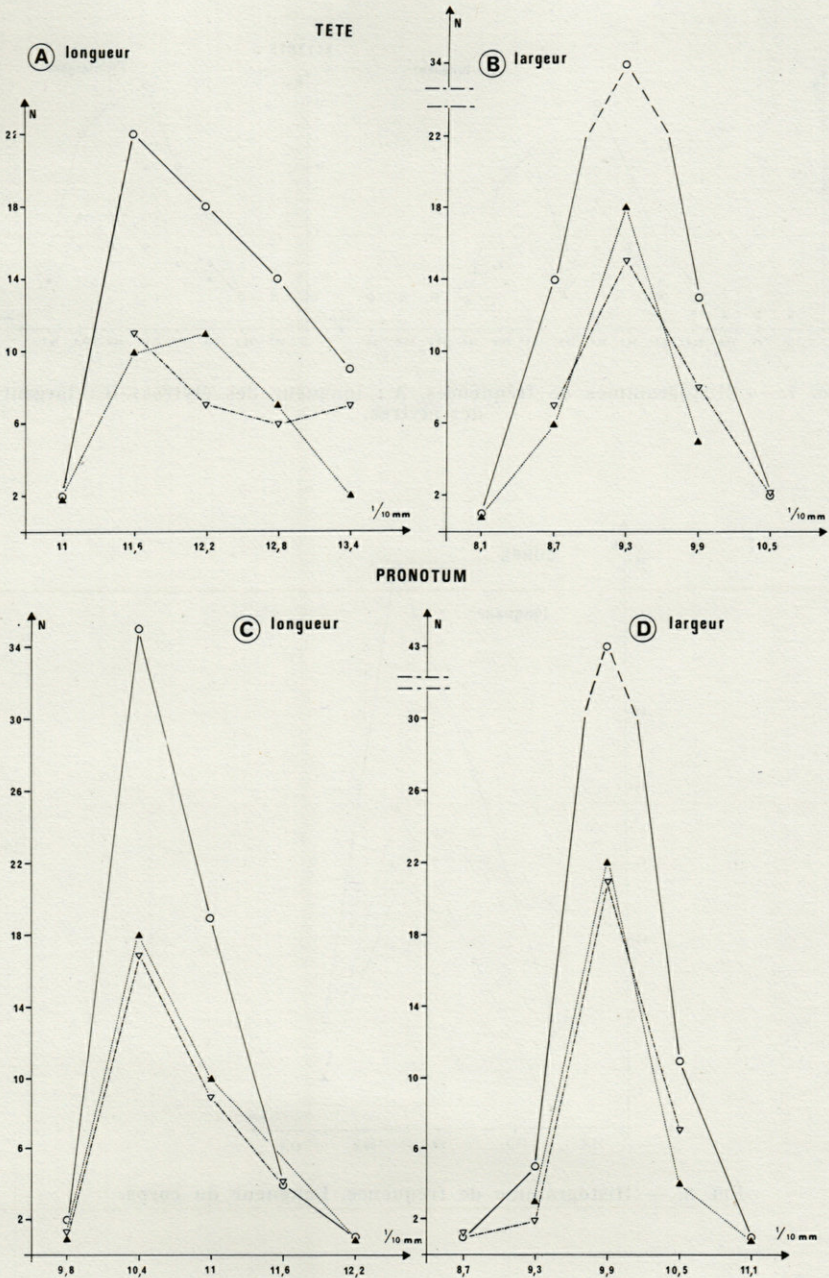


FIG. 6. — Histogrammes de fréquences. A : longueur de la tête; B : largeur de la tête; C : longueur du pronotum; D : largeur du pronotum.

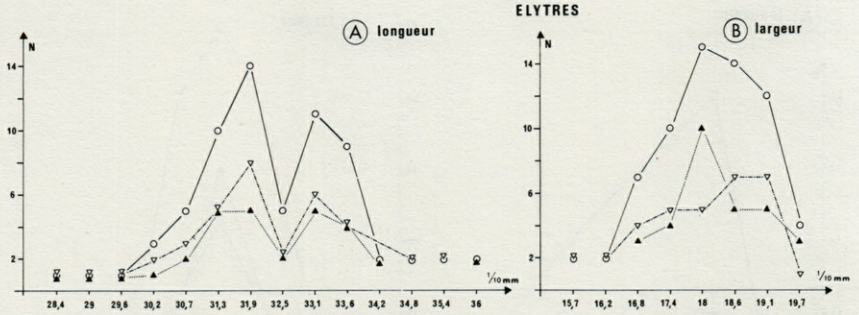


FIG. 7. — Histogrammes de fréquences. A : longueur des élytres; B : largeur des élytres.

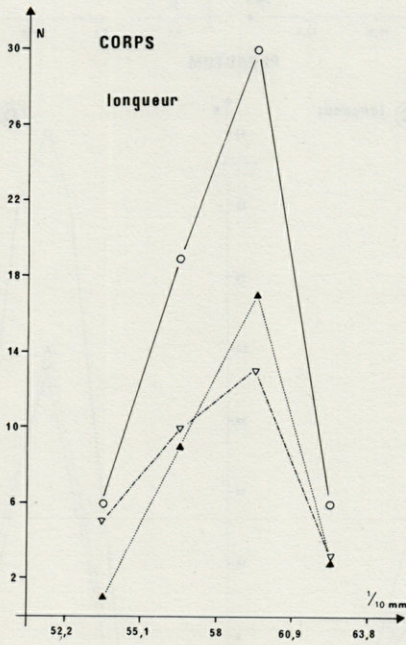


FIG. 8. — Histogramme de fréquence. Longueur du corps.

Les *histogrammes de fréquence* (Fig. 6, 7, 8) montrent que les valeurs des différentes mensurations se répartissent généralement de façon *normale*. Deux particularités sont toutefois à noter :

— chez les femelles, la distribution des fréquences de la longueur de la tête n'est pas normale (Fig. 6 A) ;

— celle de la *longueur des élytres* (Fig. 7) présente, pour les mâles comme pour les femelles, deux maximums. Il existe un *déficit* au niveau de la valeur 32,5. De plus, par rapport aux autres histogrammes, on note un étalement des points vers les valeurs extrêmes. Compte tenu de la forme de cet organe, il est vraisemblable que les déformations consécutives au séchage préparatoire à la mise en collection se font dans un même ordre de grandeur, aussi bien pour la longueur que pour la largeur. La distribution de cette dernière étant normale, il est possible d'envisager un facteur biologique actuellement inconnu pour expliquer ce déficit en individus possédant des élytres de 3,25 mm de longueur. Seule l'étude du développement post-embryonnaire de cette espèce serait à même de nous renseigner plus précisément.

Néanmoins, la faible variabilité des caractères mesurés prouve que *l'échantillon récolté est homogène*, permet d'établir un « spectre biologique » de *T. cerdonicus* du Cormoran et facilite la comparaison avec les autres populations (Fig. 9).

2. COMPARAISON DE CE TYPE BIOMÉTRIQUE AVEC LES AUTRES POPULATIONS.

Elle est effectuée dans le tableau IV. Les différents rapports qui y sont étudiés sont semblables et peu variables. Les valeurs absolues sont, elles aussi, relativement proches les unes des autres. *Tous les intermédiaires existent entre les valeurs extrêmes* obtenues pour le Cormoran et les Huguenots.

Néanmoins, la comparaison deux à deux des valeurs moyennes des différentes mensurations, l'échantillon du Cormoran étant pris comme référence, permet de séparer *3 groupes de populations* (Tabl. V) :

a) Les populations du « type biométrique Cormoran » : elles ne présentent aucune différence biométrique avec lui (ou bien, si leur effectif est très faible, leurs valeurs correspondent aux valeurs moyennes des individus du Cormoran).

Il s'agit des populations du massif de Torcieu (grottes du Crochet, du Pissoir, Gouffre de Lent), de la grotte de Collonge et du gouffre Caché, enfin de la grotte d'Aromas et du Trou du Gros

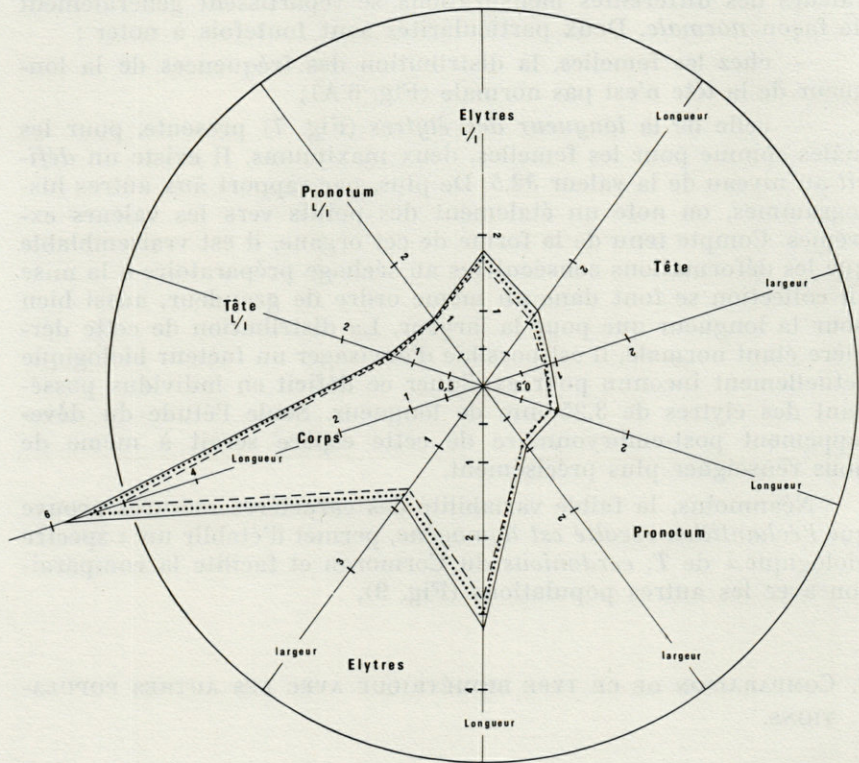


FIG. 9. — Spectres biométriques de *Trichaphaenops cerdonicus*. ——— population de la grotte du Cormoran; population du gouffre de la Morgne; - - - - population de la grotte de la Tière.

Chêne. La longueur de leur corps est en moyenne celle de l'espèce *sollaudi* (6 mm, JEANNEL, 1926). Le spectre de chacune de ces populations correspond à celui établi pour les individus du Cormoran.

b) Les populations des gouffres d'Antona et de la Morgne : les individus sont en moyenne plus petits que ceux du premier groupe; les différences sont significatives, mais de nombreuses valeurs individuelles sont communes à celles obtenues pour l'échantillon de référence. Le spectre biométrique de ces populations, quoique de forme générale comparable à celui du Cormoran, présente des valeurs absolues plus faibles, alors que celles des rapports sont semblables (Fig. 9).

TABLEAU IV

Valeurs moyennes des mensurations (en 1/10^e de mm) calculées à partir de l'effectif de chacun des échantillons et accompagnées de leur intervalle de sécurité. L : longueur; l : largeur; R_t, R_d, R_e : rapports L/l de la tête, du pronotum et des élytres.

| | | Cor-moran | Cro-chet | Pis-soir | Lent | Col-longe | G. Ca-ché | Gros Chêne | Aro-mas | La Mor-gne | An-tona | Drom | Corveis-siat | St-Ju-lien | La Tière | La Bruire | Rappe | Hugue-nots |
|----------------|----------------|-------------------------|----------|-------------------------|-------------------------|-----------|-----------|-------------------------|---------|-------------------------|-------------------------|-------|-------------------------|------------|-------------------------|-----------|-------|-------------------------|
| | N | 66 | 1 | 3 | 7 | 2 | 2 | 4 | 1 | 9 | 16 | 2 | 3 | 1 | 6 | 2 | 2 | 4 |
| Tête | L | 12,41 12,26 12,1 | 12,8 | 13,18 12,57 11,95 | 12,85 12,37 11,90 | 11,60 | 10,73 | 13,78 12,04 10,29 | 12,2 | 12,10 11,54 10,97 | 11,94 11,43 10,91 | 11,89 | 12,26 10,63 9,01 | 10,4 | 11,62 10,83 10,03 | 10,44 | 10,73 | 11,45 10,30 9,15 |
| | l | 9,46 9,29 9,18 | 9,9 | 10,28 9,67 9,05 | 9,95 9,38 8,80 | 8,70 | 9,57 | 10,68 10,15 9,62 | 9,3 | 9,31 8,83 8,15 | 9,15 8,87 8,60 | 8,70 | 10,25 8,12 5,99 | 8,7 | 9,34 8,70 8,06 | 9,57 | 8,41 | 9,42 8,12 6,82 |
| Pronotum | L | 10,59 10,70 10,8 | 11,0 | 11,66 10,83 9,99 | 11,18 10,58 10,03 | 10,44 | 9,86 | 11,76 10,73 10,20 | 9,9 | 10,27 9,92 9,58 | 10,24 10,03 9,84 | 9,57 | 11,3 9,86 8,42 | 9,3 | 10,2 9,76 9,33 | 9,28 | 9,28 | 10,49 9,57 8,65 |
| | l | 9,88 9,92 9,97 | 10,4 | 10,47 9,86 9,15 | 10,42 10,03 9,63 | 9,86 | 9,86 | 10,68 10,15 9,61 | 9,9 | 9,89 9,41 8,92 | 9,36 9,22 9,09 | 9,57 | 9,92 9,09 8,25 | 9,3 | 9,42 9,18 8,95 | 9,28 | 8,99 | 9,91 8,99 8,07 |
| Elytres | L | 32,54 32,19 31,8 | 34,8 | 35,62 32,29 28,96 | 34,7 32,48 30,26 | 31,03 | 32,19 | 33,38 31,90 30,39 | 30,7 | 31,12 29,97 28,81 | 30,87 30,04 29,22 | 29,29 | 35,15 29,77 24,71 | 29,6 | 29,64 28,42 27,21 | 28,42 | 27,84 | 30,30 29,00 27,70 |
| | l | 18,37 18,15 17,93 | 18,0 | 19,20 18,37 17,53 | 19,22 18,23 17,24 | 19,14 | 19,43 | 19,58 18,42 17,26 | 18,0 | 18,03 17,46 16,90 | 17,99 17,69 17,39 | 15,66 | 17,27 16,43 15,60 | 16,8 | 18,03 17,01 16,00 | 15,66 | 15,37 | 18,68 16,68 14,68 |
| Corps | L | 58,6 58,12 57,42 | 60,9 | 60,88 58,00 55,12 | 62,22 58,77 55,32 | 57,42 | 57,42 | 59,31 58,15 56,99 | 55,7 | 57,23 58,18 53,11 | 55,94 54,84 53,75 | 53,36 | 60,99 53,36 45,73 | 52,8 | 54,21 51,48 48,74 | 51,62 | 51,62 | 58,5 51,33 44,16 |
| | R _t | 1,321 | 1,294 | 1,301 | 1,321 | 1,333 | 1,370 | 1,184 | 1,312 | 1,309 | 1,288 | 1,088 | 1,317 | 1,200 | 1,274 | 1,142 | 1,276 | 1,270 |
| R _d | 1,078 | 1,055 | 1,097 | 1,057 | 1,059 | 1,000 | 1,001 | 1,000 | 1,058 | 0,962 | 1,000 | 1,086 | 1,000 | 1,063 | 1,000 | 1,033 | 1,066 | |
| R _e | 1,780 | 1,935 | 1,758 | 1,782 | 1,622 | 1,874 | 1,734 | 1,709 | 1,716 | 1,698 | 1,607 | 1,810 | 1,758 | 1,672 | 1,814 | 1,812 | 1,742 | |

c) Les populations des cavités de Drom, Corveissiat, St. Julien, La Tière, La Bruire, Rappe et des Huguenots : les individus y sont également plus petits, les différences sont significatives, et aucune valeur n'est commune avec celles du Cormoran. Le spectre biométrique met bien en évidence ces différences, surtout au niveau des valeurs absolues (Fig. 9).

DISCUSSION

La « classification » établie ci-dessus est évidemment arbitraire dans la mesure où la comparaison des caractères biométriques de toutes les populations est faite avec un échantillon provenant d'une localité différente du lieu-type. Il aurait été en effet normal de caractériser l'espèce avec les individus provenant de La Tière; le faible effectif en notre possession ne nous l'a pas permis.

Néanmoins, quelques hypothèses peuvent être émises pour expliquer les différences biométriques observées.

— L'action de facteurs de milieu sur la croissance des larves, difficilement décelables à l'heure actuelle, pourrait être évoquée; PONTIER (1964) a en effet pu mettre en évidence que la variation d'un certain nombre de données biométriques de pucerons résulte, entre autres, de l'influence du milieu. Sur des Crustacés Isopodes, MOCQUARD (1971) a montré que cette influence se faisait sentir par l'intermédiaire du taux de croissance. Des résultats identiques ont permis d'expliquer les différences biométriques existant entre deux populations de *Niphargus* (Crustacés troglobies) (MORAND, 1973). Là encore, l'explication de ces différences ne peut donner lieu qu'à des hypothèses : les données écologiques quantitatives font défaut ou ne sont que partielles et ne peuvent être reliées aux données biométriques.

— Il paraît encore plus difficile de mettre en évidence l'influence de l'altitude des entrées, très variable, ou celle des glaciers quaternaires pour lesquels nous ne possédons qu'une vue d'ensemble; mais l'hypothèse qui permettrait d'expliquer que les différences observées soient minimales est que l'érosion aérienne post-glaciaire qui a contribué à l'individualisation des faisceaux présents dans cette partie du Jura soit postérieure à la colonisation de la région par *T. cerdonicus*. Les populations ne se seraient trouvées isolées géographiquement qu'assez récemment et n'auraient ainsi évolué pour leur propre compte que depuis peu de temps. Il est, en tous cas, impossible de rapprocher les groupes définis plus haut à des entités géographiques de la zone étudiée.

Trois faits ressortent cependant :

— La similitude des populations des gouffres d'Antona et de la Morgne (aux effectifs relativement importants), dont les localités sont pourtant très éloignées l'une de l'autre. Est-il possible de supposer que par un régime hydrologique et un transport de matériel nutritif identiques, ces deux réseaux aient un effet similaire sur le taux de croissance larvaire de *T. cerdonicus* ? On peut en effet penser que les conditions écologiques régnant à l'intérieur des massifs qui abritent ces gouffres ont permis l'installation de deux populations endémiques semblables.

— L'homogénéité des populations résidant dans le massif de Torcieu et même de celles qu'abritent les grottes du Gros Chêne et d'Aromas, cavités situées au Nord du Jura et peu éloignées de celles où vit l'espèce *T. sollaudi* dont on connaît les très nombreuses sous-espèces (JEANNEL, 1955 a, b; CABIDOCHÉ, 1968) (5).

— La variabilité biométrique globale des organes mesurés, au point qu'on peut établir une *gradation régulière* des différentes valeurs par regroupement des résultats, *abstraction faite des lieux d'origine*. Cette variabilité s'accompagne en outre d'une variabilité morphologique comme le montre l'étude des pronotums (Fig. 4) (6). N'oublions pas non plus, que pour les populations à effectif réduit, l'analyse statistique n'a qu'une valeur très relative.

La variabilité observée dans ce travail, qu'elle soit d'ordre statistique ou d'ordre morphologique, nous conduit à être très prudents sur la notion de spéciation. Nous pouvons à ce sujet citer LANEYRIE (1974 b, p. 220) : « ...les descripteurs ont souvent été influencés par la théorie de l'isolement, facteur de la spéciation, beaucoup n'ont décrit que sur des exemplaires peu nombreux, voire uniques... ». Ainsi, dans le cas précis de *T. cerdonicus*, nous aurions pu au minimum décrire trois sous-espèces nouvelles, mais nous pensons qu'il convient mieux de se limiter à « constater l'existence de populations locales ne méritant pas de compliquer la systématique de cette espèce » (GENEST, 1971).

(5) Une prochaine étude est envisagée sur cette espèce. Nous avons déjà pu étudier quelques exemplaires grâce à l'obligeance de MM. BESUCHET, CABIDOCHÉ et SERMET. Nous les remercions pour leur collaboration.

(6) On sait le rôle primordial accordé par JEANNEL à l'étude des édéages. En fait, l'étude des pièces copulatrices devrait seulement permettre, selon LANEYRIE (1974 a), et surtout dans les genres largement représentés (*Trechus*, *Duvalius*), de créer des « groupes d'espèces », car on constate que, selon les formes étudiées, ces pièces varient considérablement de taille et de forme.

RÉSUMÉ

A l'aide des données de la littérature et de nos propres observations, nous avons pu préciser certains aspects de l'écologie de *Trichaphaenops cerdonicus*. Une étude biométrique effectuée sur 131 individus provenant de 17 stations différentes nous a permis de mieux caractériser l'espèce et de faire trois regroupements de populations qui ne correspondent pas à des entités géographiques de la région étudiée (Jura français).

ZUSAMMENFASSUNG

Anhand der Literaturangaben und eigener Beobachtungen können wir verschiedene Aspekte der Ökologie von *Trichaphaenops cerdonicus* klären. Eine biometrische Untersuchung an 131 Individuen von 17 verschiedenen Stationen erlaubt es uns, die Art besser zu charakterisieren, sowie drei Populationengruppen aufzustellen, die nicht geographischen Einheiten der untersuchten Region (französischer Jura) entsprechen.

ADDENDUM. — Le 19 novembre 1977 *Trichaphaenops cerdonicus* a été découvert dans le gouffre Lépigneux, ou gouffre d'Hostias ($x = 847,10$; $y = 105,00$; $z = 740$; Belley 3-4). Ce dernier constitue la 21^e station au sein de l'aire de répartition géographique de cette espèce.

BIBLIOGRAPHIE

- ABEILLE DE PERRIN, E., 1903. Remarques sur deux nouvelles formes de *Trechus* aveugles français. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1903 : 208-211.
- BARR, T., 1964. Cave ecology. *Science*, 144 : 321-322.
- BERTRAND, J. Y., 1972. Faune aquatique hypogée du Valromey (Ain). Récoltes effectuées en avril 1971. Activités des jeunes spéléos T.C.F., 3 : 16 p.
- BOURNE, J. D., 1973. Une nouvelle station de *Trichaphaenops cerdonicus* Ab. du Jura méridional et quelques données écologiques. *Hypogées*, 31 : 1-8.
- BOUVET, Y. & E. MICHALON, 1972. Contribution à l'étude du Coléoptère *Trechidae* troglobie *Trichaphaenops cerdonicus* Abeille, 1903. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 77 : 264-270.

- BOUVET, Y., M. J. TURQUIN & E. MICHALON, 1972. Etude des biocoenoses du tunnel artificiel de Drom (Ain). *Annls Spéleol.*, **27** (3) : 563-574.
- BOUVET, Y. & M.J. TURQUIN, 1974. Influence des dimensions d'une cavité sur l'existence d'une biocoenose troglobie. *Spélunca, Mem. F.F.S.*, **8** : 187-194.
- CABIDOCHÉ, M., 1963. Note sur la périodicité saisonnière d'activité d'une population de Coléoptères troglobie (*Aphaenops* et *Hydraphaenops*). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **256** : 4991-4993.
- CABIDOCHÉ, M., 1966. Contribution à la connaissance de l'écologie des *Trechinae* cavernicoles pyrénéens. *Thèse Fac. Sci. Paris*, 228 p.
- CABIDOCHÉ, M., 1968. Les sous-espèces de *Trichaphaenops sollaudi* Jeannel (Col. Trechidae). *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **73** : 213-218.
- CABIDOCHÉ, M., 1972 a. Observations écologiques sur les *Trechinae* cavernicoles des Pyrénées occidentales. *Bull. Soc. Ecol.*, **3** (1) : 21-69.
- CASALE, A. & A. VIGNA TAGLIANTI, 1975. Note sur *Italaphaenops dimaioi* Ghidini (Coleoptera, Carabidae). *Boll. Mus. civ. Stor. nat. Verona*, **2** : 293-314.
- DEBELMAS, J., 1974. Géologie de la France. Les chaînes plissées du cycle alpin et leur avant pays. Doin éd., 544 p.
- DELAY, B., 1975. Etude quantitative de populations monospécifiques de Coléoptères hypogés par la méthode des marquages et recaptures. *Annls Spéleol.*, **30** (1) : 195-206.
- DROUIN, Ph., R. LAURENT & M. MEYSSONNIER, 1977. Les grandes cavités du département de l'Ain. *Spéléologie Dossier, Bull. Liaison C.D.S.R.*, p. 54.
- GENEST, L. C., 1971. Les *Trichaphaenops* (Coleoptera Trechidae) du Jura méridional. Actes 4^e Cong. Suisse Spéleol., Neuchâtel 1970, 175-185 p.
- GIBERT, J., J. MATHIEU & J.L. REYGROBELLET, 1975 a. Evolution spatio-temporelle du peuplement de la grotte du Cormoran (Torcieu, Département de l'Ain, France). Actes 5^e Cong. Suisse Spéleol., Interlaken 1974 : 27-45.
- GIBERT, J., R. LAURENT, J. MATHIEU & J. L. REYGROBELLET, 1975 b. Contribution à l'étude des biocoenoses cavernicoles de la région de Torcieu (Ain). *L'Ain Mém. Docums*, **1** : 21-46.
- GUEORGUIEV, V. B., 1964. Révision du genre *Pheggomisetes* Knirsch (Coleoptera Carabidae). *Act. Soc. ent. Cechoslovenicae*, **61** (3) : 265-278.
- JEANNEL, R., 1926. Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. P. Lechevalier éd., Paris, 334 p.
- JEANNEL, R., 1928. Monographie des *Trechinae* (III). *L'abeille, Soc. Entomol. Fr.*, **35** : 693-708.
- JEANNEL, R., 1942. La genèse des faunes terrestres. Paris, Presses Universitaires de France.
- JEANNEL, R., 1943. Les fossiles vivants des cavernes. Avenir de la Science, Gallimard éd., Paris.

- JEANNEL, R., 1950. Sur le genre *Trichaphaenops* Jeannel (*Coleoptera Trechidae*) et le peuplement du domaine phréatique du Dauphiné et du Jura. *Notes biospéol.*, 5 : 37-52.
- JEANNEL, R., 1955 a. Un nouveau *Trichaphaenops* du Jura. *Notes biospéol.*, 10 : 7-117.
- JEANNEL, R., 1955 b. Trois *Trichaphaenops* des Alpes occidentales et du Jura. *Notes biospéol.*, 10 : 19-20.
- JUBERTHIE, C., 1969. Relations entre le climat, le microclimat et les *Aphaenops cerberus* dans la grotte de Ste Catherine (Ariège). *Annls Spéléol.*, 24 : 75-104.
- JUBERTHIE, C., 1970. Données préliminaires sur les relations entre le microclimat et les populations d'*Aphaenops cerberus*. « Centenaire Emile R.-G. Racovitza », 301-306.
- KANE, T. C., R. M. NORTON & T. L. POULSON, 1975. The ecology of a predaceous troglobitic beetle, *Neaphaenops tellkampffii* (*Coleoptera: Carabidae, Trechinae*). I. Seasonality of food input and early life history stages. *Int. Jnl Speleol.*, 7 : 45-54.
- KEITH, J. H., 1975. Seasonal changes in a population of *Pseudanopthalmus tenuis* (*Coleoptera, Carabidae*) in Murry Spring Cave, Indiana : a preliminary report. *Int. Jnl Speleol.*, 7 : 33-4.
- LANEYRIE, R., 1967. Contribution à la connaissance des *Trichaphaenops* du Vercors (3^e note) et considérations générales sur le genre *Trichaphaenops* (*Col. Trechidae*). *Annls Spéléol.*, 22 (2) : 455-463.
- LANEYRIE, R., 1974 a. Sur la systématique des *Trechinae* (*Coleoptera Trechidae*). *Nouv. Rev. Entomol.*, 4 (1) : 3-21.
- LANEYRIE, R., 1974 b. Coléoptères cryptiques, évolution régressive et biogéographie. *Annls Spéléol.*, 29 (2) : 213-228.
- MCKINNEY, T., 1975. Studies on the Niche Separation in two Carabid Cave Beetles. *Int. Jnl Speleol.*, 7 : 65-78.
- MITCHELL, R., 1971. Food and Feeding Habits of the Troglobitic Carabid Beetle *Rhadine subterranea*. *Int. Jnl Speleol.*, 3 (3-4) : 249-270.
- MOCQUARD, J.P., 1971. Essai d'application de méthodes statistiques à l'étude de la croissance et de certains de ses facteurs : effet du groupement, contrôle neuro-humoral et facteurs sexuels chez quelques Oniscoïdes (Crustacés Isopodes). *Thèse Univ. Poitiers*, 187 p.
- MORAND, C., 1973. Contribution à l'étude taxonomique de *Niphargus* (Amphipode Gammaridé) : croissance comparée de 2 populations de *Niphargus longicaudatus rhenorhodanensis*. *Thèse 3^e Cycle, Univ. Cl. Bernard, Lyon*, 53 p.
- NORTON, R. M., T. C. KANE & L. POULSON, 1975. The Ecology of a Predaceous Troglobitic Beetle, *Neaphenops tellkampffii* (*Coleoptera: Carabidae, Trechinae*); II. Adult seasonality, feeding and recruitment. *Int. Jnl Speleol.*, 7 : 55-64.
- PARRIAT, M., 1966. Faune du gouffre de La Morgne. *La Physiophile*, 64 : 1-17.
- PARRIAT, M., 1967. Nouvelles récoltes en Bugey. *La Physiophile*, 67 : 41-46.

- PECK, S. B., 1975. A Population Study of the Cave Beetle *Ptomaphagus loedingi* (Coleoptera; Leiodidae; Catopinae). *Int. Jnl Speleol.*, 7 : 19-32.
- PONTIER, J., 1964. Une méthode d'analyse factorielle. Quelques applications à la Biologie. *Thèse 3^e cycle, Univ. Cl. Bernard, Lyon*, 115 p.
- RACOVITZA, G., 1970. La périodicité reproductive chez *Pholeuon proserpinae glaciale* Jeann. (Coleoptera, Bathyscinae). Livre du Centenaire E. Racovitza : 445-458.
- RACOVITZA, G., 1971. La variation numérique de la population de *Pholeuon (Parapholeuon) moczaryi* Cs. de la grotte de Vadu-Crisului. *Trav. Inst. Spéol. « Emile Racovitza »*, 10 : 273-278.
- RACOVITZA, G., 1973. Quelques aspects de la dynamique des populations de Coléoptères cavernicoles. Coll. Nat. Spéol., Bucarest 1971.
- RACOVITZA, G., 1974. Aperçu d'ensemble sur la systématique, la répartition géographique, la phylogénie et l'écologie des *Bathyscinae* cavernicoles. *Annls Spéol.*, 29 (2) : 191-211.
- RACOVITZA, G. & M. SERBAN, 1975. Recherches sur la biologie de la population de coléoptères cavernicoles de la Pestera cu apa din valea lesului. *Annls Spéol.*, 30 (2) : 351-363.
- SERMET, A., 1960. Les *Trichaphaenops* du Jura Suisse; description de deux formes inédites (Col. Trechinae). *Mitt. schweiz ent. Ges.*, 33 (1-2) : 111-113.
- SOLLAUD, E., 1936. Sur quelques formes endémiques de la faune cavernicole du Jura. Livre jubilaire de M.E.L. Bouvier : 317-322, Paris.
- S. de F., 1965. Catalogue régional des cavités naturelles. Jura-Alpes 1^{re} partie. B.R.G.M., DS 65 A 67 : 4-5.
- TREFFORT, M., 1968. Biospéléologie. Une nouvelle station de *Trichaphaenops cerdonicus* en Bugey. *Bull. Soc. Nat. Archéol. Ain*, 82 : 69-77.
- TURQUIN, M. J., 1971. Une biocénose cavernicole originale pour le Bugey : le Puits de Rappe. 96^e Cong. Nat. Soc. Sav. Toulouse. *Sciences*, 3 : 235-256.
- TURQUIN, M. J., C. MORAND, R. LAURENT, J. GIBERT & Y. BOUVET, 1973. Biospéléologie du Département de l'Ain (France). Le Revermont : la faune cavernicole et son contexte hydrogéologique. *Bull. Soc. Nat. Archéol. Ain*, 87 : 87-125.
- TURQUIN, M. J., Y. BOUVET, P. RENAULT & E. PATTEE, 1975. Essai de corrélation entre la géomorphologie d'une cavité et la répartition spatiale de son peuplement actuel. Actes 5^e Cong. Suisse Spéol., Interlaken 1974, 46-60.

Reçu le 26 avril 1977.

UN NOUVEAU CYCLOPIDE
DES EAUX SOUTERRAINES PHRÉATIQUES
DE GRÈCE :

ACANTHOCYCLOPS (MEGACYCLOPS)
DUSSARTI n. sp. (CRUSTACEA, COPEPODA)

par Giuseppe L. PESCE et Domenico MAGGI
Institut de Zoologie, Université de L'Aquila, Italie

ABSTRACT

Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti, a new subterranean cyclopid from the phreatic waters of Northern Greece is described. For the short thoracic appendages, the shape of P₁ and P₄, and its subterranean habitat, the new species is closely related to *A. (M.) brachypus* from the caves "l'Ancre" and "Bèze" of France. However, from this species and from all the other species of the genus *A. (M.) dussarti* differs by the shortness of the furcal branches and by the remarkable length of their dorsal setae.

Au cours de prospections biologiques en Grèce, organisées par notre Institut, un Cycloptide nouveau appartenant au genre *Acanthocyclops (Megacyclops)* a été recueilli dans les eaux souterraines phréatiques de l'Épire.

Sa capture a été effectuée dans un puits d'eau douce situé près de Glikorizo, Igoumenitza (profondeur : 10 m; niveau H₂O : 1,8 m; température H₂O : 17,2 °C; pH : 7,4; NO₂ : 0,1 mg/l; sédiment du fond argileux-sableux). Dans le même prélèvement ont été recueillis un autre

cyclopede, *Diacyclops crassicaudis* (G. O. SARS, 1863), les Isopodes Microparasellides *Microcharon latus* Karaman, 1933, une nouvelle espèce du genre *Microparasellus*, *M. hellenicus*, Argano et Pesce, sous presse, les Amphipodes *Salentinella angelieri* Ruffo et Delamare Deboutteville, 1952 et *Niphargus sp.*, et de nombreux Ostracodes, Gastropodes et Oligochètes.

ACANTHOCYCLOPS (MEGACYCLOPS) DUSSARTI n. sp. (*)

MATÉRIEL EXAMINÉ : deux ♂♂ et une ♀, Pesce, Maggi et Miranda coll., 6 mai 1977. Le matériel, disséqué et monté en liquide de Faure, est déposé dans les collections du « Museo Civico di Storia Naturale di Verona », Verona, Italie.

FEMELLE : longueur totale, sans les soies furcales, 1450 µ; corps complètement dépigmenté, sans tache oculaire. Forme générale élancée se rétrécissant progressivement vers l'arrière. Bord postérieur des segments abdominaux avec une membrane translucide faiblement découpée; dernier segment abdominal avec une rangée de petites dents. Opercule anal peu développé, lisse dans sa partie centrale et finement dentelé latéralement (Fig. 4, 5).

Branches furcales courtes, 2,3 fois plus longues que larges ($L = 124,8 \mu$; $l = 54,4 \mu$), avec leur bord interne faiblement cilié; soie marginale externe de la furca insérée au tiers distal de celle-ci, en position latérale; soie furcale interne 2,1 fois plus longue que l'externe; soie dorsale très longue et 2,7 fois plus longue que l'externe. Rapport des soies furcales comparées à la soie terminale externe : $T_i/T_e = 2,1$; $T_{mi}/T_e = 7,5$; $T_{me}/T_e = 4,0$; $S_d/T_e = 2,7$ (Fig. 4).

Antennules de 17 articles, atteignant le bord postérieur du premier segment thoracique; *aesthetes* du 12^e article courtes, atteignant le premier tiers du 15^e article (Fig. 6).

Antennes de 4 articles (Fig. 3).

Pattes thoraciques P_1 à P_4 biramées et triarticulées. Formule des épines et des soies des exopodites 3 des pattes thoraciques : 2.3.3.3. et 4.4.4.4. respectivement. Formule des soies internes des endopodites 3 des pattes thoraciques : 4.4.4.2. Endopodite 3 de P_1 presque aussi long que large ($L = 58,4 \mu$; $l = 54,6 \mu$; $L/l = 1,07$); épine distale de l'endopodite 3 de P_1 1,3 fois plus longue que l'article qui la porte. Plaque intercoxale de P_1 avec deux petites protubérances légèrement arrondies.

(*) En hommage à M. le Professeur Bernard DUSSART.

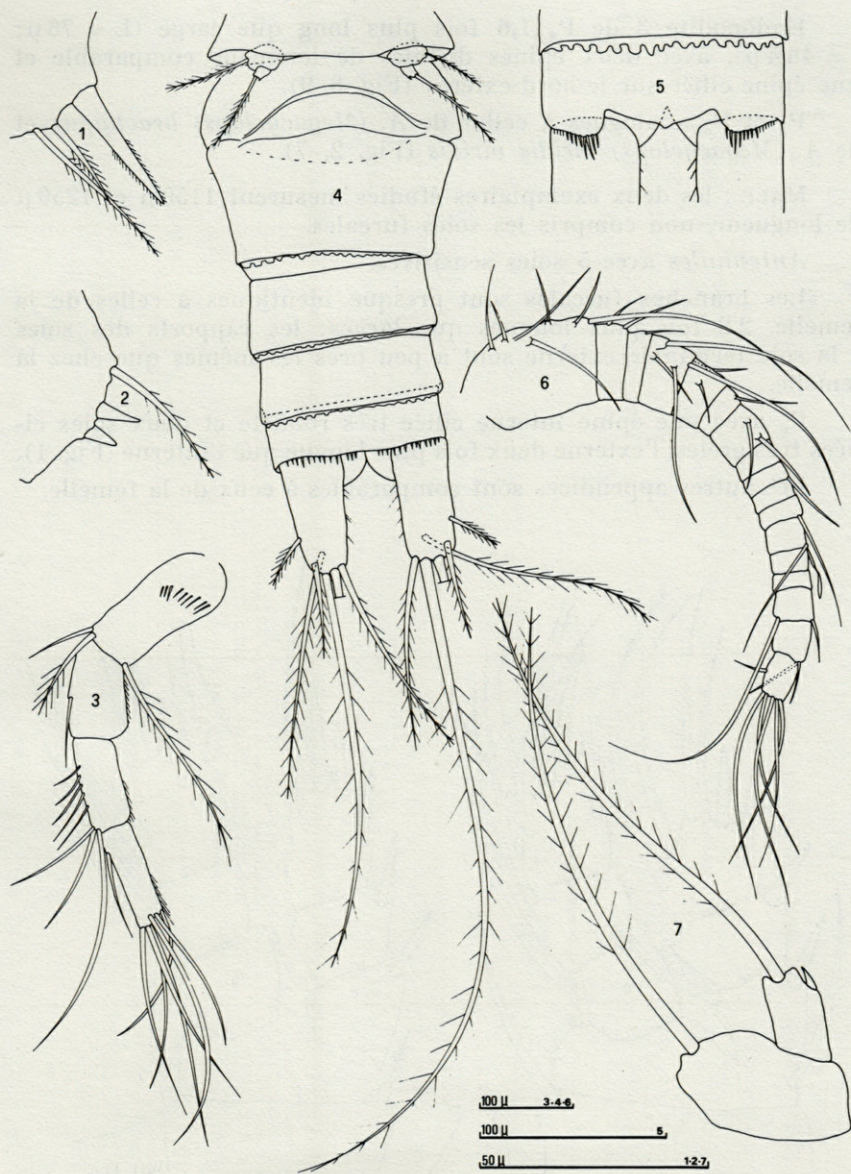


FIG. 1 à 7. — *Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti*.
 1 : P₆ du mâle; 2 : P₆ de la femelle; 3 : antenne; 4 : segments abdominaux et furca, vue ventrale; 5 : opercule anal, vue dorsale; 6 : antennule; 7 : P₅.

Endopodite 3 de P_4 1,6 fois plus long que large ($L = 76 \mu$; $l = 46,4 \mu$), avec deux épines distales de longueur comparable et une épine ciliée sur le bord externe (Fig. 8, 9).

P_5 et P_6 analogues à celles de *A. (Megacyclops) brachypus* et de *A. (Megacyclops) viridis viridis* (Fig. 2, 7).

MALE : les deux exemplaires étudiés mesurent 1150μ et 1250μ de longueur, non compris les soies furcales.

Antennules avec 5 soies sensibles.

Les branches furcales sont presque identiques à celles de la femelle, 2,2 fois plus longues que larges; les rapports des soies à la soie terminale externe sont à peu près les mêmes que chez la femelle.

P_6 avec une épine interne ciliée très robuste et deux soies ciliées très grêles, l'externe deux fois plus longue que l'interne (Fig. 1).

Les autres appendices sont comparables à ceux de la femelle.

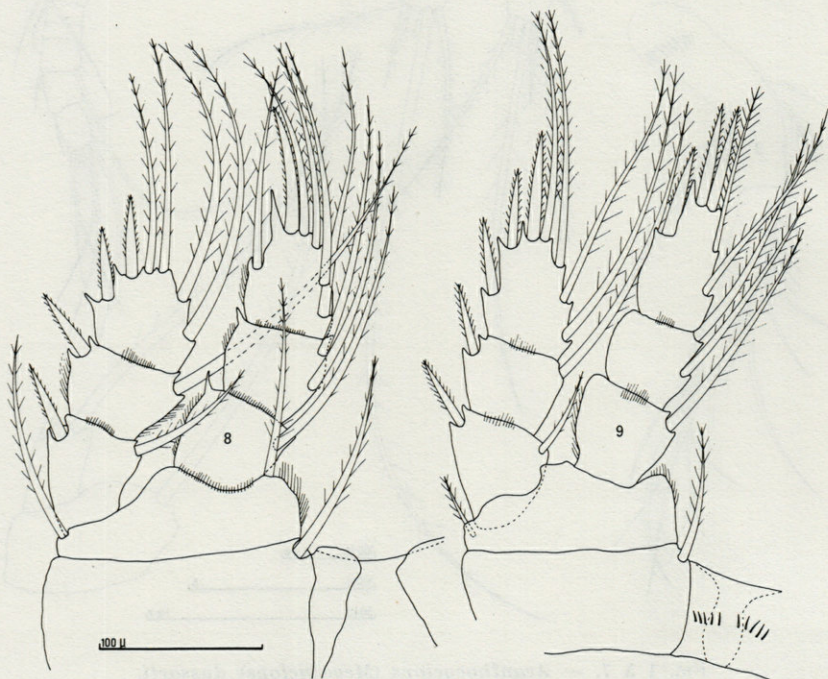


FIG. 8 à 9. — *Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti*, femelle.
8 : P_1 ; 9 : P_4 .

REMARQUES TAXONOMIQUES.

Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti n. sp. se rapproche de *A. (M.) brachypus* Kiefer, 1954 des grottes de l'Ancre et du Bèze (France), surtout par les appendices thoraciques très courts, par la forme et l'ornementation de l'endopodite 3 de P_1 et de P_4 , et par son habitat souterrain, mais il s'en différencie nettement par les caractéristiques suivantes : branches furcales plus courtes; soie dorsale de la furca beaucoup plus longue que la soie terminale externe; rapport différent entre la soie terminale médiane interne et la soie terminale externe; plaque intercoxale de P_1 sans protubérances évidentes.

Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti n. sp. se distingue nettement de toutes les autres espèces du genre par les branches furcales très courtes et par la longueur considérable des soies dorsales des branches furcales.

RÉSUMÉ

Les auteurs décrivent *Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti*, un nouveau Cyclope souterrain des eaux phréatiques du Nord de la Grèce.

La nouvelle espèce est voisine de *A. (M.) brachypus* pour les pattes thoraciques très courtes, pour la forme de P_1 et de P_4 et pour son habitat souterrain.

A. (M.) dussarti n. sp. se distingue nettement de toutes les autres espèces du genre par les dimensions des branches furcales et par la longueur de leurs soies dorsales.

ZUSAMMENFASSUNG

Die neue Art *Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti* n. sp. aus den unterirdischen Gewässern Nord-Griechenlands wird beschrieben.

Die neue Art steht *A. (M.) brachypus* nah hinsichtlich der sehr kurzen Thoracal-Beine, Form der P_1 und P_4 , und bezüglich der unterirdischen Lebensweise.

A. (M.) dussarti n. sp. unterscheidet sich scharf von allen anderen Arten der Gattung durch die Masse der Furkaläste und die Länge der dorsalen Borste.

BIBLIOGRAPHIE

- ARGANO, R. & G.L. PESCE. 1978. Microparasellids from phreatic waters of Greece. *Crustaceana* (sous presse).
- KARAMAN, St., 1933. Neue Isopoden aus unterirdischen Gewässern Jugoslawiens. *Zool. Anz.*, 102.
- KIEFER, F., 1954. Einige Cyclopiden aus südfranzösischen Höhlen. *Notes biospéléol.*, 9 : 157-165.
- RUFFO, S. et C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1952. Deux nouveaux Amphipodes souterrains de France : *Salentinella angelieri* n.sp. et *Bogidiella chappuisi* n.sp. *C.r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris*, 224 : 1636-1638.
- SARS, G. O., 1863. Oversigt af de indenlandske Ferskvandscopepoder. *Forh. Videnskabsk. Krist.*, 212-262.

Reçu le 11 octobre 1977.

FOURMIS ET MILIEU DANS LE MASSIF DES MAURES

par Francis BERNARD

*Université de Nice, U.E.R. du Domaine Méditerranéen,
Ecologie animale terrestre, Parc Valrose, 06034 Nice*

ABSTRACT

The mountains of the Maures, reaching 771 meters, between Hyères and Fréjus, have been prospected from 1941 to 1975. 73 squares of 100 m² were chosen, and Ant nests and plants counted in each. Comparisons are made between Oak forests (3/4 of the surface) and naked places, also between 10 categories of metamorphic and granitic rocks. The porosity of each kind of ground has a great importance for the nesting of Ants.

Reciprocal influence between Ants and plants are discussed. The prevailing forests of *Quercus suber* show a majority of nocive Ants, breeding Homoptera. Finally the Maures are compared with ten other regions : eruptive (Esterel), schistaceous (Banyuls) or calcareous, also with sand-stones of Annot (Alps of Provence). All are less foresty than the Maures.

I. — INTRODUCTION

Les Maures étant relativement uniformes, 73 relevés quantitatifs ont paru suffisants pour en donner une idée d'ensemble. Ce massif est situé du littoral à 771 m d'altitude (point culminant de Notre-Dame des Anges). Le centre, plus sauvage et moins connu a été plus exploré (16 carrés autour de Collobrières et 14 dans la vallée de la Mole, près de l'auberge des Campeaux).

31 autres relevés concernent les îles d'Hyères (Parc National de Port-Cros, et Porquerolles). Un travail (BERNARD, 1977) étudiant ces îles, il a semblé inutile ici de les comparer avec le continent voisin. Rappelons simplement que leur originalité réside surtout dans de denses forêts de Chênes verts bas. 6 Fourmis du Var manquent dans les îles, et Port-Cros a fourni 3 endémiques (1 *Leptothorax* et 2 *Diplorhoptrum*).

Les sols des Maures sont bien plus épais et humides que dans le reste de la Provence, d'où pullulement des *Plagiolepis*, éleveurs de Pucerons, et de l'insectivore *Formica gagates*. Dix sortes de roches sont comparées comme peuplements.

Il reste à remercier les botanistes, forestiers et minéralogistes pour leurs renseignements, sans oublier mon ami M. LAMOTTE qui, ayant élu domicile à Collobrières, a parcouru avec moi le massif.

II. — MÉTHODES DE RECHERCHE DESCRIPTION DES LIEUX

1. PROCÉDÉS QUANTITATIFS SUR LE TERRAIN.

Depuis 1941, nous avons essayé de remplacer les termes vagues « commun, très commun, rare », etc. par des données numériques sur les quantités de plantes et de fourmilières dans des surfaces connues. Partout en Provence, des carrés de 100 m² ont été délimités, avec des piquets et du gros fil nylon.

Dans les 650 relevés déjà faits, les nombres de plantes ont varié de 15 à 13 000 par carré, et les nombres de fourmilières de 0 à 71. Ce dernier record obtenu dans un bois de Chênes-lièges des Maures (voir cette station, D, dans la suite de ce chapitre). Habituellement, il y a rarement plus de 25 nids dans un carré. Les prairies ont de 2 000 à 13 000 plantes. En lieux moins herbus, les végétaux ligneux varient de 140 à 400 pieds, généralement. Sur le continent, il y a de 0 à 17 arbres par carré, mais l'île de Port-Cros est remarquable par ses Chênes verts denses (18 à 36 au carré).

Le lecteur est renvoyé à notre étude de 1958 (Fourmis dominantes d'Europe et d'Afrique du Nord), pour une critique détaillée de cette méthode par carrés. En plus des comptages (un petit compteur de poche est très utile), on note la nature des roches, des plantes dominantes, l'exposition et la pente mesurées avec une boussole de géologue. En enfonçant une tige métallique dans le sol, on peut évaluer l'épaisseur de la terre végétale. S'il y a une litière de feuilles mortes, son épaisseur est estimée. Bien entendu, des botanistes ou des géologues sont consultés ensuite pour les exemplaires dominants indéterminés. La plupart des fourmilières sont sous les pierres ou sous les troncs abattus. Une mino-

rité de petites espèces niche dans des trous du sol, souvent cachés par la végétation. Ce cas est assez rare en France, mais commun en Afrique du Nord où les petits *Oxyopomyrmex* sont difficiles à trouver.

Dans certaines stations des Maures, la majorité des nids se trouve dans l'argile, mais les trous correspondants se repèrent aisément, et en piochant, on voit au moins quelques ouvrières.

2. CLIMAT.

Il est généralement un peu plus humide que celui de l'Estérel. Gonfaron, situé à basse altitude comme Fréjus, reçoit 897 mm (moyenne de 1951 à 1970), au lieu de 811 à Fréjus. Collobrières (159 m) reçoit 1 059 mm, soit autant qu'aux Adrets, placés plus haut dans l'Estérel (260 m). Exception à cette règle : environ un dixième du massif (Pierrefeu, Hyères) tourné vers l'ouest et recevant plus de mistral, 728 mm seulement. Cependant, au mois le plus sec, juillet, les Maures ne reçoivent que de 10 à 16 mm, au lieu de 15 à 19 mm dans l'Estérel.

On pourrait croire que les îles d'Hyères, en raison des brouillards marins d'été sont plus arrosées. Il n'en est rien, 583 mm à Porquerolles, soit à peine plus qu'à Marseille.

Toutefois, les brouillards marins entretiennent, surtout à Port-Cros, une grande humidité qui, jointe à la densité des Chênes verts, préserve une riche flore de Champignons. D'après JAHANDIEZ (1929), on connaît 850 espèces de Champignons à Port-Cros, contre 300 seulement dans les Maures continentales.

3. BRÈVE DESCRIPTION DES MAURES (Fig. 1).

Le massif mesure environ 54 km d'est en ouest, 37 du nord au sud. Sa plus grande partie offre des altitudes de 150 à 450 m. Le point culminant, Notre-Dame des Anges, à 4 km au sud de Gonfaron, atteint 771 m. Etant situé sur la bordure nord, ce sommet reste humide et porte de beaux bois de Chênes et de Châtaigniers. Nous y avons fait 3 stations, dont une (A) est décrite ci-dessous.

Près des 3/4 de la surface sont forestiers (large prépondérance de Chênes-lièges), par places quelques boisements de Pins, de Chênes verts ou de Châtaigniers. Très peu de relevés ont été faits sous Châtaigniers, milieu trop modifié par l'homme : généralement le sol est ratissé ou désherbé au pied des arbres. De même quelques stations seulement dans les pinèdes, trop souvent brûlées : près des 4/5 des forêts du Var ont subi le feu. Ces lieux brûlés ont une faune appauvrie, et comme Fourmis, on n'y trouve guère que des *Pheidole*

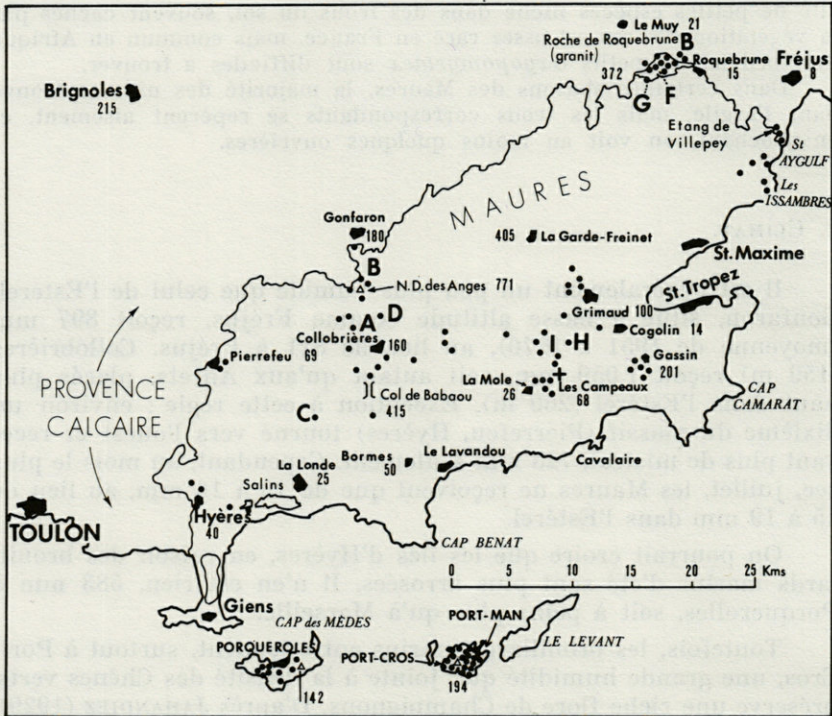


FIG. 1. — Carte au 1/250 000 des stations quantitatives étudiées dans le massif des Maures, de 1973 à 1975. Seules les localités au Nord-Est (St Aygulf, Villepey) avaient été prospectées en 1941. Les carrés décrits dans le texte (A à I) sont désignés par des lettres capitales, les 85 autres correspondent aux gros points noirs sans chiffres : les seuls nombres marqués sont les altitudes en mètres. Les larges surfaces non étudiées sont, soit trop cultivées ou habitées, soit à forêts de Chênes moins denses.

et *Lasius*, genres féconds et moins sensibles aux cendres que les autres. Seules les forêts intactes ont une majorité de *Camponotus*, de *Formica* ou de *Plagiolepis*.

On ne décrira pas le Parc national de Port-Cros, déjà étudié dans une précédente publication (1977). Là, 3 espèces de Fourmis sur 39 sont probablement endémiques.

4. CHOIX DES STATIONS DE RELEVÉS QUANTITATIFS.

Sur la carte I, nos stations sont marquées par des points noirs. Seules les 9 stations typiques ou exceptionnelles qui vont être dé-

crites portent une lettre de repère. On s'est efforcé de répartir de façon variée les pentes, orientations et altitudes, pour obtenir une moyenne valable du massif. Voici les nombres de points correspondant à cette diversité de biotopes :

Orientations : 10 à 14 points dans chaque secteur géographique (E, SE, S, SW, etc...) sauf 25 points exposés de nord à nord-est, à cause de la richesse des forêts locales.

Altitudes : de 0 à 29 m : 16 stations, dont 3 sur des plages littorales : Salins d'Hyères et étangs de Villepey à 9 km de Fréjus; de 20 à 50 m : 13 points; de 50 à 100 m : 19; de 100 à 200 m : 31 à cause des lieux intéressants des environs de Collobrières (159 m); de 200 à 400 m : 16; de 400 à 600 m : 3; enfin, 3 points à plus de 700 m près de Notre-Dame des Anges.

Pentes du terrain : 0 à 5° : 24 points; 6 à 10° : 24; 11 à 15° : 15; 15 à 20° : 11; 20 à 30° : 12; 32 à 50° : 9.

Végétation : bois de Chênes-lièges plutôt secs : 16 points, plutôt humides : 16. Bois de Chênes pubescents : 10. Châtaigniers : 2. Chênes verts : 5 sur le continent, 19 dans les îles. Lieux sans arbres : 9 plutôt humides, 9 plutôt secs, 4 dans les îles.

5. EXEMPLES DE STATIONS TYPIQUES OU ORIGINALES.

Peu de relevés méritent une description détaillée. En voici seulement 9 (environ un sur 8 stations du continent), désignés par les lettres A à I sur la carte I. A et B sont des exemples de points élevés (340 et 730 m), le plus bas sous Chênes verts, le plus haut (Notre-Dame des Anges) surtout sous Châtaigniers. C et D sont les lieux les plus riches en fourmilières (63 et 71 nids, alors qu'en moyenne, il y a rarement plus de 25 nids par carré).

Les 3 relevés suivants sont sur granite, roche de Roquebrune à 13 km W de Fréjus. Bien que le granite n'affleure que sur une infime portion des Maures, il a donné des peuplements très originaux, les sols granitiques, sablonneux, étant très distincts des sols métamorphiques à dégradation argileuse. Aussi, 3 points sur les 11 de Roquebrune vont être utilisés (E, F, G).

Enfin, les stations H et I sont dans l'argile pure, où les Fourmis creusent des terriers profonds, non loin de l'auberge des Campeaux, vallée humide au nord du torrent de La Mole et sur le méridien de Cavalaire. Cette argile inondable montre une sélection de Fourmis résistant à l'immersion, au moins en H.

Le lecteur pourra nous reprocher de ne pas décrire ici un faciès moyen, typique de la majorité des Maures (Chênes-lièges sur mica-

schistes ou gneiss). Mais ce biotope dominant sera mieux examiné plus loin, à propos des roches, chapitre III, puis au sujet des plantes, chapitre IV). Le relevé D (71 nids) en donnera une idée, mais c'est le carré le plus riche en fourmilières de tous nos 550 carrés en Provence. Récemment, un carré de 76 nids a été trouvé au Pic Jouan (Pyrénées-Orientales).

a) *Relevés d'altitude importante.*

Point A. Collobrières, 18 avril 1973. Bois de Chênes verts, à 4,5 km de Collobrières, à l'ouest de la route vers Notre-Dame des Anges. Pente assez forte (25° NE). Gneiss gris, épais, caché par une dense litière de feuilles mortes, où il y a aussi des feuilles de *Quercus robur* (bois poussant plus haut, vers 350 m, alors que ce carré était entre 332 et 345 m). N° 122 du total de nos carrés. Humus profond, au moins 3 cm. Flore : 11 *Quercus ilex* grêles hauts de 3 à 7 m; 2 *Q. pubescens* grêles; 150 Lierres à terre; 50 *Asplenium*; 2 Ficaïres.

10 sociétés (tailles diverses) de *Formica gagates*, surtout sous les feuilles mortes; 4 petits nids de *Plagiolepis pygmaea* sous les rares pierres.

Bilan vis-à-vis de la végétation :

D'après les effectifs moyens de chaque fourmilière, on aurait ici 9 000 ouvrières insectivores (*Formica*), et une minorité (au plus 1 800) de minuscules *Plagiolepis*, éleveurs d'Homoptères. Donc, bilan très favorable aux plantes.

L'aspect imprévu de ce relevé réside dans l'absence totale d'*Aphaenogaster*.

Point B. Commune de Gonfaron, au versant NE de Notre-Dame des Anges, 6 juillet 1975. Bords d'un sentier ombragé, sous 6 Châtaigniers, sur schistes jaunes épais. Quelques gneiss. 15 nids pour 45 pierres, ce qui est beaucoup. Altitude 730 m, pente 3° NE. 655 plantes herbacées (surtout Trèfles et *Dactylis*). Fougères : 70 *Pteridium* et 13 *Asplenium*. Presque pas de litière. Humus très mince, gris, sec, 1 ou 2 mm).

7 nids de *F. gagates*, dont 4 très gros, un moyen de *Camponotus vagus*, dans une souche; 3 petits de *Tetramorium caespitum*, espèce banale en France mais assez rare dans les Maures et l'Estérel, sûrement amenée avec des cultures; un d'*Aphaenogaster subterranea*, un de *Leptothorax parvula*, en terre; un de *Lasius emarginatus*. Cette dominance de *Formica gagates* est générale dans les parties élevées des Maures et de l'Estérel, si elles sont boisées. Ici, l'absence de litière et la minceur de l'humus ne semblent pas lui nuire, puisqu'elle occupe 47 % des nids.

b) Relevés très riches en fourmilières.

Point C. A 4 km au nord de La Londe et 9 km au sud-ouest de Collobrières. Altitude 60 m. Pente 26° SE. Roches : arkoses massifs, brun-rouge. 4 grands *Q. suber* et 2 petits; 320 Graminées; 70 Mélamyres et diverses plantes de maquis (21 en tout). MM. LAMOTTE et GENERMONT, professeurs, m'aidaient dans ce relevé (20 août 1975). Humus brun, de 3 mm, légèrement humide. Litière négligeable.

Malgré l'aspect peu favorable, le carré contenait 63 fourmilières, avec dominance de *Plagiolepis* (28 nids, petits); 8 nids de *Camponotus sylvaticus*, 12 de *Pheidole*, petits; 14 de *C. lateralis*, 4 d'*Orthocrema sordidula*, 2 de *Tetramorium semilaeve*, 2 de *Diplorhoptrum pygmaeum*.

Ni Myriapodes, ni Cloportes. Une Blatte *Loboptera*, et 2 Ténébrionides *Olocrates* indiquent un biotope assez sec.

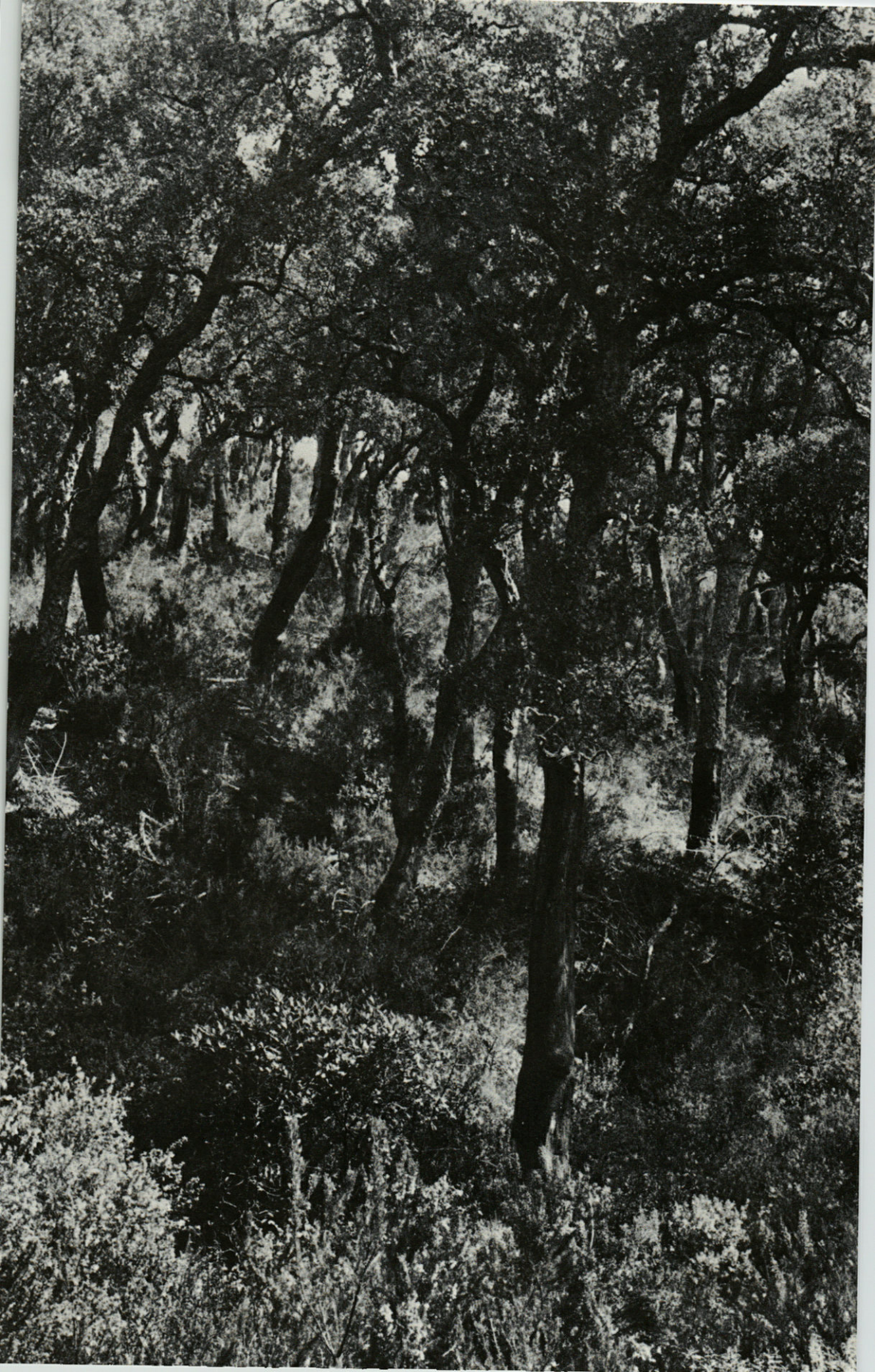
Il est curieux que le point C, assez pauvre en plantes, ait 10 espèces de Fourmis, avec 63 nids (1 nid pour 2 pierres, chose rare). D'autres chênaies sur arkoses sont souvent assez pauvres. Avouons notre perplexité pour expliquer cette richesse, d'autant plus que les environs ne sont guère différents et que la route vers La Londe, peu fréquentée, ne doit pas apporter beaucoup de nourriture supplémentaire. Donc, les lècheurs d'Homoptères (4 espèces et 49 nids) ont ici un excellent rendement.

Point D. (Fig. 2). Bois de La Louvière, à 6 km au N de Collobrières, à l'ouest de la route vers Notre-Dame des Anges. Altitude : 380 à 390 m. Pente 20° SW. Roches : 3/4 de gneiss minces, 1/4 de schistes verts. 71 nids sur 131 pierres. Humus de 2 cm, brun, un peu humide. Guère de litière. Bois mort abondant. Forêt claire, avec 4 *Q. suber* et un *ilex*. Sous-bois élevé : 31 Calycotomes, 34 Bruyères, 10 Cytises en fleurs. Plantes basses : 180 Composées, 50 Graminées, pas de Fougères.

Le lieu est quand même assez sec malgré l'ombrage du maquis, puisqu'on y trouve 6 *Euscorpius* et 3 *Loboptera*, mais ni Mollusques, ni Lombrics.

Sur 71 fourmilières du carré (record en Provence jusqu'à présent), il y a 60 *Plagiolepis* (nids souvent larges, chacun de plus de 500 ouvrières), un *Orthocrema sordidula*, 2 *Tapinoma erraticum*. Les insectivores sont représentés par un petit nid de *F. gagates*, un nid moyen d'*A. subterranea*, 2 petits nids de *Pheidole*.

Ici, l'humus épais, le volume végétal du maquis et l'orientation SW (toujours favorable aux Fourmis) justifieraient cette abondance. Mais il faut reconnaître que des stations voisines analogues sont bien plus pauvres.



c) *Trois stations très différentes, sur granite.*

Ces trois carrés, tous exposés au N et assez froids, vont montrer la diversité des biotopes sur un sommet isolé. La Roque de Roquebrune, à 13 km W de Fréjus, est visible de très loin : colline rougeâtre, entièrement granitique. Elle atteint 377 m et, vers le sud, n'est pas séparée topographiquement des Maures. On va choisir ici des emplacements à *Quercus ilex*, où cet arbre est petit, peu dense et donne un ombrage assez faible.

Point E. Station basse (38 à 40 m), proche du village de Roquebrune-sur-Argens (15 minutes). Granite en dalles humides, pente 2° ENE. Pierres abondantes, mais seulement 9 nids sur 100 cailloux, parce qu'en période pluvieuse, l'eau coule sur plus de la moitié de ces dalles. En plus des 2 Chênes, flore de garrigue espacée, avec 9 *Erica scoparia*, 2 Lentisques, 2 Thyms et 10 Sariettes. Lichens très communs. 140 Cistes. Faune typique de régions humides : 2 Lombrics, 8 *Lithobius* et deux gros Staphylins, ordinairement de zones plus hautes : *Ocypus olens* et *Staphylinus cyaneus*.

La Fourmi dominante est *Acrocoelia auberti*, habituellement plutôt commune sur l'argile (6 sociétés denses). Ensuite viennent 2 *Pheidole*, en petits nids, et une large fourmilière de *Messor capitatus*, riche en Lépisques et en graines de Cistes. Cette moissonneuse, surtout de terrains calcaires, se trouve ici favorisée par le granite, et, dans 2 autres carrés à Roquebrune, supporte aussi des dalles arrosées.

Humus sableux, de 3 à 5 mm. Moisissures blanches abondantes.

Point F. Point plus sec, mais ombragé par une falaise de 30 m, située vers le sud et le sud-est. 94 m d'altitude, pente 6° NE. 4 fourmilières sur 30 pierres. Flore de maquis avec 40 *Cistus albidus*, 22 *Lavandula stoechas*, 110 Graminées, 31 Myrtes, 15 grandes *Erica arborea*. Si 30 *Asplenium* révèlent de l'humidité, 12 *Euphorbia spinosa* et les Lavandes dénotent des emplacements secs.

3 nids de *Camponotus cruentatus* et un petit nid de *Pheidole* confirment ces lieux assez secs. Une fourmilière d'*Orthocrema*

FIG. 2. — Photo d'une forêt de Chênes (entre Collobrières et Notre-Dame des Anges), montrant la forte densité d'arbres et de sous-bois. Dans l'Estérel et les Albères, autres massifs siliceux, il est rare d'observer des peuplements aussi denses. C'est la station D, bois de la Louvière, 71 nids, surtout de *Plagiolepis*.

sordidula, sur un sommet de rocher, est le seul groupe d'éleveurs de Pucerons. Dominance de Fourmis omnivores, ce qui est aussi caractéristique de rochers secs.

Point G. Station d'altitude (308 à 310 m) au col d'où l'on voit, au sud, les Maures. Pente 3° N. Granite altéré, sableux, clair. Egalement flore de garrigue, avec 100 Cistes divers et 30 *L. stoechas*. Seulement 3 Bruyères, Lichens assez rares. 6 nids sur 61 pierres : 3 *Messor capitatus* et 3 *Pheidole* (très jaunes, indice de sécheresse).

Dans l'ensemble, les carrés sur granite sont pauvres en fourmières (3 à 6 nids, alors qu'en moyenne un carré en Provence a plus de 12 nids). Cela tient probablement à la facilité de dégradation en sable des couches superficielles, qui rend les terriers instables. Même pauvreté en haute montagne, où les granites hébergent surtout *Lasius flavus* et *Tetramorium caespitum*, cela jusqu'à 2 400 m dans les Pyrénées centrales.

d) Exemples de peuplements dans l'argile nue.

Les deux stations se trouvent sur le versant nord (exposé au sud) du torrent de La Mole, la plus basse et la plus humide des vallées des Maures, à environ 2 km au NNW de l'auberge des Campeaux.

Point H. Clairière à *Rubus tomentosus* (petite ronce blanche dressée, 64 pieds). Les autres plantes sont surtout des Cistes (660 *C. salviaefolius*). 15 nids sont dans l'argile, et 8 sous des petites pierres : chacune des 3 espèces présentes peut adopter l'un ou l'autre de ces habitats : *Pheidole* 8 nids dans le sol, 3 sous les pierres; *Camponotus aethiops* 6 nids dans l'argile, 1 sous pierre; *C. cruentatus* 4 dans le sol, 1 sous pierre.

Le carré est à 290 m d'altitude, pente 2° SSE. Cette faible pente doit faciliter l'inondation des nids argileux, dont plusieurs étaient très humides. Constatation inattendue, car *Pheidole* et *C. cruentatus* sont plutôt xérophiles. Il est vrai que l'exposition au sud doit vite sécher les terriers en été. Par contre, *C. aethiops* est un habitant plus typique de l'argile, aussi bien dans l'Estérel qu'ici.

Point I. Non loin du point H : talus argileux vertical, sous un bois de Pins à maquis. La surface habituelle (100 m²) a été respectée en suivant ce talus de 60 cm de haut sur 160 m de long.

Les nids sont plus ou moins horizontaux, larges trous dans l'argile : 2 de *Camponotus aethiops*, 6 plus ou moins gros de *C. cruentatus*, 3 de *Pheidole*.

Argile sèche, exposée au sud. Ici, les terriers ne doivent pas être aisément inondables en hiver. D'habitude, *C. cruentatus* habite des roches et non l'argile, ce qui fait l'intérêt des deux dernières stations, ainsi que des buttes argileuses dans les vignes (Cogolin) où *cruentatus* abonde.

III. — COMPORTEMENT DES FOURMIS VIS-A-VIS DES ROCHES

PRÉAMBULE SUR LA GÉOLOGIE ET SUR LES NOMBRES DE CARRÉS.

On peut se baser sur la thèse de Simone GUEYRARD (1957) pour les généralités géologiques et pétrographiques. Le massif des Maures (1 180 km²) est un horst, surélevé par rapport au Permien sédimentaire effondré. L'Estérel seul, avec ses éruptions permienues, garde des sommets de nature volcanique.

La majorité des roches datent du Silurien. Ce sont des mica-schistes et des gneiss. Les granites, très localisés (Sainte Maxime, Cap Camarat et surtout collines de Roquebrune - Plan de la Tour au NE), sont relativement jeunes (du cycle hercynien). La plupart de nos données sur la chimie des roches sont empruntées aux 25 analyses de GUEYRARD.

Le tableau II montre que nous avons pratiqué des carrés sur 9 ou 10 terrains différents, soit au moins 95 % des roches des Maures. Les seules roches non prospectées sont des minéraux riches en chaux (gneiss calciques ou amphibolites), pouvant contenir jusqu'à 12 % de CaO. Malgré leur intérêt, ces gisements ne représentent qu'une faible partie du massif, et des comparaisons avec les calcaires purs, faites sur les tableaux II et III, suffiront sans doute à montrer l'originalité des roches les plus siliceuses, possédant 0,1 à 3,2 % de CaO. Chaque sorte de terrain a fait l'objet de 11 à 18 relevés, ce qui, vu l'uniformité des Maures, semble suffisant pour des premières conclusions. Par exception, il n'y a que 5 plages de sable littorales, 3 gravières et 2 tufs. Mais ces derniers substrats sont si particuliers que, même si nos résultats sont trop partiels, ils donneront une idée de leurs propriétés.

Avant de considérer les faits en détail, il nous a paru instructif de donner une notion de la moyenne des Maures : Chênes-lièges sur mica-schistes ou gneiss, occupant au moins les deux tiers du massif. Une fois ce cas général examiné, il sera plus intéressant d'énumérer les particularités de chaque roche.

1. PEUPLEMENT DES BIOTOPES LES PLUS RÉPANDUS (CHÊNES-LIÈGES SUR ROCHES MÉTAMORPHIQUES).

Le peuplement des lieux dénudés étant très distinct de celui des bois, pour que les comparaisons soient valables, la grande majorité des carrés utilisés pour nos tableaux II et III ont été faits sous Chênes. Dans ce préambule, nous donnons une moyenne des carrés sans arbres, puis celle des forêts de Chênes-lièges.

Nous disposons de 22 relevés sans arbres (D), dont 10 plutôt humides et 12 plutôt secs. On remarquera 4 espèces avides de soleil, la plus marquée étant *Acrocoelia auberti*, rare en forêt dans tout le midi. 5 fourmis sont plutôt ombrophiles, dont *Formica gagates*, qui d'ailleurs, selon les recherches britanniques, a besoin pour fonder son nid du contact de la jeune reine avec des racines de Chênes.

Ce tableau ne comporte ni *Cataglyphis cursor*, peu commun ici (3 fois plus abondant sur calcaire), ni les *Lasius* et *Tetramorium caespitum*, tous introduits par l'Homme avec les cultures, et donc peu typiques des forêts intactes des Maures. Même chose pour *Messor barbara*, tandis que *M. capitatus* semble indigène ici (4 %, aussi bien en forêt qu'en lieux ensoleillés).

TABLEAU I

Moyenne des Chênes-lièges sur roches métamorphiques. Elle correspond à 32 relevés, dont 15 en chênaies plutôt sèches, avec maquis et à humus sec, et 18 en boisements plus humides, à terre végétale humide et avec plantes hygrophiles (Fougères, Ficaïres, Primevères, etc.). Chaque nombre est le pourcentage des nids considérés dans le total des fourmières des carrés.

| | <i>Aphaeno- subter- ranea</i> | <i>Pheidole</i> | <i>O. sordidula</i> | <i>A. auberti</i> | <i>Pla- giolepis</i> | <i>E. gagates</i> | <i>Camponotus</i> | | |
|--------------|---------------------------------------|-----------------|-------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------|-------------------|-------------------------|-------------------------|
| | | | | | | | <i>aethiops</i> | <i>sylva- ticus</i> | <i>cruen- tatus</i> |
| Forêts(F). | 4,2 | 20 | 5,3 | traces | 25,5 | 5,3 | 0,7 | 6,6 | 4,9 |
| Lieux (D) | 0,5 | 34 | 0,8 | 3,6 | 7,5 | 0,9 | 8,6 | 6,0 | 7,9 |
| D/F | 0,12 | 1,7 | 0,66 | 30 | 0,29 | 0,17 | 12 | 0,9 | 1,6 |

2. COMMENTAIRES DU TABLEAU II (PROPRIÉTÉS ET VÉGÉTATION DES TERRAINS) (Fig. 2).

La porosité (pourcentage d'eau en volume qu'un terrain peut retenir après forte pluie) apparaît une donnée importante pour la

TABLEAU II

Roches et sédiments. Composition, porosité, végétation. Les teneurs en CaO moyennes proviennent du laboratoire de pétrologie de Nice. Les porosités moyennes sont empruntées à IMBREAUX (1930) et PIMIENTA (1972). Les moyennes pour l'humus et les plantes correspondent à nos nombres de relevés, marqués dans la première colonne. Il y a fort peu de calcaires dans les Maures : pour comparaison, l'avant dernière ligne représente la moyenne de nos 166 stations sur calcaires en Provence, surtout de 0 à 1 100 m. Tout par carrés de 100 m².

| Roche, nombre de relevés | % de Ca O moyen | Porosité moyenne | Humus moyen (mm) | Moyenne des plantes | |
|-----------------------------|-----------------|------------------|------------------|---------------------|-----------|
| | | | | ligneuses | herbacées |
| Granites (11, Roquebrune) | 2,1 | 3 | 5 | 215 | 26 |
| Micaschistes (18) | 0,5 | 8 | 5 | 210 | 245 |
| Gneiss (17) | 1,2 | 12 | 14 | 140 | 402 |
| Arkoses (7) | 1,8 | 10 | 10 | 116 | 790 |
| Grès (18) | 0,1 | 12 | 10 | 230 | 810 |
| Sables (plages maritimes) 5 | 0,2 | 34 | 0 | 40 | 505 |
| Graviers (3) | 0,4 | 39 | 3 | 120 | 500 |
| Argiles (15) | 0,43 | 42 | 9 | 225 | 610 |
| Schistes (14) | 3,2 | 40 | 17 | 180 | 1.700 |
| Calcaires (166) | 56 | 4 | 7 | 160 | 630 |
| Substratum le plus avantage | Calcaire | Argiles et tufs | Schistes | Grès | Schistes |

vie des Fourmis (voir Fig. 3), dont certaines (*Pheidole*, *Lasius*) supportent un milieu très humide si cela est temporaire, tandis que d'autres manquent sur les roches les plus poreuses : *O. sordidula*, *C. sylvaticus*... Les espèces avides de sécheresse abondent sur granite, rhyolite de l'Estérel et calcaires, roches les moins poreuses (porosités de 3 à 5 %).

L'épaisseur de l'humus n'a pas moins d'influence. On va étudier cela de plus près. Les effets des densités de plantes seront décrits au chapitre IV.

Pour information, les teneurs moyennes en CaO sont indiquées, mais à cet égard, l'Estérel (souvent moins de 0,3 % de chaux), et, à l'extrême opposé, les calcaires (56 % de CaO), sont plus instructifs que les Maures.

Sauf erreur, c'est la première fois que les porosités, donnée familière aux géologues, sont étudiées vis-à-vis des Fourmis.

3. INFLUENCE DES POROSITÉS (Fig. 3).

Les porosités portées schématiquement sur la figure sont des moyennes. Par exemple, pour les micaschistes et les gneiss, elles varient de 5 à 15 %, mais nous avons pris 10 % comme ordre de grandeur.

TABLEAU III

Roches et sédiments. Pourcentage des Fourmis communes dans le total des nids. Les fourmilières sont comptées dans des carrés de 100 m². Les nombres de nids varient de 0 à 71, avec une moyenne de 12, et dépassent rarement 25. C/M = rapport des espèces omnivores ou insectivores (C) au total des Fourmis surtout à miellat (lécheuses d'Homoptères).

| Roches ou sédiments | C/M | Fourmis omnivores ou insectivores | | | | | |
|-----------------------------------|---------|-----------------------------------|--------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | | <i>Pheidole</i> | <i>Cataglyphis</i> | <i>F. gagates</i> | <i>Camponotus</i> | | |
| | | | | | <i>aethiops</i> | <i>sylvaticus</i> | <i>cruentatus</i> |
| Granites | 19 | 33 | 1 | 3 | 2 | 8 | 10 |
| Micaschistes | 0,17 | 21,2 | 1,2 | 2,2 | 2,9 | 7,9 | 3,3 |
| Gneiss | 0,24 | 15 | 3,8 | 8,3 | 2,6 | 0,7 | 5,8 |
| Arkoses | 0,18 | 14 | 0 | 5,7 | 1,8 | 14 | 0,2 |
| Grès | 0,26 | 16 | 0 | 2 | 2,3 | 3 | 5 |
| Sables (plages maritimes) | 4,5 | 26 | 0 | 0,1 | 2,9 | 0,9 | 1,2 |
| Graviers | 0,1 | 16 | 0,5 | 0 | 0 | 8,5 | 0,4 |
| Tufs | 0,8 | 25 | 1,2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Argiles | 0,4 | 18 | 1,5 | 1 | 6 | 0,7 | 3 |
| Schistes | 0,23 | 26 | 4 | 6 | 1,6 | 5 | 1,8 |
| Calcaires | 0,6 | 10 | 4 | 2 | 0,9 | 7,8 | 2,9 |
| Moyenne sous <i>Quercus suber</i> | 0,39 | 20 | 1,6 | 5,3 | 0,7 | 6,6 | 4,9 |
| Terrain le plus favorable | Granite | Granite | Calcaire | Gneiss | Argiles | Arkoses | Granite |

FIG. 3. — Effets des principales roches des Maures, classées par porosité croissante sur l'épaisseur moyenne de la terre végétale en mm (trait plein); nombres de plantes ligneuses (traits interrompus) et d'herbacées (pointillés) sur 100 m². Les schistes sont les plus favorables à l'humus et aux plantes annuelles. Seuls des lieux incultes sont étudiés.

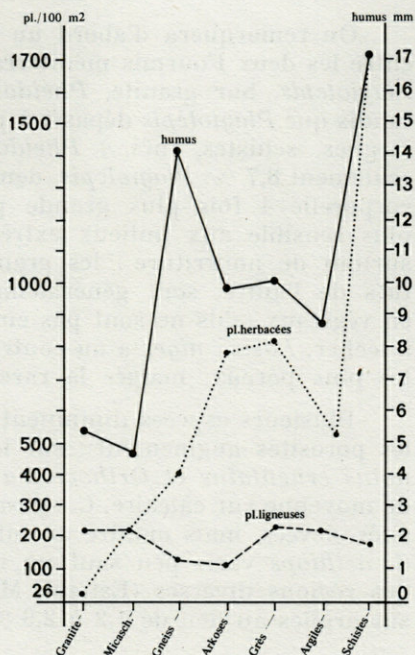
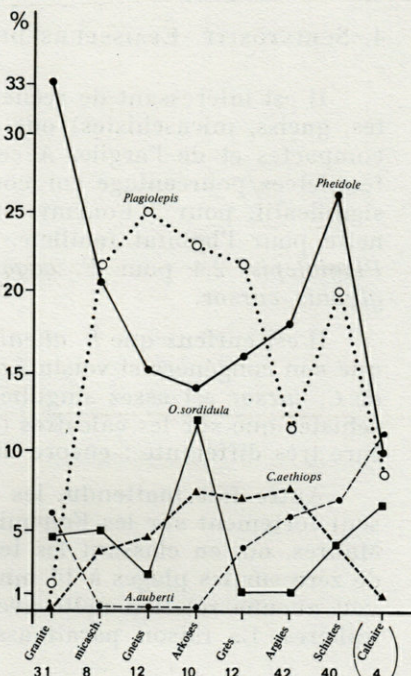


FIG. 4. — Effets des 8 principaux genres de roche (par 100 m²) sur 5 Fourmis choisies parmi les plus sensibles à ce facteur. Les espèces localisées aux bois de Chênes (*Formica gages*) ou aux roches nues ou pauvres en végétaux (*Camponotus cruentatus*) ne sont pas portées ici.



On remarquera d'abord un comportement à peu près inverse entre les deux Fourmis méditerranéennes dominantes : *Pheidole* et *Plagiolepis*. Sur granite, *Pheidole* a son record (33 % des nids), tandis que *Plagiolepis* dépasse à peine 5 %. Sur roches très poreuses (argiles, schistes, tufs...) *Pheidole* atteint 23 %, mais *Plagiolepis* seulement 8,7 %. *Plagiolepis*, deux fois plus petite et donc à surface corporelle 4 fois plus grande par rapport au volume, doit être plus sensible aux milieux extrêmes, mais il s'agit probablement surtout de nourriture : les granites d'une part, les argiles et les tufs de l'autre, sont généralement les terrains les plus pauvres en végétaux (s'ils ne sont pas cultivés), d'où manque d'Homoptères à lécher. *Lasius niger* a au contraire son maximum sur les terrains les plus poreux, malgré la rareté fréquente des plantes.

Plusieurs espèces diminuent régulièrement d'abondance quand les porosités augmentent : sur la figure, c'est le cas pour *Camponotus cruentatus* et *Orthocrema sordidula*. Ce dernier atteint 7 % de moyenne sur calcaire. *C. sylvaticus* diminue également aux porosités élevées, mais montre un minimum sur gneiss et micaschistes. *C. aethiops* varie peu sauf un maximum très net sur l'argile, en des régions diverses (Estérel, Maures, Ventoux...); il y a ici 6 % sur argiles au lieu de 1,2 à 2,9 % ailleurs.

4. SCHISTOSITÉ. EPAISSEURS DE L'HUMUS.

Il est intéressant de rechercher si les roches en feuillets (schistes, gneiss, micaschistes) ont un effet distinct de ceux des roches compactes et de l'argile. A cet égard, le rapport pourcentage sur feuilletées/pourcentage sur compactes, est voisin de un, donc peu significatif, pour 7 Fourmis sur 11. 4 espèces ont une préférence nette pour l'habitat feuilleté. Elles donnent un rapport 1,5 pour *Plagiolepis*, 2,4 pour *F. gagates* et *L. alienus*, 3,8 % pour *Cataglyphis cursor*.

Il est curieux que *L. alienus* réussisse mieux dans les feuilletées que son congénère si voisin *Lasius niger* (son rapport, 1,17), Le cas de *C. cursor* est assez singulier : il a ses optima aussi bien sur les schistes que sur les calcaires (4 %), or ce sont des roches de structure très différente : encore un problème à résoudre.

Autre fait inattendu, les épaisseurs de la terre végétale agissent fortement sur les Fourmis de l'Estérel, mais très peu dans les Maures, où, en classant les terrains par humus moyens croissant, de zéro sur les plages à 14 mm sur gneiss et 17 sur schistes, on ne voit aucune relation nette avec les pourcentages de diverses fourmières. La raison paraît assez claire pour ce facteur : dans les

Maures, la majorité des substrats (roches feuilletées, sables, argiles...), laissent les Fourmis s'y enfoncer et y nicher. Au contraire, la plupart des roches de l'Estérel (rhyolites, pyromérides, basaltes) sont trop dures et compactes pour que des sociétés y logent : là, s'il y a trop peu d'humus, peu ou pas de nids.

5. AUTRES REMARQUES SUR CERTAINES ESPÈCES DU TABLEAU III.

Pheidole est certes la plus adaptable de toutes : son minimum est de 10 %, sur les calcaires. Dans les Maures, elle varie de 14 à 33 % (granite). Les autres Fourmis manquent totalement sur certains terrains, ou bien ont des minima très bas, comme *Plagiolepis* (0,5 % sur graviers et 2 % sur granites). D'après ses nids dans l'argile, *Pheidole* résiste assez bien à l'inondation, tandis que *Plagiolepis*, plus petite et plus lente, y paraît très sensible (0,5 % sur argile à gravier), et, comme éleveuse de Pucerons, est très affectée par le manque de plantes (2 % sur granite). Notons ici que ces deux Fourmis, dominantes dans toute la Provence, atteignent souvent plus de 20 % des nids. Tous les autres genres ont des maxima relatifs de 6 à 9 % seulement. Peut-on comprendre cette dominance ? On l'a tenté dans notre publication de 1958 sur les Fourmis dominantes en Europe et en Afrique du Nord.

La cause principale réside vraisemblablement dans la faible taille des formes prépondérantes : chez *Pheidole pallidula*, l'ouvrière ne dépasse pas 2,6 mm, et la reine 8,5 mm. Pour *Plagiolepis*, l'ouvrière mesure 1,2 mm et la reine 4,5. Les autres genres communs dépassent habituellement 3 mm pour l'ouvrière et les reines 9 mm. En outre, les reines de *Pheidole* ont le thorax très plat, ce qui facilite leur habitat dans des fentes étroites. A préférences de nourriture et de milieu égales, les plus petites Fourmis doivent l'emporter dans la lutte pour la vie, logeant plus aisément partout et étant sans doute moins recherchées par les prédateurs. Donc, leur faible taille, avec des rapports surface/volume pourtant plus grands, ne semble pas les gêner vis-à-vis du milieu, puisqu'elles supportent la sécheresse estivale mieux que bien des concurrentes méditerranéennes.

Pour les autres genres, subordonnés (0 à 9 % du total), on ne signalera ici que quelques cas curieux, en suivant l'ordre du tableau III :

Formica gagates est la seule espèce réussissant nettement mieux dans les Maures que dans les autres massifs du midi, calcaires ou éruptifs. Elle atteint 5,7 % sur arkoses et 8,3 % sur gneiss, mais les micaschistes sont moins favorables. Rappelons encore que la reine fondatrice a besoin de Chênes, 2 à 5 fois plus abondants par carré que dans les autres régions.

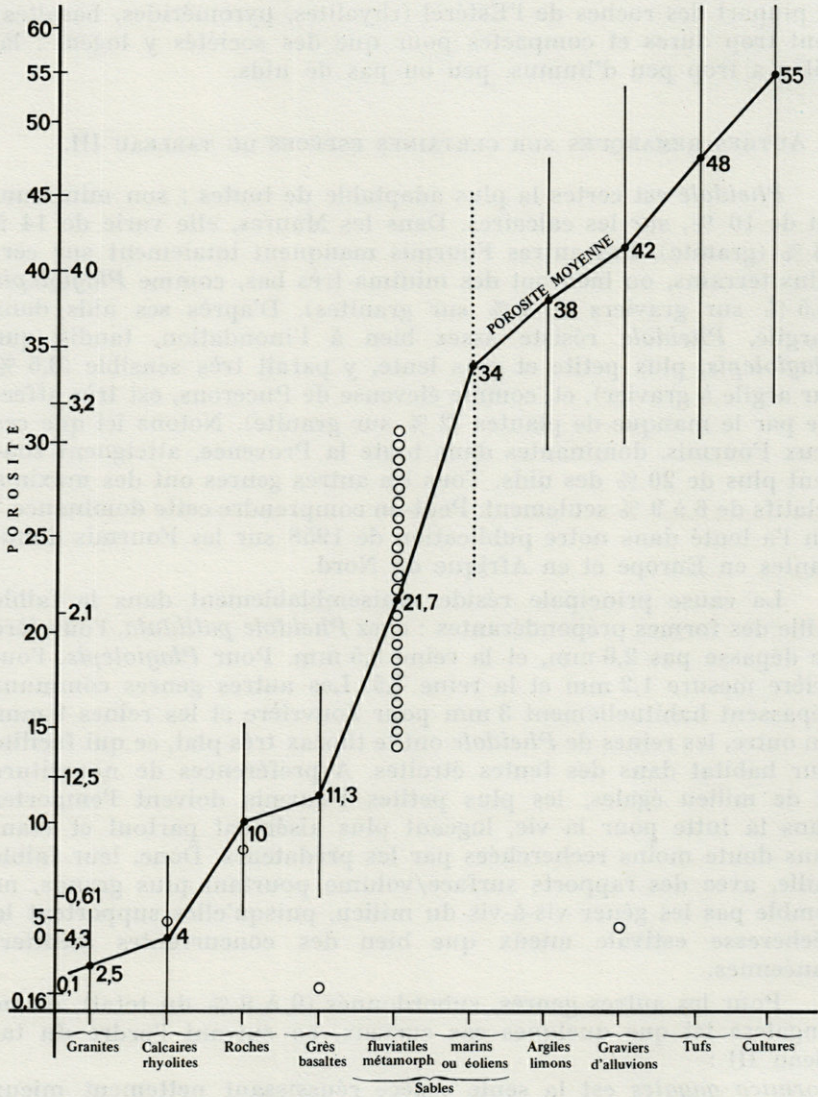


Fig. 5. — Roches ou autres substrats, classés (en abscisse) par porosités moyennes croissantes, depuis les granites jusqu'aux cultures. Les traits verticaux, pleins ou en pointillés, indiquent les minima et maxima de porosité empruntés à IMBREAUX (1930) et à PIMENTA (1972). La porosité est le pourcentage d'eau (en volume) que chaque roche peut retenir durablement après une forte pluie.

Camponotus aethiops est le plus hygrophile de son genre, assez rare sur calcaire pur il ne domine que sur des terrains à la fois argileux et riches en plantes basses. Au contraire, *C. sylvaticus* et *cruentatus*, aussi gros ou davantage, abondent sur granite, sont rares sur argile, mais diffèrent bien l'un de l'autre sur gneiss, arkoses, schistes et graviers.

Orthocrema sordidula n'est vraiment commun ici que sur arkoses, où il atteint son pourcentage moyen des calcaires.

Lasius niger est singulier par son absence quasi totale sur gneiss, s'opposant à 16 % sur les micaschistes. Comme il s'agit d'un Insecte introduit avec les cultures, on ne peut pourtant pas dire que les zones à micaschistes soient plus habitées par l'homme. Ce fait est d'autant plus énigmatique que l'espèce très voisine *L. alienus* n'est pas rare sur les deux roches.

6. FOURMIS SILICICOLES, OU PLUTÔT CALCICOLES.

Les données moyennes sur calcaires sont solides, étant basées sur 166 relevés, depuis les Alpes maritimes jusqu'à la Sainte Baume et au Ventoux. Elles ont été comparées numériquement avec deux régions très siliceuses : Estérel et Maures. Il en résulte des rapports Ca/Si parfois les mêmes dans les deux massifs, comme pour *T. caespitum* et *Plagiolepis* (Tabl. III), mais souvent bien différents (voir *Acrocoelia auberti* et *Tetramorium semilaeve*). D'abord, quelques précisions sur le mode de calcul de ces rapports. Dans l'Estérel, la partie siliceuse est basée sur les roches les plus pauvres en CaO (rhyolite + pyromérides + grès). Dans les Maures, toutes les roches, contenant 0 à 2,1 % de chaux, comptent dans Si. Vis-à-vis de ces deux Si distincts, le Ca est le même (moyenne des 166 relevés). Le Ca/Si de l'Estérel est donc plus extrême, les roches choisies ayant moins de 0,5 % de chaux. En tout cas, le tableau IV va résumer ces comparaisons :

La plus silicicole est partout *Aphaenogaster subterranea*, presque absente de la Sainte Baume et du Ventoux. Les autres silicicoles existent sur calcaire, mais moins abondamment.

Il est très net que les Fourmis très dominantes (*Pheidole* et *Plagiolepis*) sont toutes deux silicicoles. Les calcicoles nets offrent deux cas opposés : *T. caespitum* a le même rapport dans les deux massifs ; *A. auberti*, assez commun dans l'Estérel, y donne un rapport bien plus faible que dans les Maures, où il est assez rare en lieux dénudés, presque nul en forêts. Le fait que *T. caespitum* habite avant tout les endroits sans arbres rend compte en partie de cette différence.

TABLEAU IV
Exemples de rapports Ca/Si.

| | <i>A. subterranea</i> | <i>Pheidole</i> | <i>Tetramorium</i> <i>caespitum</i> <i>semilaeve</i> | | <i>Acrocoelia</i> <i>auberti</i> | <i>C.</i> <i>aethiops</i> | <i>Plagio-</i> <i>lepis</i> |
|---------|-----------------------|-----------------|---|------|-------------------------------------|------------------------------|--------------------------------|
| Ca/Si : | | | | | | | |
| Estérel | 0,02 | 0,49 | 1,9 | 1,0 | 2,3 | 0,9 | 0,4 |
| Maures | 0,09 | 0,21 | 1,9 | 0,31 | 13,4 | 1,5 | 0,44 |

Dans leur majorité, les Fourmis de France sont à tendance silicicole plus ou moins marquée. Les calcicoles incontestables ne représentent que 8 espèces, dont *Cataglyphis* et *A. gibbosa* font partie. Les calcaires, trop chauds et trop secs en été, sont mal supportés en général.

IV. — EFFETS RÉCIPROQUES DES PLANTES ET DES FOURMIS

On parlera surtout ici des plantes herbacées : les bois de Chênes ont été déjà abordés ci-dessus (p. 94), et les comportements des fourmis vis-à-vis des ligneuses du maquis sont sensiblement les mêmes que dans l'Estérel, ce qui n'a rien de bien étonnant, aussi renvoyons-nous à notre travail récent sur l'Estérel (BERNARD, 1978).

1. RAPPEL DE FAITS SUR LE PEUPELEMENT DES FORÊTS DE CHÊNES.

Pratiquement, nous n'avons étudié abondamment que des formations à Chênes-lièges. Les bois de Chênes verts et de Chênes pubescents existent, mais ne forment qu'une petite minorité par rapport aux subéraies. Par contre, les îles n'ont que des Chênes-lièges isolés, et une forte prépondérance de *Q. ilex* : c'est un des obstacles à une comparaison rigoureuse avec le continent.

Parmi les stations décrites en détail au chapitre I, le point A donnera une idée d'une forte pente à Chênes verts, et B d'une pente faible sous Chataigniers. Du tableau déjà donné à propos des roches métamorphiques, on peut retenir des Fourmis ombrophiles : *Aphaenogaster subterranea*, *Plagiolepis pygmaea*, *Formica gagates*, et des espèces héliophiles, souvent des pentes les plus ensoleillées, surtout *Pheidole pallidula* et *Acrocoelia auberti*. *Camponotus sylvaticus* n'a guère de préférence nette, malgré son nom, et *C. cruentatus*, malgré une légère tendance pour les lieux dénudés, est parfois dominante en forêt, si elle est sur grès, gneiss ou granite, roches

les plus favorables pour cette grosse Fourmi (ses ouvrières major pèsent 35 centigrammes, un peu plus que pour les autres *Camponotus*, et il y en a d'encore plus grosses en Algérie).

Ici, le banal *Crematogaster scutellaris* est peu commun : la majorité des arbres ne portent pas de nids; il en est souvent de même en Provence calcaire. C'est une différence importante avec l'Afrique du Nord, où les fourmilières de *scutellaris* rendent trop souvent le liège invendable à cause des trous qu'elles y font. Dans les Maures, *F. gagates* domine souvent, et c'est une insectivore, utile aux arbres. *Plagiolepis* est commun et élève des Pucerons ou Coccides, mais ses faibles effectifs (50 à 300 ouvrières, plus de 2 000 chez la plupart des autres Fourmis à bétail) et sa taille minuscule (poids : 0,2 mg, plus de 10 mg chez la majorité des concurrentes) en font un Insecte peu nuisible à la forêt.

2. EFFETS DES PLANTES HERBACÉES (Fig. 6).

On n'a porté sur cette figure que 3 sortes de Fourmis particulièrement favorisées par des prairies denses, à Graminées ou Légumineuses. En sens inverse, rappelons que *Pheidole pallidula*, *Camponotus sylvaticus* et *C. cruentatus* en se bornant aux plus abondantes, sont 3 à 7 fois moins nombreuses en milieu très herbacé (1 000 et 13 000 plantes par carré de 100 m²).

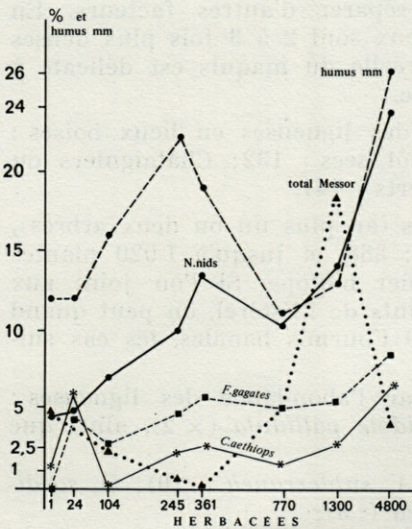


FIG. 6. — Effets des densités de plantes herbacées sur l'épaisseur de l'humus (trait moyen continu, mm), les nombres moyens de nids sur 100 m² (trait supérieur interrompu) et le pourcentage des nids de quelques Fourmis. Voir le texte pour les commentaires.

Mais la nature est moins simple que nos schémas, on remarquera qu'en milieu pauvre en herbes (en moyenne 24 au carré), on note de légers maxima pour *C. aethiops* et *F. gagates*, inexpliqués, car on en trouve moins par 100 à 800 plantes au carré.

Le pourcentage total des nids de *Messor* devrait varier, grosso modo, comme celui des plantes basses, mais il a un fort maximum par 1 300 herbacées de moyenne, et devient 7 fois plus rare par 4 800. Fort probablement, une prairie trop dense rend le sol trop humide pour la conservation des graines.

Au sujet du sol, constatons que l'épaisseur moyenne de l'humus (traits interrompus) n'augmente pas du tout régulièrement avec la densité d'herbacées. S'il est normal qu'il y ait en moyenne deux fois plus de terre végétale sous 4 800 herbacées que sous 1 300, on peut s'étonner d'un maximum presque aussi important sous 245 et 361 herbacées, mais ces dernières densités sont les plus fréquentes sous Chênes-lièges secs, tandis que les chênaies humides auraient 4 fois plus de plantes basses. N'étant point pédologue, j'avoue ma difficulté à expliquer ce maximum d'humus sous peu d'herbacées, d'autant que les arbres sont sensiblement aussi denses et hauts en chênaie humide qu'en chênaie sèche : on ne peut donc pas invoquer l'effet de la densité des Chênes sur la formation de l'humus.

3. EFFETS DES PLANTES LIGNEUSES BASSES.

Ces effets sont difficiles à séparer d'autres facteurs. En moyenne, garrigue ou maquis ligneux sont 2 à 3 fois plus denses en lieux sans arbres, où l'action réelle du maquis est délicate à isoler de celle de la lumière accrue.

Voici des chiffres, moyennes des ligneuses en lieux boisés : Chênes-lièges humides : 120; plutôt secs : 132; Châtaigniers ou Chênes pubescents : 133; Chênes verts : 141.

Par contre, en lieux découverts (au plus un ou deux arbres), plutôt secs : 226; plutôt humides : 388, et jusqu'à 1 020 plantes ligneuses par carré dans ce dernier biotope. Si l'on joint aux 73 stations des Maures nos 132 points de l'Estérel, on peut quand même distinguer, au moins pour 9 Fourmis banales, les cas suivants :

— probablement favorisées par l'abondance des ligneuses : *Camponotus aethiops* ($\times 11$); *Pheidole pallidula* ($\times 2$), ainsi que *C. cruentatus*;

— nettement désavantagées : *A. subterranea* (: 10); *O. sordidula* (: 6); *F. gagates* et *P. pygmaea* (: 3);

— sans doute indifférentes aux nombres de ligneuses : *C. sylvaticus* et les *Lasius* bruns (*L. niger*, *alienus*, *emarginatus*...), dont les moyennes restent sensiblement les mêmes dans tous les faciès naturels.

Examinons de plus près les deux effets les plus marqués :

— *C. aethiops*, déjà favorisés par les herbacées, mais les nombres de nids ne sont multipliés que par 2 à 5 sous herbes denses, tandis que les ligneuses denses peuvent les multiplier en moyenne par 11. On constate des écarts analogues en Provence calcaire, où *aethiops* domine souvent dans la garrigue. Ce n'est sans doute pas affaire de nourriture pour cette omnivore, mais affaire de structure des sols favorables à la fois aux Cistes et Calycotomes et à la Fourmi;

— *Aphaenogaster subterranea*, très ombrophile, est diminuée 10 fois plutôt à cause de l'insolation, car elle abonde parfois en forêts riches en ligneuses basses.

Reste à étudier le bilan pratique, utile ou nuisible, des Fourmis sur la végétation, selon la nature de celle-ci.

4. BILANS PRATIQUES DE L'EFFET DES FOURMILIÈRES SUR LA FLORE.

Rappelons d'abord ici notre rapport C/M déjà employé à propos d'autres régions. Evaluons l'ordre de grandeur des nombres d'ouvrières par carré, basé sur les effectifs habituels de chaque espèce, compte tenu des dimensions relativement petites, moyennes ou grandes de ces fourmilières locales :

C = total des ouvrières insectivores ou omnivores, utiles ou indifférentes aux végétaux;

M = total des ouvrières léchant surtout le miellat des Homoptères (genres *Lasius*, *Plagiolepis*, *Tapinoma*, *Crematogaster*, etc.).

Le rapport C/M varie de 0,05 à 300 selon les lieux. En moyenne, espèces à Pucerons et insectivores s'équilibrent sensiblement dans les milieux suivants : bois de Chênes verts, C/M = 0,9; Châtaigniers ou Chênes pubescents, C/M = 1,3.

Les Fourmis nuisibles aux plantes l'emportent, en général, en subéraies : bois de *Q. suber* secs, C/M = 0,69; plutôt humides, C/M = 0,10. Ainsi, plus des 3/4 des Maures, à bois de Chênes-lièges, offrent un bilan défavorable.

Seuls les lieux sans arbres montrent, en moyenne, des bilans nettement favorables : lieux dénudés plutôt humides, C/M = 1,8 en moyenne, au plus 10 sur des rochers à Bormes; lieux relativement secs, C/M = 5,8. Ce rapport n'est qu'une fois inférieur à 1 (rocher de Sainte-Croix à Pierrefeu), et atteint par contre, par cinq fois, plus de 10. Le record est C/M = 66 pour les nids horizontaux

creusés dans un talus vertical, au-dessus des Campeaux. C'est la station I, dans l'argile, décrite ci-dessus à la fin du chapitre II. Les seuls habitants sont des *Camponotus* et *Pheidole*, omnivores ou insectivores, sans aucun éleveur de Pucerons. Le niveau des nids dans le talus n'est généralement pas atteint par les racines du sous-bois de Pins surmontant ce talus, et ne permet donc pas d'élever des Homoptères sur les plantes.

V. — COMPARAISON AVEC LES ILES DES MAURES (PORQUEROLLES ET PORT-CROS)

Ce chapitre sera bref, car au sujet du parc national de Port-Cros, nous avons un travail détaillé (BERNARD, 1977) portant sur 20 relevés dans cette petite île, mesurant 5 km sur 4. Nous allons constater que les milieux et les faunes, dans ces îles très reliées par navires au continent, ont une forte originalité. 6 Fourmis banales font complètement défaut dans les îles; et Port-Cros, bien plus boisée et moins habitée, possède 3 Fourmis (2 *Diplorhoptrum* et un *Leptothorax*) connues jusqu'ici de cette île seulement.

1. COURTE DESCRIPTION DES MILIEUX NATURELS.

Port-Cros, à 9 km au large du Lavandou, mesure environ 5 × 4,2 km. La plus grande partie de sa surface, densément boisée de Chênes verts, est humide et inhabitée. Porquerolles, à 3 km au large de Giens, est plus grande (9 × 4,8 km), et les bois de Chênes verts n'en occupent qu'un quart. Il y a de larges vignobles et de nombreuses habitations.

Il a paru inutile d'explorer l'île du Levant, à l'est, grande mais peuplée par une colonie de nudistes et presque déboisée.

L'humidité est due aux brouillards marins, car la pluie totale est plus faible que dans la partie continentale : 584 mm à Porquerolles (moyenne de 1920 à 1970), soit à peine plus qu'à Marseille (550 mm) : les îles reçoivent plus facilement le mistral que les Maures, abritées du NW par les Alpes de Provence.

Nous avons déjà dit (Introduction), la richesse en Champignons, qui confirme l'humidité permanente des îles, et se retrouve à Majorque. Un effet de cette humidité est la moindre abondance de *Pheidole pallidula* : le tableau VII, ci-dessous donne 14,3 % de *Pheidole* dans les îles, contre 24,2 % sur le continent voisin. Par-

TABLEAU V

Pourcentage des nids de diverses Fourmis lécheuses d'Homoptères dans le total des fourmilières, comptées sur 100 m².

| Fourmis lécheuses d'Homoptères | | | | Autres espèces |
|--------------------------------|----------------------------|---------------|----------------|---|
| <i>Orthocrema sordidula</i> | <i>Plagiolepis pygmaea</i> | <i>Lasius</i> | | |
| | | <i>niger</i> | <i>alienus</i> | |
| 4,5 | 2 | 0 | 0 | <i>Lasius flavus</i> : 2 |
| 5,1 | 21,4 | 16 | 6 | <i>Lepto. parvula</i> : 2 |
| 2,1 | 25 | 0 | 3,7 | <i>A. subterranea</i> : 7 <i>Lepto. parvula</i> : 4 |
| 7 | 30 | 3 | 0 | <i>A. subterranea</i> : 6,6 <i>Lasius umbratus</i> : 6 |
| 1 | 22 | 8 | 6 | <i>A. subterranea</i> : 7 <i>A. auberti</i> : 4 |
| 0 | 13 | | | <i>T. caespitum</i> : 20 <i>Tap. nigerrimum</i> : 8 |
| 0 | 0,5 | 8 | 40 | <i>M. capitatus</i> : 27 |
| 0 | 11 | 48 | 1 | <i>T. nigerrimum</i> : 3 |
| 1 | 11 | 16 | 2 | <i>T. nigerrimum</i> : 5 <i>A. auberti</i> : 6 |
| 4 | 19 | 5 | 3 | <i>Lasius umbratus</i> : 3 |
| 7 | 8,3 | 8 | 1 | <i>A. auberti</i> : 11 |
| 5,3 | 25,5 | 11 | 1,2 | <i>L. umbratus</i> : 1 |
| Calcaires | Arkoses | Tufs | Graviers | |

tout introduite par l'homme depuis l'Antiquité, cette Fourmi reste subordonnée, et particulièrement rare dans les bois sombres de Chênes verts.

Au tableau VI, on voit un humus en moyenne plus épais, et surtout des Chênes 4 fois plus denses, mais ce sont des *Q. ilex*, le Chêne-liège étant rare dans les trois îles. Le manque de lumière dans les bois, et sans doute aussi un moindre éclaircissement des lieux dénudés ou des pinèdes, entraîne une curieuse rareté de la végétation herbacée : en moyenne 36 plantes sur 100 m², au lieu de 800 dans les Maures. Seuls les lieux arrosés ont, ça et là, de belles prairies. Par contre, les ligneuses sont à peine moins denses (112 au lieu de 188). Les roches sont surtout des micaschistes, avec une minorité de surfaces à gneiss ou à schistes.

2. FOURMIS FAVORISÉES PAR LES ÎLES (tableau VI).

Le cas le plus frappant est celui de *Lasius alienus*, qui occupe plus du quart des nids (27 % soit 17 fois plus que dans la moyenne des Maures). Il s'agit sans doute du hasard d'une première introduction, par bateaux ou par vols sexués, car à Majorque, 20 fois plus éloignée du continent, c'est *L. niger* qui domine, alors qu'elle ne fait que 1 % des fourmilières à Porquerolles et Port-Cros.

TABLEAU VI

Îles et continent : milieu végétal, Fourmis favorisées par les îles.

| | Humus (mm) | Chênes | Lign. | Herb. | <i>A. sub- terranea</i> | <i>M. sancta</i> | <i>D.</i> (total) | <i>T. caesp.</i> | <i>C. syv.</i> | <i>Tapinoma</i> <i>err.</i> <i>nig.</i> | | <i>Lasius</i> <i>alien.</i> <i>umbr.</i> | |
|---------------------------------|---------------|--------|-------|-------|-----------------------------|----------------------|----------------------|----------------------|--------------------|--|------|---|-----|
| Îles 31 st. | 18 | 32 | 112 | 36 | 10,7 | 0,6 | 4,9 | 4,8 | 14 | 0,5 | 1,0 | 27 | 3,8 |
| Maures (continent) 73 st. | 12 | 8 | 188 | 300 | 3,9 | 0,1 | 0,6 | 0,5 | 5,7 | 0,3 | 0,63 | 1,6 | 0,7 |
| 1/C | 1,5 | 4 | 0,6 | 0,04 | 2,8 | 6 | 8,2 | 8,2 | 2,5 | 1,7 | 1,6 | 17 | 5,5 |

Notons à ce sujet (BERNARD, 1961) que ces petites îles sont sans doute séparées du continent depuis la fin du Miocène (10 millions d'années), soit le même ordre de durée que pour Majorque (15 millions d'années d'après Paul FALLOT). Cela explique l'absence de nombreux Formicinae, groupe évolué au Quaternaire, sauf les *Lasius* si aisément amenés avec les produits agricoles.

Ensuite vient *Tetramorium caespitum*, huit fois plus fréquent dans les îles, mais c'est encore une banalité amenée avec les cultures : il manque dans le Parc national suisse de l'Engadine, protégé depuis 60 ans, mais pullule dans les champs à Zerne, ville à 10 km du parc.

Bien plus instructif est le cas des *Diplorhoptum* (= *Solenopsis* en partie), minuscules Fourmis jaunes. Une révision d'après la biométrie des ouvrières et la morphologie des ailés (BERNARD, 1977) amène à définir 23 espèces d'Europe occidentale, là où les auteurs classiques n'en distinguaient que 4. Leur total (colonne D du tableau) représente 4,9 % des nids à Port-Cros, seulement 0,6 % sur le continent voisin. Ce dernier n'a fourni que 3 espèces (*D. banyulensis*, *fugax* et *pygmaeum*), Porquerolles 2, mais Port-Cros possède en plus 2 endémiques (*D. balachowskii* Bernard 1951, assez commun, et *D. insulare* Bernard 1973, trouvé jusqu'ici en une seule station).

Messor sancta, *Camponotus sylvaticus* et *Lasius umbratus* doivent sans doute leur abondance insulaire à la rareté de concurrents du continent (respectivement : *M. barbara* et *capitata*, *C. cruentatus*, *L. flavus* et autres *Lasius jaunes* endogés). Quant aux *Tapinoma*, c'est probablement l'humidité locale qui les favorise.

3. FOURMIS RARES OU NULLES DANS LES ÎLES (tableau VII).

Le cas de *Pheidole* vient d'être commenté. Pour *Plagiolepis*, deux fois plus rare ici, l'absence de plantes herbacées dans les bois, trop sombres, sur plus de la moitié de la surface, justifie largement la diminution relative de ce genre d'éleveur d'Homoptères. Même chose pour *C. aethiops*, si avantagé ailleurs par les herbacées denses, et pour *O. sordidula*.

Soit maintenant les absences complètes (au moins dans nos récoltes de 1950, 1954 et 1973) :

T. semilaeve est trop xérophile pour survivre dans ces îles : fort commune à Banyuls (vents violents et 550 mm de pluie), elle devient assez rare dans les Maures et l'Estérel (800 à 1 100 mm), sauf sur granite, dont la perméabilité lui assure des terriers secs. Il y a peut-être aussi une question d'intolérance pour les moisissures, si dominantes à Port-Cros.

Les *Cataglyphis* et *Formica*, évolués surtout après le Miocène et cela sur les continents, manquent dans la plupart des îles. GOETSCH signale l'absence de ces genres à Majorque. Même *F. gagates*, si banale en forêt dans les Maures, n'a pas été trouvée aux îles d'Hyères. *Camponotus cruentatus*, comme *T. semilaeve*, est trop xérophile. *L. emarginatus* et *A. auberti*, banals en Provence mais rares dans les Maures avaient peu de chances d'atteindre les îles.

TABLEAU VII

Îles et continent : Fourmis rares ou nulles dans les îles.

| | <i>Pheidole</i> | <i>M. capit.</i> | <i>C. aeth.</i> | <i>O. sord.</i> | <i>Pl.</i> | <i>L. niger</i> | <i>T. semilaeve</i> | <i>C. cursor</i> | <i>F. gagates</i> | <i>C. cru.</i> | <i>A. aub.</i> | <i>Lasius emargin.</i> |
|---------------------------------|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|------------|-----------------|---------------------|------------------|-------------------|----------------|----------------|------------------------|
| Îles 31 st. | 14,3 | 0,6 | 0,35 | 0,8 | 14,3 | 0,3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Maures (continent) 73 st. | 24,2 | 1,7 | 2,5 | 3,7 | 32,4 | 7,5 | 2,1 | 1,7 | 5,2 | 5,1 | 0,36 | 0,6 |
| 1/C | 0,59 | 0,3 | 0,14 | 0,22 | 0,44 | 0,04 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

4. BILAN PRATIQUE DES FOURMIÈRES VIS-A-VIS DES VÉGÉTAUX.

Le rapport C/M, défini à la fin du chapitre IV serait, pour l'ensemble des Maures continentales, de l'ordre de 0,4 vu la prépondérance des forêts où les Fourmis lécheuses d'Homoptères dominent.

Un calcul analogue pour les îles donne $C/M = 0,8$, donc un peu plus favorable aux Fourmis omnivores et insectivores, malgré l'absence des *Formica* et *Cataglyphis*. Cela tient surtout aux sous-bois très sombres de *Quercus ilex* qui n'ont en moyenne que 36 herbacées par 100 m², au lieu de 800 dans les Maures. Donc, les Fourmis protègent un peu mieux la végétation, malgré le pullulement local de *Lasius alienus*, les autres genres à miellat étant beaucoup plus rares que sur le continent.

En résumé, 6 Fourmis banales d'Europe méditerranéenne manquent dans les îles, dont la principale originalité réside dans le sous-bois des denses forêts de Chênes verts, presque aussi sombre et pauvre en plantes basses que celui des forêts équatoriales.

VI. CONCLUSIONS.

COMPARAISONS AVEC D'AUTRES RÉGIONS

Les pages précédentes seraient sans grand intérêt si l'on ne cherchait pas, dans ce chapitre final, à dégager l'originalité des Maures par rapport à d'autres massifs de France méditerranéenne. Près de 500 relevés par carrés permettent aujourd'hui ce travail, et sont résumés au tableau VIII ci-dessous. Mais il convient d'abord de justifier la solidité relative des données, en précisant brièvement les lieux et la diversité des relevés employés.

1. PRINCIPALES DIFFÉRENCES ENTRE LES RÉGIONS CHOISIES (Fig. 7).

De 1941 à 1976, 4 massifs surtout siliceux et 3 massifs calcaires ont été parcourus. Dans chacun, on a choisi de 40 à 130 stations suivant le cas, aussi variées que possible par les pentes, expositions et flores. Dans de petites zones relativement homogènes, comme les grès d'Annot ou les gorges du Verdon, une quarantaine de relevés a paru suffisante. L'Estérel a donné le plus de comptages (132) à cause de ses roches éruptives très spéciales et très variées (au moins 10 sortes de roches différentes).

Voici maintenant quelques caractères essentiels des zones étudiées :

a) *Estérel* (1941 à 1973). Massif deux fois plus petit que les Maures, mais encore plus riche en silice, un peu plus arrosé mais bien moins boisé.

b) *Maures continentales* (1941 à 1975). Région la plus boisée et l'une des plus incultes.

c) *Schistes des environs de Banyuls-sur-Mer* (Pyr.-Or.) (1934 à 1976). 64 relevés dans la partie des Albères franchement méditerranéenne, riche en vignobles, bois de chênes-lièges bien plus petits et espacés que dans les Maures. Pluies assez variables d'un point à l'autre, de 594 mm (cap Béar) à 903 mm (vallée de Banyuls) le résumé du tableau VIII indique 730 mm. Les données sont sur les communes de Cerbère, Banyuls, Port-Vendres et Collioure.

Proche de l'Espagne, cette région a environ un quart de ses fourmilières peuplées par des Fourmis de provenance ibérique, *Aphaenogaster senilis*, *Messor nigriceps*, *Formica subrufa*, et variété noire ibérique de *Tetramorium semilaeve*. C'est la cause essentielle pour laquelle d'autres espèces, banales en France, comme *Pheidole pallidula* et *C. cruentatus* sont moins abondantes ici que dans les Maures ou l'Estérel. Dans la moyenne des carrés, les fourmilières sont plus nombreuses qu'ailleurs.

d) *Grès d'Annot* (1974). Affleurement d'environ 180 km² au nord d'Annot, et nombreux autres gisements dans les Alpes maritimes. La plus haute des zones prospectées (600 à 1 350 m) et la plus arrosée (1 127 mm). En conséquence, diverses formes méditerranéennes manquent et la Fourmi dominante y est *Formica fusca* (23 % des nids, moins de 3 % dans les autres régions). Mais le biotope gréseux très particulier donne souvent un humus de 40 mm (moins de 15 mm ailleurs), permettant aux *Lasius* jaunes (surtout *L. umbratus*, colonne *L. j.* du tableau) d'atteindre 16 % de la moyenne des nids, soit 8 à 30 fois plus qu'ailleurs.

e) *Régions calcaires*. Nous n'avons pas employé ici de relevés du mont Ventoux et des plaines du Vaucluse (1974) parce que cette zone, plus aride et trop au nord, diffère trop des massifs voisins de la Méditerranée. Trois autres secteurs ont été parcourus :

Gorges du Verdon (1972), résultats publiés en 1974. 42 relevés intéressants par la sauvagerie de ces lieux, dépourvus de sentiers et dont les fermes ont été abandonnées. Fourmi très dominante : *Aphaenogaster gibbosa*, en bonne corrélation avec le Thym, mais absente dans les bois qui sont souvent humides.

TABLEAU VIII.

Tableau comparatif entre 5 régions. En tête figure le nom de la région et le nombre total de relevés quantitatifs. Puis viennent SiO_2 et CaO % et nombres moyens de plantes herbacées/100 m². Le reste est expliqué dans le texte.

| Région | Si O ₂ | Ca O | Herb. | Ph. | Sylv. | Cru. | Cata. | Pl. | L.j. | Tapi. | Pluie mm |
|--------------------------|-------------------|-------------|-------|------|-------|------|-------|------|------|-------|----------|
| Estérel (132) | 61 à 89 % | 0,2 à 6,5 % | 395 | 24,3 | 6,5 | 11,9 | 0,7 | 22,4 | 1,4 | 0,9 | 935 |
| Maures (continent) (73) | 45 à 82 | 0,1 à 4 | 300 | 24,2 | 5,7 | 5,1 | 1,7 | 32,4 | 0,8 | 0,3 | 880 |
| Banyuls (64) | 60 à 87 | 2 à 7 | 480 | 15 | 7,8 | 3,2 | 2,5 | 25,5 | 2,0 | 0,1 | 730 |
| Grès d'Annot (42) | 82 à 98 | 2 à 8 | 1 300 | 3,2 | 0 | 0 | 0 | 9,5 | 16 | 3,1 | 1.127 |
| Calcaires (166) | 0,3 à 5 | 56 | 630 | 10 | 7,8 | 2,9 | 3,7 | 8,3 | 0,2 | 3,4 | 975 |
| Ca/Si moyen de l'espèce. | | | | 0,49 | 1,4 | 0,35 | 7,7 | 0,42 | 0,02 | 8,5 | |

Sainte Baume (1973). 66 relevés, dominance fréquente de *Proformica ferreri* (BERNARD, 1975). Bon type de karst aride.

Alpes maritimes (1941 à 1976). Jusqu'à présent, 156 stations très variées, de Monaco à Peille et de Grasse à Caussols. De 300 à 900 mètres, pluies de 900 à 1 300 mm.

Donc, au total, 166 relevés sur calcaire, dont la moyenne est une solide base de comparaison avec les massifs siliceux.

2. COMMENTAIRES DIVERS SUR LE TABLEAU VIII.

Silice. Les 4 massifs siliceux parcourus ont tous, en moyenne, plus de 50 % de SiO_2 et de 0,1 à 8 % de CaO . Des calcicoles peuvent y abonder si la teneur en chaux dépasse 2 %. Les plus silicicoles, et de loin, sont les *Lasius* jaunes et *Aphaenogaster subterranea*, leur Ca/Si n'est que de 0,02. Ce rapport est obtenu en divisant le pourcentage moyen des nids sur calcaires par le pourcentage sur les roches les plus siliceuses (quartzites, gneiss et surtout rhyolites et pyromérides de l'Estérel).

Calcaire. Les calcicoles les plus spécialisés (Ca/Si de 7 à 24)

sont *Aphaenogaster gibbosa* (très rare dans les Maures et l'Estérel), *Cataglyphis cursor* (déjà commun dans les Albères qui ont de 2 à 7 % de Ca O) et le banal *Tapinoma erraticum* qui a son maximum de rareté à Banyuls, plutôt à cause de la concurrence locale de *T. nigerrimum silicicole* (Ca/Si = 0,8).

Plantes herbacées. Seuls les grès d'Annot en ont une forte densité (1 300 en moyenne par 100 m², pouvant atteindre parfois 12 000). Ce couvert permet aux méditerranéennes *C. aethiops* et *Plagiolepis* de rester communes malgré l'altitude et les pluies. A l'opposé, l'Estérel et Banyuls sont les plus pauvres (moins de 500) et fournissent moins de 1 % de nids d'*aethiops* contre 2,5 % dans les Maures, deux fois plus riches en herbacées.

Suivons maintenant l'ordre des espèces du tableau, en notant les particularités les plus dignes d'intérêt.

Pheidole (Ph.) est nettement silicicole. Sur les calcaires, elle reste commune au Verdon, mais assez rare dans les Alpes-maritimes et très rare à la Sainte-Baume, bien que l'afflux des pèlerins en ce lieu ait pu faciliter l'introduction d'espèces banales. L'exception du Verdon semble due à l'abondance de *Genista albida*, plante du bassin de la Durance surtout, dont la corrélation locale avec les nids de *Pheidole* est bonne. Ce genêt est assez rare dans les autres zones étudiées.

Camponotus sylvaticus (sylv.) a une propriété remarquable, bien apparente sur le graphique 8. C'est la Fourmi la moins sensible aux climats et flores locaux, puisqu'elle garde un pourcentage de nids assez constant (5,7 à 7,8 %) si l'on excepte Annot, trop élevé pour elle. Contrairement à son nom, elle n'a rien de spécialement forestier mais demeure commune dans certaines forêts, par exemple à Saint-Jeannet (Alpes-maritimes). Fortement silicicole, car les stations les plus riches sont sur rhyolites de l'Estérel. L'abondance des autres Fourmis varie au moins de 1 à 2, souvent de 1 à 10, selon la région considérée.

C. cruentatus (cru.), assez silicicole, a un grand maximum dans l'Estérel.

Cataglyphis cursor (cata.), une des plus calcicoles, rare dans l'Estérel, niche plus souvent en pleine terre que sous les pierres.

Plagiolepis pygmaea (Pl.), un peu plus silicicole que l'autre dominante (*Pheidole*) doit sans doute sa prépondérance dans les Maures à l'épaisseur moyenne de l'humus (12 mm). Elle reste commune à Annot, malgré le froid, à cause de l'humus sablonneux, épais en moyenne de 40 mm, plus favorable encore à *Lasius umbratus (L.j.)*.

Tapinoma erraticum (tapi.) apparaît jusqu'ici comme la plus calcicole des espèces communes, après *A. gibbosa*. Elle devient pourtant commune sur les grès d'Annot, qui ont souvent jusqu'à 8 % de Ca O.

3. FOURMIS INTÉRESSANTES NON PORTÉES SUR LE TABLEAU.

Nous les prendrons dans l'ordre systématique habituel, en nous bornant aux cas les plus originaux.

Aphaenogaster subterranea est une silicicole record (Ca/Si = 0,02 comme pour les *Lasius* jaunes), totalement absente de beaucoup de zones calcaires, par exemple à la Sainte-Baume. C'est aussi la plus forestière et ombrophile, elle n'est fréquente en lieux découverts que s'ils sont très humides, comme sur les granites croulants de Las Illas dans les Albères.

A. gibbosa présente un Ca/Si de 24. Très rare dans les Maures, l'Estérel et aux environs de Banyuls.

Les minuscules *Diplorhoptrum* sont surtout des Insectes de moyenne montagne (400 à 1 100 m), sauf à l'île de Port-Cros. Assez silicicole. Le seul tolérant bien le calcaire est *D. banyulensis*.

Tetramorium semilaeve, une des rares formes dont le Ca/Si = 1, a son maximum relatif à Banyuls et, d'ailleurs, est une Fourmi ibéro-mauritanienne, très commune en Afrique du Nord.

Formica gagates des bois de Chênes est plutôt silicicole, mais reste fréquente sur le calcaire si d'autres *Formica* ne lui font pas concurrence.

Les *Messor*, surtout Ibéro-mauritaniens, sont 8 à 15 fois plus abondants à Banyuls, sauf l'espèce calcicole des Alpes *M. rufitarsis*.

Enfin, les *Lasius* bruns (*L. niger*, *alienus*, *emarginatus*), partout introduits par l'homme, ont, comme leurs congénères jaunes, un grand optimum sur les grès d'Annot (11 à 21 % des nids, ailleurs 2 à 13 %). Tous les *Lasius* communs sont silicicoles, et sont aussi avantageés par les humus profonds et sablonneux.

4. GÉNÉRALITÉS SUR L'EFFET DES PENTES (Fig. 7).

Une des conclusions nettes obtenues est que la pente moyenne du sol a, grosso modo, la même action sur la concurrence entre fourmières quelle que soit la nature du soubassement : calcaire, granite, éruptif, etc., à condition qu'il s'agisse d'une surface rocheuse stable. Bien entendu, les substrats trop meubles : argile et

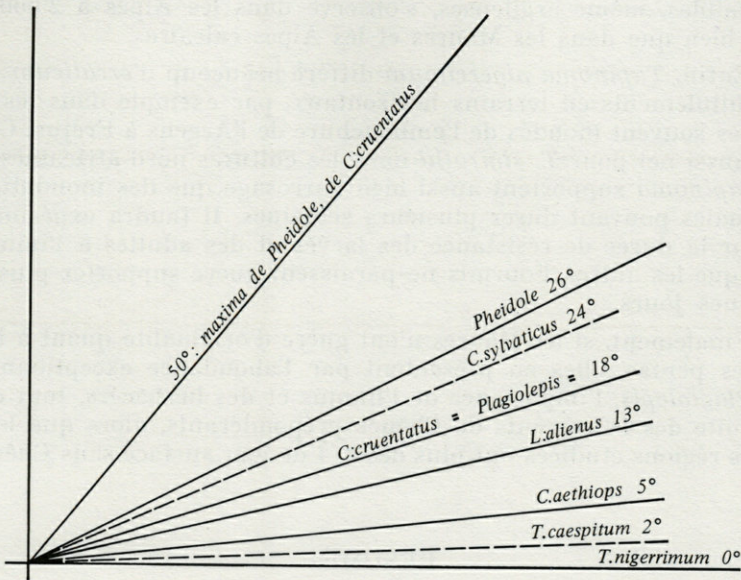


Fig. 7. — Schéma des pentes optima du terrain pour 7 espèces de Fourmis communes. Les optima habituels de *Pheidole* et de *Camponotus cruentatus* sont, respectivement, de 26° et de 18°, mais ces deux espèces sont les seules à peupler habituellement des pentes de 50°. *Tapinoma nigerrimum* et *Tetramorium caespitum*, Fourmis introduites par l'homme et surtout des lieux cultivés, préfèrent des sols horizontaux ou presque, tandis que *Lasius alienus*, également introduite, préfère les pentes moyennes (13°), peut-être par concurrence des deux précédentes sur terrains horizontaux.

sables, obéissent à d'autres règles. Il est normal que l'argile en faible pente soit plus facilement inondée, donc peu favorable aux nids, et que le sable en pente forte (plus de 30°) amène l'éboulement des terriers et soit également nuisible. Donc, la figure 7 est une moyenne, valable surtout sur rochers compacts. L'optimum moyen de *P. pallidula* est 26°. Les roches à plus de 50° sont peu habitées, mais vers 50°, les seules espèces résistantes sont *Pheidole* et *C. cruentatus*. C'est très net sur les rhyolites de l'Estérel, sur les mica-schistes et les calcaires. Au moins 30 autres espèces sont rares sur pentes fortes, sans doute parce que l'humidité y subsiste trop peu de temps après une pluie. Les deux résistantes doivent donc, soit supporter un milieu d'habitat plus sec, soit peut-être y apporter des débris humides. Ce n'est en tous cas pas une question de taille, puisque *cruentatus* mesure 6 à 13 mm et *Pheidole* seulement 2,5 mm.

La majorité des Fourmis ont des optima entre 13 et 24° (Fig. 7). Par exception, *C. aethiops* a ses maxima relatifs par 5° et *T. caespitum* par 2°. Cette préférence de *caespitum* pour des pentes

très faibles, même argileuses, s'observe dans les Alpes à 2 000 m aussi bien que dans les Maures et les Alpes calcaires.

Enfin, *Tapinoma nigerrimum* diffère beaucoup d'*erraticum* par ses pullulements en terrains horizontaux, par exemple dans les vignobles souvent inondés de l'embouchure de l'Argens à Fréjus. C'est tout aussi net pour *T. simrothi* dans les cultures nord-africaines, et ces *Tapinoma* supportent aussi bien l'arrosage que des inondations hivernales pouvant durer plusieurs semaines. Il faudra expérimenter sur la durée de résistance des larves et des adultes à l'immersion, que les autres Fourmis ne paraissent guère supporter plus de quelques jours.

Finalement, si les Maures n'ont guère d'originalité quant à l'effet des pentes, elles en présentent par l'abondance exceptionnelle des *Plagiolepis*, l'importance de l'humus et des herbacées, tout cela par suite des boisements de Chênes prépondérants, alors que les 7 autres régions étudiées ont plus des 3/4 de leur surface sans Chênes.

RÉSUMÉ

Les montagnes des Maures, atteignant 771 mètres entre Hyères et Fréjus, ont été étudiées de 1941 à 1975. 73 carrés de 100 m² ont été choisis, les plantes et les fourmilières étant comptées dans chacun. Des comparaisons sont faites entre les forêts de Chênes (3/4 de la surface) et les lieux sans arbres; aussi entre 10 catégories de roches, métamorphiques ou granitiques. La porosité de chaque sorte de terrain compte beaucoup pour la nidification des Fourmis.

Les influences réciproques entre plantes et Fourmis sont discutées. Les forêts prédominantes de Chênes-lièges montrent une majorité de Fourmis nuisibles, élevant des Homoptères sur les racines, surtout les *Plagiolepis*.

A la fin, les Maures sont comparées avec 10 autres régions : éruptives (Estérel), gréseuses (Annot), schisteuses (Banyuls) et 7 massifs calcaires de Provence. Toutes sont bien moins forestières que les Maures, dont l'humus généralement épais et humide est la principale originalité.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Untersuchung wurde von 1941 bis 1975 im Maures-Massiv durchgeführt; diese Gebirgsformation liegt zwischen

Hyères und Fréjus und erreicht eine Höhe von 771 m ü. M. 73 Quadrate mit einer Oberfläche von 100 m² wurden ausgewählt und quantitativ hinsichtlich Pflanzenbewuchs und Ameisenbesiedlung erfasst. Verglichen wurden Eichenwälder (3/4 der Oberfläche) und baumlose Regionen, sowie 10 Kategorien von Metamorph- und Granitgestein. Die Porosität der jeweiligen Art von Untergrund hat bedeutenden Einfluss auf den Nestbau der Ameisen.

Gegenseitige Beeinflussung zwischen Ameisen und Pflanzen wird erörtert. Die vorherrschenden Korkeichen-Wälder beherbergen zur Mehrheit schädliche Ameisen, die Homopteren auf den Wurzeln aufziehen, vor allem *Plagiolepis*. Schliesslich wird das Maures-Massiv mit zehn anderen Regionen verglichen : Eruptivgestein (Estérel), Sandstein (Annot), Schiefer (Banyuls) und sieben Kalkmassive der Provence. All diese Regionen sind weniger bewaldet als die Maures-Berge, deren Humus-Schicht im allgemeinen dicker und feuchter ist.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD, F., 1958. Résultats de la concurrence naturelle chez les Fourmis terricoles d'Europe et d'Afrique du Nord : évaluation numérique des sociétés dominantes. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **49** : 301-356.
- BERNARD, F., 1961. Les fourmis de Port-Cros : contribution à la biologie des anciennes forêts méditerranéennes. *Vie Milieu*, **9** : 340-361.
- BERNARD, F., 1967. Faune de l'Europe et du bassin méditerranéen. 3. Les Fourmis d'Europe occidentale et septentrionale. Masson éd., Paris, 511 p.
- BERNARD, F., 1974. Recherches écologiques sur les Fourmis de l'Estérel. *Annls Mus. Hist. nat. Nice*, **37** p.
- BERNARD, F., 1974. Rapports entre Fourmis et végétation près des gorges du Verdon. *Annls Mus. Hist. nat. Nice*, **11** : 57-79.
- BERNARD, F., 1975. Ecologie de *Proformica ferrerii*. *Insectes soc.*, **22** : 151-168.
- BERNARD, F., 1976. Contribution à l'écologie des Fourmis des grès d'Annot. *Annls Mus. Hist. nat. Nice*, **32** p.
- BERNARD, F., 1976. Ecologie des Fourmis du Parc national de Port-Cros. *Bull. Soc. fr. Ecologie*, **29** p.
- BERNARD, F., 1977. Résultats de 30 ans de recherche sur l'écologie quantitative des Fourmis d'Afrique du Nord et du Sahara. *Mém. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **49** p.
- BERNARD, F., 1977. Ecologie des Fourmis du Parc National de Port-Cros. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, **441** : 53-82.
- BERNARD, F., 1977. Révision des *Diplorhoptum* de France, Fourmis plus différenciées par leur écologie que par leurs formes. *Annls Soc. ent. Fr.*, **13** : 543-578.

- CAGNIANT, H., 1973. Recherches sur l'Ecologie des Fourmis dans les forêts algériennes. *Mém. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, 445 p.
- FALLOT, P., 1948. Note sur la géologie des îles Baléares. *Trav. Inst. scient. Chérif.*, 2 : 39-48.
- GOETSCH, J., 1953. Ameisen-Fauna der Balearen. *Z. morph. Oekol. Tiere*, 49 : 302-316.
- GUEYRARD, G., 1957. Recherches géologiques sur le massif des Maures. *Thèse Univ. Marseille*.
- IMBREAUX, C., 1930. Précis d'Hydrologie. Dunod éd., Paris.
- JAHANDIEZ, S., 1929. Les îles d'Hyères. 3^e édition. Rébufa et Rouard, éd., Toulon. 449 p.
- LOISEL, R., 1971. Séries de végétation propres, en Provence, aux massifs des Maures et de l'Estérel. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 118 : 203-236.
- PIMIENTA, J., 1972 : Le captage des eaux souterraines. Eyrolles, éd., Paris, 150 p.

Reçu le 21 septembre 1976.

**DESCRIPCION DE LOS SEXUADOS
DE *TAPINOMA PYGMAEUM* (DUFOUR, 1857)
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

por Xavier ESPADALER GELABERT

*Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias
Universidad Autónoma. Bellaterra (Barcelona)*

ABSTRACT

A first record of *Tapinoma pygmaeum* (Dufour, 1857) in the Iberian Peninsula is reported. It was found near Setcases, in the province of Gerona (Spain). The male and female were hitherto unknown and are described here for the first time. Minor morphological differences of the workers found and those described by MENOZZI (1925) are discussed. According to the present knowledge this species must be included in the "melanocephalum" group (EMERY, 1912).

INTRODUCCION

Esta forma fue hallada en Saint-Sever (Landes) por DUFOUR en 1857 y descrita con el nombre de *Micromyrma pygmaeum* aunque su posición sistemática quedaba poco clara. Fue ROGER (1859) quién demostró que esta especie pertenecía al género *Tapinoma* Förster, 1850. Su posición fue discutida por MAYR (1861) y su validez como especie puesta en duda al ser colocada como sinonimia de *Tapinoma erraticum* (Latr., 1798) por ANDRÉ (1881). También STITZ (1939) la pone en la misma sinonimia sin dar ninguna explicación; las figuras que da corresponden a *Tapinoma erraticum*

con sus características diferenciales. Lo suponemos un error de interpretación de los trabajos antiguos, cosa por lo demás fácil debido a la poca claridad de la nomenclatura en este grupo de himenópteros.

EMERY (1912) coloca de un modo inequívoco a esta forma dentro de *Tapinoma* y lo confirma en su revisión del género en 1925.

La segunda vez que fue hallada esta especie fue en 1925 por MENOZZI, en Cuceaglio Canavese (Piemonte) y dio una descripción más detallada de la misma basándose en caracteres morfológicos y anatómicos, confirmando la pertenencia de la forma al género *Tapinoma*.

Desde entonces no se había vuelto a encontrar y las referencias posteriores (BERNARD, 1968; BARONI URBANI, 1971) se limitan a citar las dos localidades clásicas, de Dufour y Menozzi, sin más comentarios. Hay que notar que las formas aladas eran desconocidas hasta la fecha.

Por otra parte, existen en la literatura varias citas incorrectas relacionadas con esta especie o con su nomenclatura y que corresponden de un modo inequívoco a otro especie, *Plagiolepis pygmaea* (Latr., 1798), por la descripción que dan los autores: SCHENK (1852) da el nombre de *Tapinoma pygmaea*; MAYR (1855) cita *Tapynoma* (sic!) *pygmaeum*; GREDLER (1858, 1859) habla de *Tapinoma pygmaeum* y NYLANDER (1856) de *Formica pygmaea*. PERRIS (1876) vuelve a confundir esta forma dando el nombre de *Micromyrma dufourii* a lo que en realidad es *Plagiolepis pygmaea* (Latr.) hecho que reconoció posteriormente.

Las referencias correctas a esta especie son las siguientes:

Micromyrma pygmaea Latr., DUFOUR, 1857.

Micromyrma pygmaea Duf., ROGER, 1859.

Micromyrma pygmaea Dufour, EMERY, 1912.

Tapinoma (*Micromyrma*) *pygmaeum* Duf. (nec Latr.), MENOZZI, 1925.

Tapinoma pygmaeum Dufour, EMERY, 1925.

Tapinoma (*Micromyrma*) *pygmaeum* (Dufour), BERNARD, 1968.

Tapinoma pygmaeum (Dufour), BARONI URBANI, 1971.

MATERIAL RECOLECTADO

En los trabajos realizados dentro del programa de estudios de los formicidos del Pirineo Catalán en su vertiente Sur, hemos encontrado esta especie después de permanecer 51 años sin haber sido hallada, siendo por tanto la primera cita para nuestro país y la tercera mundial.

Fueron recolectados 7 ejemplares el 3-VII-1976 corriendo sobre unas piedras en un bosque cercano a una ribera con *Pinus sylvestris*, *Populus*,

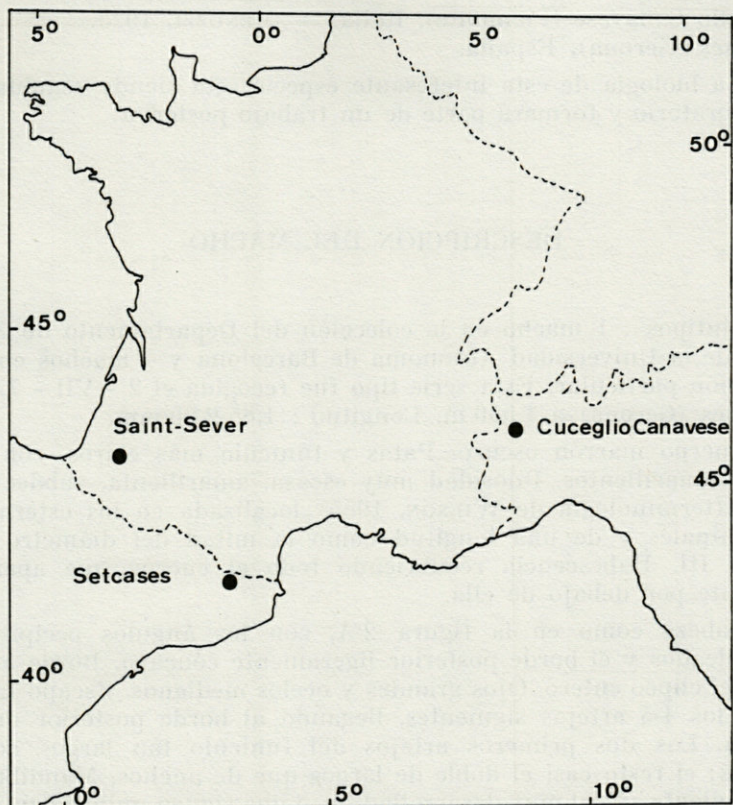


FIG. 1. — Distribución de *Tapinoma pygmaeum* (Dufour) según los datos actuales.

Salix, Corylus, a 1 500 m de altura, en un claro del mismo donde daba el sol, en las cercanías de Setcases (Gerona) y un año más tarde, en el mismo lugar, fueron recolectados tres nidos con abundantes huevos, larvas y ninfas que trasladadas al laboratorio permitieron obtener unos días más tarde 5 machos en perfecto estado, además de 17 hembras desaladas que ya existían al tomar las muestras.

DISTRIBUCION

Las citas hasta hoy conocidas de *Tapinomas pygmaeum* (Dufour, 1857) se reducen a tres (Fig. 1) :
 Saint-Sever (Landes), Francia. — DUFOUR, 1857.

Cuceglio Canavese (Piemonte), Italia. — MENOZZI, 1925.
Setcases (Gerona), España.

La biología de esta interesante especie está siendo seguida en el laboratorio y formará parte de un trabajo posterior.

DESCRIPCION DEL MACHO

Sintipos : 1 macho en la colección del Departamento de Zoología de la Universidad Autónoma de Barcelona y 4 machos en mi colección particular. Esta serie tipo fue recogida el 2 - VII - 77 en *Setcases* (Gerona) a 1 550 m. Longitud : 1,85-2,00 mm.

Cuerpo marrón oscuro. Patas y funículo más claros, con los tarsos amarillentos. Pilosidad muy escasa, amarillenta, subdecumbente (terminología de WILSON, 1955) localizada en los esternitos abdominales y de una longitud como la mitad del diámetro del fémur III. Pubescencia recubriendo todo el cuerpo que aparece brillante por debajo de ella.

Cabeza como en la figura 2 A, con los ángulos occipitales redondeados y el borde posterior ligeramente cóncavo. Borde anterior del clipeo entero. Ojos grandes y ocelos medianos. Escapo largo como los 4-5 artejos siguientes, llegando al borde posterior de la cabeza. Los dos primeros artejos del funículo tan largos como anchos; el resto casi el doble de largos que de anchos. Mandíbulas con el diente apical muy desarrollado y al que siguen quince denticulos sensiblemente iguales. Las mandíbulas se cruzan en el extremo y están recubiertas de una pilosidad apreciable. Borde externo muy poco curvado.

Tórax y epinoto el doble de largo que de ancho, lisos en toda su superficie. Scutum casi plano y no sobrepasa al pronoto; el scutellum es poco abombado. Metanoto bien visible de perfil (Fig. 2 C). Epinoto en curva continua. En conjunto recuerda el tórax de *Tapinoma erraticum* en la forma.

Alas hialinas, muy largas, sobresaliendo por la parte posterior del cuerpo. No hay célula discoidal. Célula radial cerrada. Las nerviaciones y el estigma están poco marcados (Fig. 2 D).

Peciolo y abdomen lisos. Patas delgadas.

Genitalia (Fig. 3) muy visibles exteriormente. El conjunto mide 0,3 mm. Penicilli con 4-5 sedas bastante largas. Squamula marrón oscuro, completamente lisa, brillante, sin pubescencia ni pilosidad; vista ventralmente tiene el ángulo infero-mediano en punta. Estipes

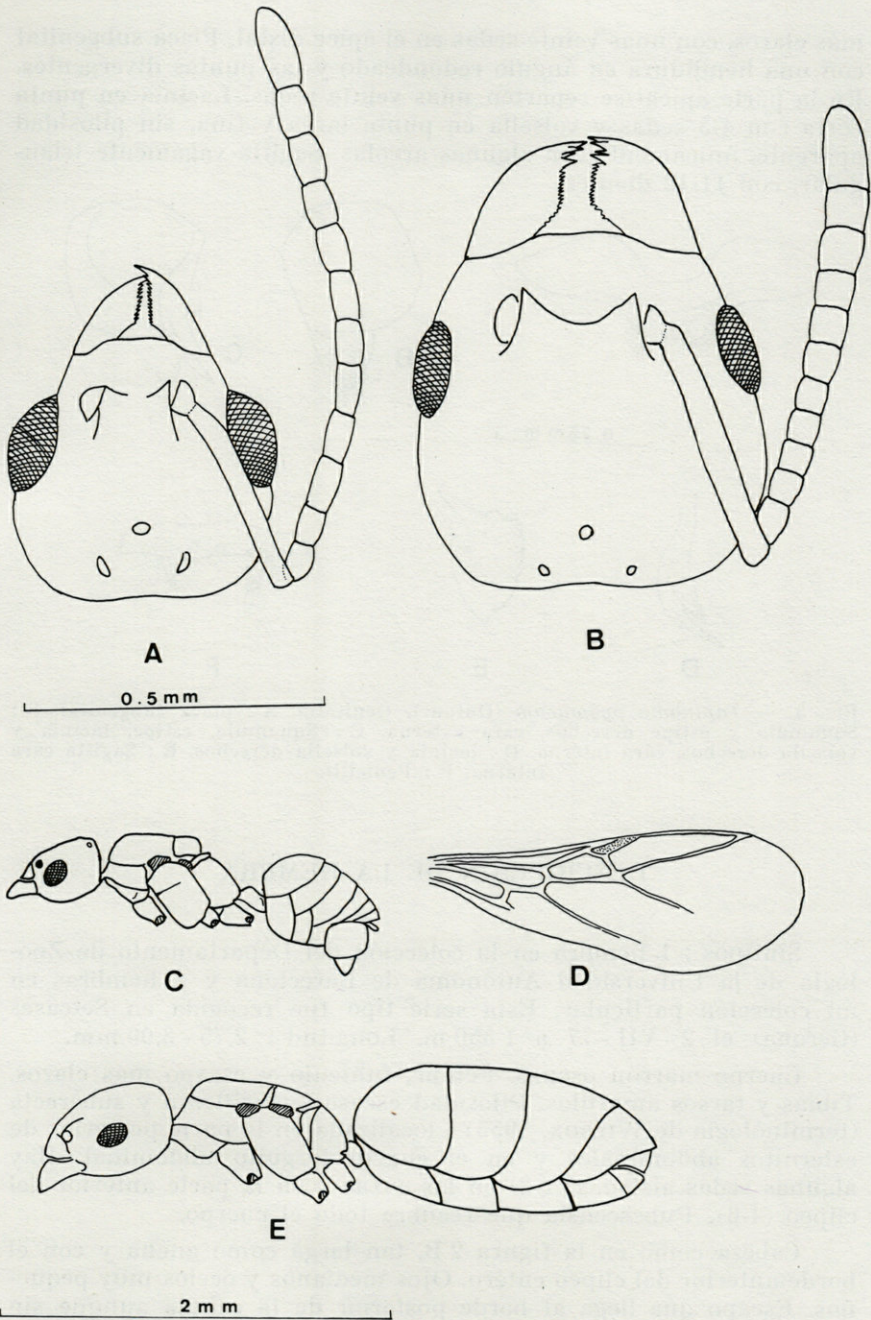


FIG. 2. — *Tapinoma pygmaeum* (Dufour). A : cabeza del macho. B : cabeza de la hembra. C : perfil del macho. D : ala anterior del macho. E : perfil de la hembra.

más claros, con unas veinte sedas en el ápice distal. Placa subgenital con una hendidura en ángulo redondeado y las puntas divergentes. En la parte apical se reparten unas veinte sedas. Lacinia en punta corta con 4-5 sedas y volsella en punta larga y fina, sin pilosidad aparente, únicamente con algunas areolas. Sagitta vagamente triangular, con 11-12 dientes.

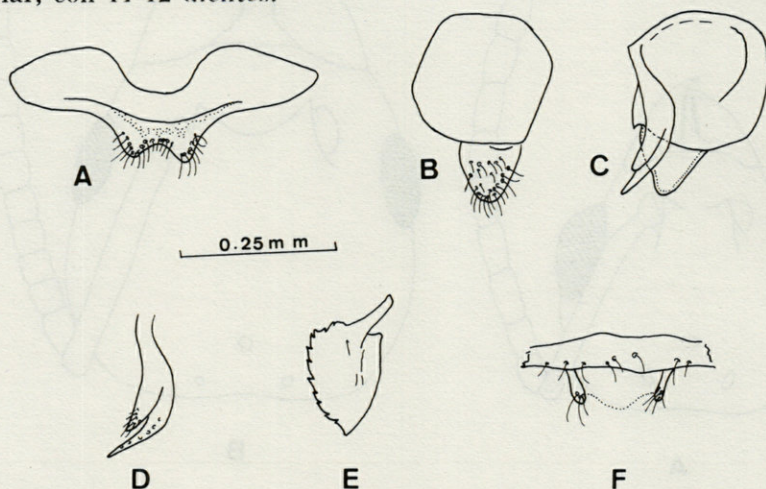


FIG. 3. — *Tapinoma pygmaeum* (Dufour). Genitalia. A : placa subgenital. B : Squamula y estipe derechos, cara externa. C : Squamula, estipe, lacinia y volsella derechos, cara interna. D : lacinia y volsella derechos. E : Sagitta cara interna. F : Penicilli.

DESCRIPCION DE LA HEMBRA

Sintipos : 1 hembra en la colección del Departamento de Zoología de la Universidad Autónoma de Barcelona y 4 hembras en mi colección particular. Esta serie tipo fue recogida en Setcases (Gerona) el 2 - VII - 77 a 1 550 m. Longitud : 2,75 - 3,00 mm.

Cuerpo marrón oscuro. Fémur, funículo y escapo más claros. Tibias y tarsos amarillos. Pilosidad escasa, amarillenta y suberecta (terminología de WILSON, 1955) ; localizada en la parte posterior de esternitos abdominales y en el cuarto terguito abdominal. Hay algunas sedas aisladas (1-2) en las coxas y en la parte anterior del clipeo (4-6). Pubescencia que recubre todo el cuerpo.

Cabeza como en la figura 2 B, tan larga como ancha y con el borde anterior del clipeo entero. Ojos medianos y ocelos muy pequeños. Escapo que llega al borde posterior de la cabeza aunque sin

rebasarlo, largo como los 6 primeros artejos del funículo. El primer artejo es más claro que el resto; artejos 2 a 6 tan largos como anchos y el resto más largos que anchos.

Mandíbulas con pilosidad apreciable aunque corta, lisas. Los cuatro primeros dientes muy desarrollados, a los que siguen 15-16 denticulos.

Tórax y epinoto el doble de largo que de ancho; más estrecho que la cabeza y teniendo su parte más ancha en el pronoto. Scutum casi plano y permite ver, dorsalmente, al pronoto. Scutellum bastante plano. Metanoto poco visible. Epinoto en curva muy suave (Fig. 2 E).

Peciolo más claro que el cuerpo, liso, escondido bajo el primer segmento abdominal. Abdomen liso, tan largo como la mitad del cuerpo.

Todas las hembras recogidas estaban sin alas por lo que no podemos representarlas aunque lo más probable es que sean igual que en el macho ya que así ocurre en las especies de *Tapinoma* que conocemos.

OBRERA

MENOZZI (1925) dio una descripción detallada y con esquemas de estas casta. Sin embargo nosotros hemos encontrado algunas diferencias morfológicas que nos obligan a hacerlas constar aquí : Longitud : 1,60 - 2,25 mm.

Cabeza. — Es más cuadrada que en los ejemplares de Menozzi ya que él habla del « capo di 1/4 piü lungho ... che largo » y nosotros encontramos la relación longitud/anchura de 1.1 a 1.15.

Mandíbulas. — En nuestros ejemplares aparecen lisas mientras que Menozzi las da como « fortemente striate ».

Funículo. — Los artejos cuatro a nueve son más largos que anchos en nuestro caso mientras que Menozzi dice que son « piü larghi che lunghi ». El primer artejo, y al igual que ocurre con la hembra, es más claro que el resto.

Las demás características de coloración, pilosidad, pubescencia, etc. coinciden básicamente con los ejemplares de Menozzi.

POSICION SISTEMATICA

EMERY (1912) coloca esta especie dentro del grupo « erraticum » al que caracteriza por los machos ligeramente menores que las

hembras y por la armadura genital con el estipe muy desarrollado, aunque él mismo desconocía los machos de esta especie. MENOZZI, por el contrario, lo coloca dentro del grupo « melanocephalum » atendiendo al pequeño tamaño y al clipeo sin escotadura, atribuyéndole sin más los machos (que desconocía igualmente) menores que las hembras y los estipes poco desarrollados.

Según los datos que poseemos nos inclinamos por el punto de vista de Menozzi ya que hemos constatado los siguientes hechos :

1) Los machos poseen mandíbulas poco fuertes, con el borde externo poco curvado (EMERY, 1912, p. 39).

2) Los machos carecen de célula discoidal en las alas. (EMERY, 1912, p. 39).

3) La hembra es bastante mayor que el macho. (EMERY, 1912, p. 41).

4) El borde anterior del clipeo es entero. (EMERY, 1912, p. 41).

5) El tamaño de los machos es pequeño y del mismo orden que el de las obreras (EMERY, 1912, p. 39).

Todas estas características señaladas por Emery para el grupo « melanocephalum » se dan en *Tapinoma pygmaeum*. En lo único que parece no coincidir es en el tamaño relativo de los estipes que son pequeños para el grupo « melanocephalum » y grandes para el grupo « erraticum » y que en *Tapinoma pygmaeum* no puede decirse que sean pequeños aunque tampoco son lo suficientemente grandes como para incluirlo en el grupo « erraticum ».

En resumen, creemos que la especie *Tapinoma pygmaeum* (Dufour) debe incluirse dentro del grupo « melanocephalum ». Esta especie es fácilmente separable de las otras *Tapinoma* europeas debido a su reducido tamaño y únicamente puede prestarse a confusión, como ya ocurrió en el siglo pasado, con *Plagiolepis pygmaea* (Latr., 1798) de la que se distingue por el peciolo sin escama y por el número de artejos del funículo : 11 en *Plagiolepis* y 12 en *Tapinoma*. En el campo se diferencian por el olor típico de *Tapinoma* y por la rapidez y « agresividad » de las obreras.

RESUMEN

Se cita por primera vez a *Tapinoma pygmaeum* (Dufour) en la Península Ibérica, que fue encontrada cerca de Setcases, provincia de Gerona. Se da la descripción del macho y de la hembra de esta especie, desconocidos hasta la fecha, así como se comentan unas diferencias entre nuestros ejemplares de obreras y los descritos por

MENOZZI (1925). Los datos aportados han ayudado a precisar la posición sistemática de esta especie, que queda incluida dentro del grupo « *melanocephalum* » (EMERY, 1912).

RÉSUMÉ

Tapinoma pygmaeum (Dufour) a été trouvée pour la première fois en péninsule ibérique, près de Setcases, province de Gerona (Espagne). Le mâle et la femelle, jusqu'alors inconnus, sont décrits, et quelques différences entre nos ouvrières et celles de MENOZZI (1925) sont signalées. Selon les données actuelles, cette espèce vient se ranger parmi celles du groupe « *melanocephalum* » (EMERY, 1912).

BIBLIOGRAFIA

- ANDRÉ, E., 1881. Espèces des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie. 2. Beaune. Bouffaut Impr., 404 pages.
- BARONI URBANI, C., 1971. Catalogo delle specie di Formiche d'Italia. *Memorie Soc. ent. ital.*, 50 : 5-287.
- BERNARD, F., 1968. Les Fourmis (Hyménoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. F. Eur. Bassin Méd., 3, Paris. Masson, ed., 411 pages.
- DUFOUR, L., 1857. Mélanges entomologiques. *Annls Soc. ent. Fr.*, 5 : 39-70.
- EMERY, C., 1912. Hyménoptera. Fam. Formicidae. Subfam. Dolichoderinae. In : Wystman. Genera Insectorum, fasc. 137. Bruselas. V. Verteneuil & L. Desmet, ed., 50 pages.
- EMERY, C., 1925. Révision des espèces paléarctiques du genre *Tapinoma*. *Revue suisse Zool.*, 32, (2) : 45-64.
- FÖRSTER, A., 1850. Hyménoptérológischen Studien. I Heft. Formicariae. Aachen. Ernst Ter Meer Verl., 74 pages.
- GREDLER, M. V., 1858. Die Ameisen Tirols. VIII. Programm des Gymnasiums in Botzen. 32 pages.
- GREDLER, M. V., 1859. Notiz zur geographischen Verbreitung der Ameisen in Oesterreich. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 9 : 127-128.
- LATREILLE, P. A., 1798. Essai sur l'histoire des fourmis de la France. Brive. F. Bourdeaux, ed., 50 pages.
- MAYR, G. L., 1855. Formicina austriaca. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 5 : 273-478.
- MAYR, G. L., 1861. Die Europäischen Formiciden (Ameisen). Wien. C. Gerold's Sohn Verl., 80 pages.
- MENOZZI, C., 1925. Note staccate di mirmecologia. *Boll. Soc. ent. ital.*, 57 : 17-22.

- NYLANDER, W., 1856. Synopsis des Formicides de France et d'Algérie. *Annls Sci. nat.*, 5 : 51-109.
- PERRIS, E. 1876, Sur la *Micromyrma pygmaea* Duf. *Annls Soc. ent. Fr.*, 5° sér., 6 : 210.
- ROGER, J., 1859. Beiträge zur Kenntniss der Ameisen-Fauna der Mittelmeerländer. *Berl. ent. Z.*, 3 : 225-229.
- SCHENK, C. F., 1852. Beschreibung nassauischer Ameisenarten. *Jbr. Ver. Naturk. Nassau*, 8, (1) : 3-149.
- STITZ, H., 1939. Hantflügler oder Hymenoptera I : Ameisen oder Formicinae. In : Die Tierwelt Deutschlands, 37, Teil, Gustav Fischer Ver., Jena. 428 pages.
- WILSON, E. O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 113, (1) : 1-199.

Reçu le 19 septembre 1977.

QUELQUES ASPECTS DES MÉTABOLISMES
GLUCIDIQUE ET LIPIDIQUE
CHEZ DEUX INSECTIVORES CROCIDURINAE :
SUNCUS ETRUSCUS (SAVI, 1822)
ET *CROCIDURA RUSSULA* (HERMANN, 1780)
(MAMMALIA, SORICIDAE)

par Roger FONTS *, Renée SABLE ** et René SICART **
(avec la collaboration technique de Mme E. BLUTHE **)

* Centre d'Ecologie Méditerranéenne, Laboratoire Arago,
66650 Banyuls/Mer (France)

** Institut de Physiologie, Université Paul Sabatier, 2, rue F. Magendie
31400 Toulouse

ABSTRACT

The examination of tissues (blood, liver, cardiac muscle, skeletal muscle, diaphragm) has been carried out at two different times of the nycthemere in *Suncus etruscus* (Savi, 1822) and *Crocidura russula* (Hermann, 1780) and the amounts of lipids and glucids have been determined.

There are distinct differences between the two species. The smaller one, *S. etruscus*, shows values close to those found in other mammals, while for *C. russula* the differences are important. On the point of view of the circadian variations, the amount in glycogen of the liver varies in *S. etruscus* from one to seven between the evening and the morning, probably in connection with the time of the food intake. No other circadian variation has been found in the glucidic and lipidic metabolism of these species, and even the amount of glycogen of the liver does not show up for *C. russula* with the methods utilized.

INTRODUCTION

C'est parmi les Insectivores Soricidae que l'on rencontre les plus petits Mammifères connus. La taille infime de certains d'entre eux a toujours excité la curiosité des chercheurs, et les études concernant divers aspects de leur biologie et de leur éthologie sont maintenant nombreuses. Toutefois, peu d'investigations physiologiques ont été réalisées chez ces animaux et les données biochimiques manquent totalement. Le métabolisme énergétique a été largement étudié chez les représentants de la sous-famille des Soricinae. Les Crocidurinae par contre demeurent encore très mal connus de ce point de vue. C'est à cette dernière sous-famille qu'appartiennent la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) et la Musaraigne Musette *Crocidura russula*. Les échanges respiratoires de ces deux Crocidurinae ont fait l'objet d'une publication (FONS et SICART, 1976). Nous renvoyons à la bibliographie de cet article pour les recherches concernant les Soricinae. Ces premiers résultats ont montré que ces deux Musaraignes présentent de nombreuses particularités intéressantes et laissent prévoir que l'étude de divers problèmes physiologiques pouvait donc être réalisée positivement chez ces Micromammifères.

Nous poursuivons ici l'étude physiologique de *Suncus etruscus* et *Crocidura russula* en rapportant des données relatives aux teneurs en lipides et en glucides de différents tissus (foie, muscles squelettiques, muscle cardiaque, sang) dans des conditions expérimentales bien définies.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. CHOIX DES ANIMAUX.

Les individus utilisés proviennent de l'élevage réalisé par l'un de nous (R. FONS) au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales). Il s'agit de deux espèces rencontrées régulièrement dans cette région. Notre choix s'est porté sur *Suncus etruscus* pour diverses raisons :

— il s'agit tout d'abord du plus petit Mammifère existant (le poids des individus adultes dépasse rarement 2 grammes), et il était tentant de posséder des données sur les constantes biochimiques de cet animal;

— cette Musaraigne est élevée au Laboratoire et divers aspects de sa biologie sont connus : reproduction, régime alimentaire, rythmes circadiens de l'activité locomotrice spontanée et de la prise de nourriture (FONS, 1975). Elle devenait donc accessible pour des investigations d'ordre physiologique.

24 *Suncus etruscus* des deux sexes ont été utilisés pour le présent travail qui a été effectué fin octobre et début novembre. A cette époque, certains individus sont en repos sexuel, d'autres débutent leur mue d'automne, si bien que ces lots présentent une certaine hétérogénéité physiologique.

Les sacrifices ont eu lieu d'une part le matin entre 7 et 9 h, et le soir vers 18 h et ceci en raison du rythme d'activité locomotrice spontanée mis en évidence chez *S. etruscus* (SAINT GIRONS et FONS, 1976). Ces animaux présentent en effet leur maximum d'activité entre 18 h et 8 h du matin. C'est au cours de cette période qu'ils se nourrissent. Pendant le jour, les Pachyures étrusques sont au repos et ne s'alimentent pratiquement pas. Elles observent donc un jeûne spontané de plusieurs heures consécutives.

Enfin pour que notre étude soit plus fructueuse nous avons effectué une étude comparative sur une autre Musaraigne de la même sous-famille, mais de taille nettement plus grande puisque le poids des adultes varie de 8 à 11 g : *Crocidura russula* ou Musaraigne musette.

24 *C. russula* ont été utilisées et leurs sacrifices ont eu lieu en même temps que ceux de *S. etruscus* et ceci bien que le rythme d'activité de cette espèce soit encore mal connu.

La nourriture était identique pour les deux espèces : Grillons domestiques et Vers de farine distribués une seule fois par 24 heures en quantité largement excédentaire.

2. PRÉLÈVEMENTS TISSULAIRES.

Les analyses concernent différents tissus : sang, foie, muscle cardiaque, muscle squelettique (diaphragme).

Le sang est recueilli rapidement sur héparine après section des carotides.

Les fragments de foie, de cœur et de diaphragme ont été prélevés lors de l'autopsie, et pesés rapidement en vue des dosages ultérieurs.

Nous avons rencontré une difficulté inhérente à la toute petite taille des animaux. Le volume de sang provenant d'un seul *Suncus etruscus* était souvent très faible ainsi que le poids de prélèvements tissulaires. A titre indicatif, soulignons que le poids du cœur de la Pachyure étrusque est de 20 mg environ et les prélèvements de

tissus obtenus à partir du diaphragme de cette Musaraigne ont rarement dépassé 10 mg. Les volumes de sang recueillis sont de 50 μ l environ. Nous avons donc été obligés parfois de regrouper les prélèvements issus de trois animaux, pour le sang, le cœur et le muscle. Néanmoins malgré cet artifice, nous n'avons pas pu effectuer sur ces groupages, toutes les déterminations envisagées. Ces problèmes ne se sont pas posés pour le foie, un seul individu fournissant suffisamment de tissu pour réaliser tous nos dosages

3. DOSAGES BIOCHIMIQUES.

Les dosages effectués sont nombreux. Ils concernent le glucose du sang, les acides gras totaux, le cholestérol total du plasma, ainsi que les acides gras totaux, le cholestérol total, le phosphore lipidique, le glycogène du foie, du cœur et du diaphragme. L'étude de la nature et de la répartition des acides gras a également été réalisée.

A. *Glucose sanguin.*

Le dosage est effectué sur 20 μ l de sang total. Après précipitation des protéines, le glucose est dosé par la méthode colorimétrique de NELSON (1944).

B. *Glycogène tissulaire.*

Le dosage est réalisé sur 50 mg environ de prélèvement tissulaire. Après digestion alcaline du tissu, le glycogène est précipité par de l'éthanol puis hydrolysé par l'acide sulfurique normal. Le glucose est ensuite dosé comme dans le cas du sang.

C. *Lipides.*

Les lipides de 20 μ l de plasma ou de 50 mg de tissu environ sont extraits suivant la méthode de FOLCH et al (1957).

Phosphore lipidique.

Une prise aliquote de l'extrait lipidique est minéralisée suivant la méthode de DELSAL et MANHOURI (1955), modifiée par HOUGET et BOUTOU (1958). Le dosage colorimétrique du phosphore est réalisé selon la méthode de FISKE et SUBBAROW (1925). A partir de cette valeur de phosphore lipidique, on peut déterminer les teneurs des phospholipides tissulaires en multipliant par 25.

Acide gras totaux et cholestérol total.

L'extrait lipidique est saponifié par la potasse alcoolique. Après hydrolyse des savons obtenus par l'acide chlorhydrique normal, les acides gras libérés et l'insaponifiable sont extraits par l'éther de pétrole.

Sur le résidu mis à sec et repris par l'éthanol, les acides gras totaux sont dosés par titrimétrie et le cholestérol total par colorimétrie selon la réaction de Lieberman Burchard.

Analyse des acides gras par chromatographie en phase gazeuse.

L'analyse des acides gras totaux du foie, du cœur et du muscle squelettique, a été réalisée sur un chromatographe Aerograph 1520 après méthylation des divers acides gras selon la méthode de SCHLENK et GELLERMANN (1960).

RÉSULTATS

L'étude entreprise a permis de situer et de comparer les taux de différents constituants tissulaires chez *Suncus etruscus* et *Crocidura russula* à deux moments de la journée.

1. TENEURS EN GLUCIDES DU SANG ET DU FOIE.

a) *Glucose sanguin* (Tableau I).

Les valeurs glycémiques moyennes obtenues en réunissant les valeurs recueillies sur les animaux sacrifiés le matin et le soir sont très voisines de 100 mg pour 100 ml de sang total chez les deux espèces : 97 chez *Suncus etruscus* et 109 chez *Crocidura russula*. Mais la dispersion des résultats est importante à la fois chez la Pachyure et la Crocidure. En effet, bien que 80 % des déterminations se situent entre 80 et 110 mg/100 ml, les valeurs varient de 64 à 142 mg/100 ml chez *S. etruscus* et de 46 à 172 mg/100 ml chez *C. russula*.

Ces glycémies élevées sont probablement à relier au stress dû à la contention de l'animal au moment du sacrifice, les valeurs glycémiques basses s'expliquent plus difficilement. Ces dernières s'observent indépendamment de facteurs qui auraient pu influencer le métabolisme du glucose, comme l'heure du prélèvement, le sexe,

TABLEAU I

Glucose sanguin, lipides plasmatiques de *Suncus etruscus* et de *Crocidura russula* (mg p. 100 ml).

Les teneurs des différents constituants analysés ne diffèrent pas significativement d'une espèce à l'autre. En outre, on ne note pas de variations entre le matin et le soir. Les valeurs données représentent les moyennes \pm ESM. () : nombre de déterminations (chiffres entre parenthèses).

| | <i>Suncus etruscus</i> | | | <i>Crocidura russula</i> | | |
|------------------|------------------------|---------------------|--------------------|--------------------------|----------------------|---------------------|
| | Glucose | Acides gras totaux | cholestérol total | Glucose | Acides gras totaux | cholestérol total |
| Matin | 88 \pm 6 (7) | 330 \pm 25 (4) | 65 (2) | 112 \pm 13 (8) | 323 \pm 45 (8) | 65 \pm 7 (6) |
| Soir | 107 \pm 9 (7) | 407 \pm 90 (3) | 90 (1) | 87 \pm 11 (8) | 253 \pm 24 (8) | 66 \pm 5 (6) |
| Moyenne générale | 97 \pm 6 (14) | 363 \pm 40 (7) | 73 \pm 13 (3) | 109 \pm 9 (16) | 288 \pm 26 (16) | 65 \pm 17 (12) |

l'activité ou le repos sexuel. Enfin l'absence nette de variation circadienne de la glycémie chez les deux Musaraignes est à souligner. Pourtant des évolutions journalières du métabolisme glucidique sont fréquemment décrites chez d'autres Mammifères de poids et de taille très divers, en relation avec leur rythme d'activité. SABLE et AGID (1970) ont montré chez la Souris des variations très nettes de la glycémie. PAULY et SCHEVING (1967) ont fait des constatations semblables chez le Rat.

b) Glycogène hépatique (Tableau II).

Les taux de glycogène dans le foie sont très élevés le matin chez les deux espèces : 9 458 mg/100 g de foie chez *Suncus etruscus* et 8 933 chez *Crocidura russula*. L'après-midi les concentrations sont plus faibles. Mais alors que chez *C. russula* la diminution n'est pas significative, elle est très nette chez *S. etruscus* où les valeurs moyennes ne sont plus alors que de 1 359 \pm 403 mg/100 g. Chez cette Musaraigne ces variations circadiennes sont en bon accord avec le rythme journalier de la prise de nourriture qui a été décrit par FONS (1975), SAINT GIRONS et FONS (1976). Néanmoins, les teneurs en glycogène sont encore relativement élevées à la fin de la journée chez les Pachyures étrusques.

Cette dernière observation, liée au fait que les glycémies moyennes ne présentent pas de variations entre le matin et le soir, est surprenante. En effet, *Suncus etruscus* observe un jeûne spontané au cours de la journée (FONS, 1975 ; SAINT GIRONS et FONS, 1976).

On peut penser que seule l'existence d'une néoglycogénèse importante permet le maintien de taux de glycogène encore relativement élevés dans le foie et des glycémies normales à la fin de la journée chez *S. etruscus*. Des données plus nombreuses concernant l'évolution circadienne de la glycémie et du glycogène hépatique sont nécessaires pour mieux interpréter les résultats obtenus.

2. LIPIDES DU PLASMA ET DU FOIE.

a) Lipides plasmatiques (Tableau I).

Nous avons déterminé les concentrations du cholestérol total et des acides gras totaux dans le plasma.

Les quantités de lipides circulants apparaissent d'ailleurs normales chez ces deux espèces si on se réfère aux résultats obtenus. En effet, les taux moyens en acides gras totaux chez *S. etruscus*

TABLEAU II

Glycogène et lipides hépatiques de Suncus etruscus et de Crocidura russula (mg p. 100 g de poids frais). Chez Suncus etruscus, le glycogène hépatique diminue significativement au cours de la journée ($p < 0,001$). D'autre part, les acides gras totaux du foie de Crocidura russula sont nettement plus bas que ceux de Suncus etruscus ($p < 0,01$ le matin et $p < 0,01$ le soir). Il en est de même pour le phosphore lipidique ($p < 0,01$ le soir). Les valeurs données représentent les moyennes \pm ESM. () : nombre de déterminations (chiffres entre parenthèses).

| <i>Suncus etruscus</i> | | | | |
|--------------------------|--------------------------|------------------------|---------------------|---------------------|
| | glycogène | acides gras totaux | cholestérol total | phosphore lipidique |
| Matin | 9 458 \pm 1 017 (6) | 3 728 \pm 244 (6) | 306 \pm 39 (6) | 134 \pm 5 (6) |
| Soir | 1 359 \pm 403 (6) | 3 088 \pm 210 (6) | 426 \pm 33 (6) | 149 \pm 16 (6) |
| <i>Crocidura russula</i> | | | | |
| | glycogène | acides gras totaux | cholestérol total | phosphore lipidique |
| Matin | 8 933 \pm 1 593 (6) | 2 441 \pm 139 (6) | 306 \pm 38 (6) | 116 \pm 7 (6) |
| Soir | 4 553 \pm 1 374 (6) | 2 243 \pm 151 (6) | 303 \pm 47 (6) | 106 \pm 6 (6) |

atteignent 363 ± 40 mg/100 ml de plasma et 228 ± 26 mg chez *C. russula*. Cette dernière valeur est plus basse mais la différence observée n'est pas significative.

Au niveau du cholestérol total plasmatique, les concentrations moyennes sont de 65 ± 17 mg/100 ml chez *C. russula* et sont très voisines de celles obtenues chez *S. etruscus*.

Ici encore comme pour la glycémie, nous ne notons pas de variations circadiennes des lipides circulants.

b) Lipides du foie (Tableau II).

L'étude réalisée sur ce tissu est plus complète. Nous avons pu prélever suffisamment de tissu chez les deux espèces et déterminer ainsi en plus des acides gras, le cholestérol total, le phosphore lipidique et également la répartition des divers acides gras.

Des différences interspécifiques parfois très nettes se manifestent au niveau des paramètres analysés dans cet organe.

Acides gras totaux, cholestérol total et phosphore lipidique (Tableau II).

Le foie de *C. russula* se caractérise par sa pauvreté relative en lipides. Le taux des acides gras totaux atteint $2\,441 \pm 139$ le matin et $2\,243 \pm 151$ mg/100 g de foie l'après-midi. Dans certains cas individuels les concentrations en acides gras ne sont que de 1 680 mg pour 100 grammes de foie. Le phosphore lipidique hépatique chez ce Soricidae est également bas (116 mg/100 g de foie frais le matin et seulement 106 mg/100 g le soir).

Chez *S. etruscus* l'ensemble de ces constituants hépatiques est significativement plus élevé. Néanmoins, les teneurs en lipides du foie n'ont ici rien d'exceptionnel (Tabl. II). Les concentrations en AGT atteignent $3\,728 \pm 244$ le matin et $3\,088 \pm 210$ le soir; celles du phosphore lipidique sont respectivement de 134 ± 5 et de 149 ± 16 .

En ce qui concerne le cholestérol total, les variations spécifiques s'estompent et les concentrations moyennes sont très voisines dans le foie des deux Musaraignes étudiées.

Répartition des acides gras.

En revanche, bien plus significative nous paraît la différence interspécifique observée au niveau de la répartition globale des acides gras dans le foie des deux Musaraignes (Tabl. III).

TABLEAU III

Nature et répartition en pourcentage des acides gras dans le foie.

Les pourcentages des divers acides gras détectés dans le foie ne varient pas énormément au cours de la journée chez *Suncus etruscus* et chez *Crocidura russula*. Par contre, ils diffèrent d'une espèce à l'autre. Ceci est particulièrement net chez les individus sacrifiés le matin; les pourcentages des divers acides gras hépatiques des deux Musaraignes sont alors significativement différents. L'après-midi les variations s'estompent mais elles restent encore significatives pour l'acide arachidonique ($p < 0,02$) et l'acide linoléique ($p < 0,05$). Les valeurs données représentent les moyennes \pm ESM. () : nombre de déterminations (chiffres entre parenthèses).

| <i>Suncus etruscus</i> | | | | | <i>Crocidura russula</i> | | | | |
|------------------------|--------------|--------------|--------------|-------------|--------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| 16 : 0 | 18 : 0 | 18 : 1 | 18 : 2 | 20 : 4 | 16 : 0 | 18 : 0 | 18 : 1 | 18 : 2 | 20 : 4 |
| 21 | 25 | 21 | 24 | 7 | 29 | 29 | 16 | 17 | 10 |
| 20 | 19 | 27 | 21 | 9 | 26 | 34 | 19 | 13 | 9 |
| 19 | 19 | 21 | 33 | 10 | 30 | 30 | 22 | 13 | 9 |
| 17 | 27 | 19 | 25 | 6 | 22 | 30 | 16 | 14 | 10 |
| 21 | 21 | 22 | 30 | 6 | 22 | 28 | 13 | 20 | 17 |
| 17 | 18 | 24 | 34 | 7 | 20 | 28 | 14 | 13 | 15 |
| 19 \pm 0,7 | 21 \pm 1,5 | 22 \pm 1,1 | 28 \pm 1,1 | 8 \pm 0,7 | 25 \pm 1,6 | 30 \pm 0,9 | 16 \pm 1,8 | 17 \pm 1,7 | 12 \pm 1,1 |
| (6) | (6) | (6) | (6) | (6) | (6) | (6) | (6) | (6) | (6) |
| 20 | 26 | 17 | 27 | 10 | 23 | 29 | 15 | 18 | 15 |
| 20 | 26 | 19 | 29 | 5 | 17 | 29 | 14 | 27 | 14 |
| 18 | 24 | 24 | 28 | 6 | 19 | 19 | 21 | 25 | 16 |
| 17 | 29 | 20 | 25 | 9 | 21 | 27 | 17 | 19 | 15 |
| 21 | 23 | 21 | 25 | 9 | 23 | 32 | 12 | 24 | 8 |
| 19 | 28 | 18 | 24 | 10 | 20 | 24 | 19 | 13 | 24 |
| 19 \pm 0,6 | 26 \pm 0,9 | 20 \pm 1 | 26 \pm 0,8 | 8 \pm 0,9 | 20 \pm 0,9 | 27 \pm 1,9 | 16 \pm 1,4 | 21 \pm 2,1 | 15 \pm 2,1 |
| (6) | (6) | (6) | (6) | (6) | (6) | (6) | (6) | (6) | (6) |

Nous avons détecté les mêmes acides gras chez les deux espèces : acide palmitique, acide palmitoléique (celui-ci se trouve à l'état de traces), acides stéarique, oléique, linoléique et arachidonique, mais les différences très nettes se manifestent au niveau de leur répartition. L'acide stéarique est l'acide gras que l'on trouve en plus grande quantité dans le foie de *C. russula*. Chez *S. etruscus*, c'est l'acide linoléique qui prédomine. D'ailleurs, chez la Pachyure étrusque, la proportion globale des acides gras insaturés est plus importante que celle des saturés, ceci est particulièrement net chez les animaux sacrifiés le matin puisqu'ils représentent 58 % des acides gras du foie. C'est plutôt l'inverse que l'on observe dans le foie de *Crocidura russula*.

Néanmoins bien que globalement les saturés dominent chez *Crocidura russula*, les pourcentages de l'acide arachidonique sont très élevés. Ils représentent en moyenne 15 % des acides gras du foie contre 8 % seulement chez *Suncus etruscus*.

3. LIPIDES ET GLUCIDES DU MUSCLE CARDIAQUE ET DU MUSCLE SQUELETTIQUE (Tableau IV).

Les données concernant ces tissus sont très fragmentaires. Nous noterons néanmoins que l'ensemble de ces constituants tissulaires chez *Suncus etruscus* est, en proportion, plus élevé. Ceci est vrai pour le glycogène, les acides gras totaux et le phosphore lipidique. La différence est particulièrement nette au niveau des acides gras totaux du muscle squelettique qui sont de 6 700 mg/100 g de tissu frais contre 3 725 chez *C. russula*. En outre, nous retrouvons les particularités relatives à la répartition des acides gras dans ces tissus. En effet, la quantité d'acide arachidonique est nettement plus forte dans le cœur et le muscle de la Crocidure. Les quelques déterminations effectuées montrent que les pourcentages de cet acide sont de 19 % contre 6 % seulement chez la Pachyure étrusque.

TABLEAU IV

Glycogène et lipides du muscle cardiaque et squelettique de Suncus etruscus et de Crocidura russula (mg p. 100 g de poids frais).

Noter les teneurs élevées en acides gras totaux du muscle squelettique de Suncus etruscus. Les teneurs en phosphore lipidique sont également relativement importantes. () : nombre de déterminations (chiffres entre parenthèses).

| <i>Suncus etruscus</i> | | | | |
|--------------------------|------------------|--------------------|-------------------|---------------------|
| | Glycogène | Acides gras totaux | Cholestérol total | Phosphore lipidique |
| Muscle squelettique | 312 ± 118 (4) | 6 700 ± 779 (4) | 67 ± 4 (4) | 96 ± 11 (4) |
| Coeur | 175 ± 44 (4) | 3 807 ± 206 (4) | 180 ± 14 (4) | 134 ± 16 (4) |
| <i>Crocidura russula</i> | | | | |
| | Glycogène | Acides gras totaux | Cholestérol total | Phosphore lipidique |
| Muscle squelettique | 295 ± 100 (4) | 3 725 ± 462 (4) | 82 ± 1 (4) | 88 ± 20 (4) |
| Coeur | 81 ± 12 (4) | 2 630 ± 139 (4) | 154 ± 18 (4) | 132 ± 14 (4) |

DISCUSSION

L'étude entreprise chez ces animaux s'est révélée fructueuse à plusieurs titres. Elle apporte des données nouvelles pour les Insectivores Soricidae. En outre, l'étude comparative qui a pu être réalisée fait apparaître des différences très nettes entre les deux espèces étudiées et montre que par certains aspects de leur métabolisme elles vont parfois se distinguer des autres Mammifères. Contrairement à notre attente, c'est chez *Crocidura russula* et non chez *Suncus etruscus* que nous avons observé le plus de particularités.

En effet, les différentes valeurs obtenues chez *Suncus etruscus* tant en ce qui concerne les lipides que les glucides sont souvent voisines de celles décrites chez la plupart des Mammifères, en particulier les lipides du foie qui sont à des taux proches de ceux observés chez le Rat, le Hamster ou le Lapin (Tabl. V). Pour les lipides plasmatiques leurs teneurs diffèrent très peu de celles des espèces précédemment citées. Par contre les concentrations des acides gras

TABLEAU V

Comparaisons des résultats obtenus chez *Suncus etruscus* et *Crocidura russula*, avec les valeurs de lipides plasmatiques et hépatiques chez quelques mammifères. (1) : matin; (2) : après-midi * : en activité; ** : en hypothermie.

| Espèces | Plasma /mg p. 100 ml | | Foie /mg p. 100 g frais | | | Sources bibliographiques |
|--------------------|-----------------------------|--------------------------|------------------------------------|--------------------------|-----------------------------|--|
| | Acides gras totaux | Cholestérol total | Acides gras totaux | Cholestérol total | Phosphore lipidique | |
| <i>S. etruscus</i> | 363 ± 40 | 73 ± 13 | 3 728 ± 244 (1) 3 088 ± 210 (2) | 306 ± 39 426 ± 33 | 134 ± 5 (1) 149 ± 16 (2) | FONS, SABLE SICART (présent travail). |
| <i>C. russula</i> | 288 ± 86 | 65 ± 17 | 2 441 ± 139 (1) 2 243 ± 151 (2) | 306 ± 38 303 ± 47 | 116 ± 7 (1) 106 ± 6 (2) | - Id - |
| Rat | 189 ± 6,1 | 70,5 ± 2,5 | 3 830 ± 60 | 298 ± 4 | | ESTEVE et coll. (1975) |
| Hamster doré | 314 ± 15,7 | 107 ± 7 | 3 800 ± 171 | 307 ± 18 | 152 ± 5,8 | SICART & AGID (1968) SICART (1972) |
| Lapin | 135 ± 6 | 43,5 ± 9 | 3 240 ± 190 | 312 ± 9 | 159 ± 3 | MARQUIE (1970) |
| Hérisson * ** | 840 ± 104,8 473,7 ± 72,8 | 188 ± 37,9 289 ± 98,8 | | 260 ± 0,55 287 ± 0,98 | | KONTTINEN et coll. (1964) |

totaux et du cholestérol plasmatique se distinguent nettement de celles d'un autre Insectivore, le Hérisson. Mais il s'agit là d'un animal hibernant et les teneurs de ses lipides circulants sont plutôt élevées comme celles des Mammifères qui présentent des phases d'hypothermie réversible.

Les valeurs glycémiques moyennes de *S. etruscus* sont également semblables à celles couramment décrites.

Chez *Crocidura russula*, certaines des données recueillies sont voisines de celles obtenues chez *Suncus etruscus*. Il s'agit des valeurs plasmatiques des acides gras totaux, du cholestérol total et du glucose sanguin. Au contraire, des différences très nettes se manifestent dans les autres tissus étudiés.

En effet, les teneurs en lipides du foie, du muscle cardiaque et du diaphragme sont inférieures à celles observées chez *S. etruscus*, et par voie de conséquence à celles d'autres Mammifères. En fait, chez *C. russula*, les organes se caractérisent par leur pauvreté relative en lipides. Dans le foie cette pauvreté est due en partie aux teneurs plutôt basses des phospholipides. Ces faibles concentrations en phospholipides qui se manifestent chez des animaux dont le métabolisme cellulaire est très élevé sont surprenantes. Par ailleurs, la répartition des acides gras dans le foie, le cœur et le muscle squelettique des deux Musaraignes étudiées est différente bien que leur nature soit identique.

On retiendra surtout les pourcentages relativement élevés de l'acide arachidonique dans le tissu hépatique de *C. russula* et ceci bien que la proportion globale des insaturés soit plus faible que celle observée chez la Pachyure étrusque.

Les pourcentages de cet acide polyinsaturé (15 %) sont doubles de ceux observés chez *S. etruscus* (8 %) et sont par ailleurs rarement décrits chez d'autres espèces de Mammifères. C'est ainsi que dans le foie du Rat, du Hamster doré, du Lapin (déterminations personnelles) cet acide représente environ 8 % des acides gras. Il en est de même chez le Lérot (AMBID, SABLE-AMPLIS et AGID, 1975). Ces teneurs sont également très faibles dans les différentes fractions lipidiques hépatiques du Cobaye (OSTWALD et SHANNON, 1967).

Par quels mécanismes cette espèce arrive-t-elle à obtenir ces pourcentages tissulaires élevés d'acide arachidonique ? Il ne semble pas que l'on puisse incriminer l'alimentation puisqu'elle est la même pour les deux espèces. Néanmoins, des études complémentaires sont nécessaires pour mieux préciser la proportion relative d'aliments ingérés (Vers de farine, Grillons) par ces deux animaux.

On peut en outre émettre l'hypothèse que chez *C. russula* le taux de conversion de l'acide linoléique en acide arachidonique qui

existe chez les Mammifères (GORDON et HEAD, 1964) est particulièrement élevé. Cette hypothèse est renforcée par l'existence du pourcentage relativement bas de l'acide linoléique. Parallèlement cet acide pourrait être lié préférentiellement aux phospholipides ce qui diminuerait de ce fait son turn-over (COLLINS, 1962). Si tel est le cas, et si l'on tient compte des faibles concentrations en phospholipides du foie, les teneurs en acide arachidonique dans cette fraction lipidique devraient être très élevées.

Enfin, nous avons observé très peu de variations des différents substrats tissulaires et surtout plasmatiques, chez les deux espèces entre le matin et l'après-midi. Seul le glycogène hépatique varie notablement chez *Suncus etruscus*. Cette variation est en bon accord avec le rythme journalier de la prise de nourriture de cet animal (FONS, 1975 ; SAINT GIRONS et FONS, 1976) et le confirme dans une certaine mesure.

Ici encore l'absence de variation journalière des composants plasmatiques, chez *Suncus etruscus* en particulier, est à souligner. Nous avons déjà montré au cours d'une étude précédente que la calorification de cette Musaraigne ne diminue au cours de la journée que dans des proportions relativement faibles, en tout cas compatibles avec le maintien de son homéothermie. Cette Musaraigne doit donc au cours du jeûne qu'elle observe, faire grandement appel à ses réserves pour garder son homéostasie et maintenir sa dépense énergétique à un niveau très élevé. La perte de poids journalière importante que nous avons décrite antérieurement (l'animal perd plus de 10 % de son poids pendant la journée) (FONS et SICART, 1976) confirme cette hypothèse. Nous pouvons donc penser que *Suncus etruscus* présente une aptitude très grande pour mobiliser et utiliser ses substrats énergétiques de réserve ce qui lui permet de faire face à l'importante calorification nécessaire au maintien de son homéothermie tout au long de sa période de jeûne.

RÉSUMÉ

L'examen de divers tissus (sang, foie, muscle cardiaque, muscle squelettique, diaphragme), a été effectué à deux moments du nyctémère chez *Suncus etruscus* (Savi, 1822) et *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et les teneurs en lipides et en glucides ont été déterminées.

Il existe des différences nettes entre les deux espèces. La plus petite, *S. etruscus*, présente des valeurs proches de celles constatées chez d'autres Mammifères. Par contre *C. russula* manifeste d'im-

portantes différences. Du point de vue des variations circadiennes, seule la teneur en glycogène du foie varie chez *S. etruscus* de 1 à 7 entre le soir et le matin, en liaison très certainement avec l'heure de la prise de nourriture. Aucune autre variation circadienne n'a pu être mise en évidence dans les métabolismes glucidique et lipidique des deux espèces étudiées et même celle de la teneur en glycogène du foie n'apparaît pas chez *C. russula* avec les méthodes utilisées.

ZUSAMMENFASSUNG

Verschiedene Gewebe (Blut, Leber, Herzmuskel, Skelettmuskel, Zwerchfell) wurden zu zwei verschiedenen Zeiten des 24-Stunden-Tages bei *Suncus etruscus* (Savi, 1822) und *Crocidura russula* (Hermann, 1780) untersucht; es wurde der jeweilige Gehalt an Lipiden und Gluciden bestimmt.

Zwischen den beiden Arten bestehen deutliche Unterschiede. Die kleinere Art, *S. etruscus*, zeigt Werte, die den bei anderen Säugern festgestellten ähnlich sind; stark abweichende Werte sind dagegen bei *C. russula* festzustellen. Hinsichtlich der Tagesschwankungen zeigt bei *S. etruscus* nur der Glykogengehalt der Leber Schwankungen von 1 zu 7 zwischen Abend und Morgen, die sicher mit dem Zeitpunkt der Futteraufnahme zusammenhängen. Anderweitig konnte keinerlei Tagesschwankung im Glucid- und Lipidstoffwechsel der beiden untersuchten Arten festgestellt werden; selbst die Schwankungen im Glykogengehalt der Leber waren bei *C. russula* mit gleicher Untersuchungsmethode wie bei *S. etruscus* nicht nachzuweisen.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBRINK, M. J., 1959. The microtitration of total fatty acids of serum with notes on the estimations of triglycerides. *J. Lipid Res.*, 1 : 53-59.
- AMBID, L., R. SABLE-AMPLIS & R. AGID, 1975. Rôles de la saison et de l'état nutritionnel sur la répartition des acides gras tissulaires chez le Lérot. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, 169 : 1609-1616.
- COLLINS, F. D., 1962. Phospholipid metabolism in essential fatty acid deficient rats. *Biochem. biophys. Res. Commun.*, 4 : 289-292.
- DELSAL, J. L. & M. MANHOURI, 1955. Etude comparative des dosages colorimétriques du phosphore. Recherche d'une méthode de haute sensibilité applicable au dosage du phosphore organique dans les spots après chromatographie. *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris*, 280 : 2465-2468.

- ESTÈVE, B., G. MARQUIE & R. AGID, 1975. Atténuation par le NN-diméthylbiguanide des troubles lipidiques engendrés par des régimes athérogènes chez le rat. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **280** : 2465-2468.
- FISKE, C. H. & Y. SUBBAROW, 1925. The colorimetric determination of phosphorus. *J. biol. Chem.*, **66** : 375.
- FOLCH, J., M. LEES & S. G. M. STANLEY, 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. biol. Chem.*, **276** : 497-509.
- FONS, R., 1975. Contribution à la connaissance de la Musaraigue étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). *Thèse Doc. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris*, 190 p. offset.
- FONS, R. & R. SICART, 1976. Contribution à la connaissance du métabolisme énergétique chez deux Crocidurinae : *Suncus etruscus* (Savi, 1822) et *Crocidura russula* (Hermann, 1780) (Insectivora Soricidae). *Mammalia*, **40** (2) : 299-311.
- GORDON, S. & J.F. HEAD, 1964. Conversion of linoleic $-14C$ acid to arachidonic acid in the gerbil. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **116** : 731-733.
- HOUGET, J. & G. BOUTOU, 1958. Séparation et dosage des divers constituants lipidiques dans 1 cm³ de plasma. *Bull. Soc. Chim. biol.*, **40** : 1663-1676.
- KONTTINEN, A., M. RAJASALMI & H. S. S. SARAJAS, 1964. Fat metabolism of the hedgehog during the hibernating cycle. *Ann. J. Physiol.*, **207** : 845-848.
- MARQUIE, G., 1970. Effets de différents agents antidiabétiques sur les troubles lipidiques, la stéatose hépatique et l'athérosclérose entraînés par des régimes athérogènes chez le lapin. *Thèse Doc. Etat, Univ. Paul Sabatier, Toulouse*, 283 p.
- NELSON, N., 1944. A photometric adaptation on the Somogyi method for the determination of glucose. *J. biol. Chem.*, **153** : 375-380.
- OSTWALD, R. & A. SHANNON, 1964. Composition of tissue lipids and anaemia of guinea pigs in response to dietary cholesterol. *Biochem. J.*, **91** : 146-154.
- PAULY, J. E. & E. E. SCHEVING, 1967. Circadian rythms in blood glucose and the effect of different lighting schedules hypophysectomy adrenal medullectomy and starvation. *Am. J. Anat.*, **120** : 627.
- SABLE, R. & R. AGID, 1970. Rythmes d'activité de la glycogène phosphorylase et de la glycogène synthétase du foie de Souris. *C. r. Soc. Biol.*, **169** : 444-447.
- SAINT GIRONS, M.C. & R. FONS, 1976. Horaires et intensité de l'activité locomotrice spontanée chez un très petit mammifère, la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) Insectivora Soricidae. *Bull. Gr. Etud. Ryth. Biol.*, **8** (3) : 95-106.
- SICART, R., 1972. Rôle physiologique de la thyroïde chez les hibernants. *Thèse Doc. Etat, Univ. Paul Sabatier, Toulouse*, 300 p.

SICART, R. & R. AGID, 1968. Rôle de la thyroïde dans la circulation des lipides chez le Hamster doré. *J. Physiol., Paris*, **60** : 306-307.

SCHLENCK, H. & J. L. GELLERMAN, 1960. Esterification of fatty acids with diazomethane on a small scale. *Analyt. Chem.*, **32** : 1412-1414.

Reçu le 27 octobre 1977.

DOCUMENTS FAUNISTIQUES ET ÉCOLOGIQUES

UN CAS DE MÉLANISME CHEZ *VIPERA ASPIS* DANS LES PYRÉNÉES

Fréquent chez *Vipera berus*, où il intéresse souvent des populations entières, le mélanisme est beaucoup plus rare parmi les autres Vipères européennes. En ce qui concerne *Vipera aspis*, en dehors de certaines régions des Alpes suisses et italiennes (KRAMER, 1971; NAULLEAU, 1973), le mélanisme est tout à fait exceptionnel. En France, PHISALIX (1968) en cite un cas dans le Puy-de-Dôme mais, à notre connaissance, ce phénomène n'avait jamais été signalé dans les Pyrénées. C'est pourquoi il nous a semblé intéressant de rapporter la découverte récente d'une Vipère noire dans le massif du Carlitte.

L'animal, une femelle subadulte, a été capturé dans la forêt de Barrès, entre Mont-Louis et le lac des Bouillouses, vers 1700 m d'altitude, au bord de la rivière (Têt), au milieu d'une prairie humide abritant une population de *Lacerta vivipara*. A première vue, la Vipère paraît entièrement noire, à l'exception de la gorge à laquelle un piqueté blanc donne une teinte générale grise et du bord externe des ventrales de la partie antérieure du corps où sont disséminés de petits points clairs. Toutefois, un examen attentif, fait après la mue et en éclairage oblique, permet de distinguer des séries de petites taches paravertébrales brun sombre à reflets dorés formant, de chaque côté, une ligne sinueuse fréquemment interrompue.

Les Vipères aspics du versant septentrional des Pyrénées se distinguent de la forme nominale — à laquelle appartiennent les Vipères du nord de l'Espagne et celles de la majeure partie de la France, y compris les Albères — par un zig-zag dorsal continu et beaucoup plus large, des taches latérales plus grandes (PHISALIX, 1968) et par diverses particularités de l'écaillure céphalique (DUGUY

et SAINT GIRONS, 1965) (1). La dizaine de spécimens que nous avons pu observer dans la forêt de Barrès, vers 1900 m et beaucoup plus près du lac des Bouillouses, appartiennent indiscutablement à la forme pyrénéenne de *Vipera aspis*, bien que des caractères moins accusés trahissent déjà un certain échange de gènes avec les populations du Roussillon et/ou de l'Espagne septentrionale. Chez la Vipère mélanique capturée un peu plus bas, les lignes paravertébrales peu distinctes délimitent un zig-zag dorsal élargi également caractéristique de la forme pyrénéenne.

Il serait intéressant de rechercher, dans la région comprise entre Mont-Louis et le lac des Bouillouses, si le mélanisme reste un phénomène exceptionnel, ou s'il concerne un pourcentage notable de la population et aussi quel est l'aspect des jeunes. En effet, parmi les Vipères, le mélanisme peut être dû soit à l'assombrissement progressif de la teinte de fond des téguments au cours des deux premières années, ce qui est le cas habituel chez *Vipera berus*, soit à l'élargissement également progressif, puis à la confluence, des marques dorsales et latérales, comme cela se produit dans certaines populations de *Vipera aspis* des Alpes (NAULLEAU, 1973).

BIBLIOGRAPHIE

- DUGUY, R. & H. SAINT-GIRONS, 1969. Etude morphologique des populations de *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) dans l'ouest et le sud-ouest de la France. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 41 : 1069-1090.
- KRAMER, R., 1958. Eine neue Rasse der Aspiviper aus dem südwestlichen Frankreich, *Vipera aspis zinnikeri*, n. sbsp. *Vischr. naturf. Ges. Zürich*, 103 : 321-326.
- KRAMER, E., 1971. Revalidierte und neue Rassen der europäischen Schlangenfauuna. *Lavori Soc. ital. Biogeogr.*, n.s., 1 (1970) : 667-676.
- NAULLEAU, G., 1973. Contribution à l'étude d'une population mélanique de *Vipera aspis*, dans les Alpes suisses. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, 71 : 15-20.
- PHISALIX, M., 1968. La livrée des Vipères de France (d'après des notes manuscrites inédites). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 40 : 661-676.

Reçu le 13 juin 1977.

Renaud SAINT GIRONS
Bohallard, Puceul
44390 Nort-sur-Erdre

Roger FONS
Laboratoire Arago
66650 Banyuls-sur-Mer

(1) Les populations de Gascogne, intermédiaires entre celles des Pyrénées et la forme nominale, ont été élevées au rang de sous-espèce par KRAMER (1958), sous le nom de *Vipera aspis zinnikeri*. Pour ne pas compliquer la nomenclature, on admet généralement que ce taxon inclut les Vipères des Pyrénées françaises, qui constituent en réalité l'extrémité méridionale d'un polycline concordant mais continu.

ANALYSES D'OUVRAGES

ALEXANDER, Martin, 1976. Introduction to soil microbiology. 2nd edition. John Wiley & Sons, Inc. 466 p.

Voici un ouvrage dont le plan et le contenu sont très classiques. D'ailleurs, l'auteur, qui est enseignant, insiste sur le fait que ce manuel est une introduction qui ne prétend pas être exhaustive.

La première partie intitulée « Microbial ecology » présente sommairement le milieu édaphique et décrit rapidement les divers groupes de microorganismes du sol. Le chapitre sur les virus constitue une intéressante nouveauté pour ce genre d'ouvrage.

Les trois parties suivantes traitent des cycles biogéochimiques, carbone, azote et autres éléments, en insistant particulièrement sur l'aspect biochimique des processus.

La dernière partie, « Ecological interrelationship » concerne les interactions entre espèces, la rhizosphère, la fixation de l'azote atmosphérique et un développement intéressant sur l'effet des pesticides vis-à-vis des microorganismes et le métabolisme de ces pesticides dans le sol.

Ce manuel paraît essentiellement destiné aux étudiants de second et troisième cycle; il conviendrait à des chercheurs non spécialistes intéressés par la biologie des sols. Signalons pour terminer que la bibliographie fait surtout référence à des travaux anglosaxons, et que les amateurs peu familiarisés avec l'anglais disposent de traités fort complets en français.

F. ATHIAS-BINCHE
Laboratoire Arago
66650 Banyuls - sur - Mer.

« Comportement des Insectes et milieu trophique ». Editions du C.N.R.S., 1977, 493 p.

Cet ouvrage collectif, actes d'un colloque international organisé à Tours en septembre 1976 par le Prof. LABEYRIE, regroupe une trentaine de communications de 33 auteurs.

La relative oligophagie et sténophagie de beaucoup d'Insectes phytophages suppose de leur part une très efficace sélection des informations dans l'univers sensoriel complexe de l'écosystème. Ceci n'est possible que par la sensibilité et la spécificité de leurs chimio-, photo-, et mécano-

récepteurs. Cette spécificité s'accompagne toutefois d'une nécessaire plasticité qui dépasse le cadre des fluctuations aléatoires. L'analyse montre en outre que les signaux significatifs issus du milieu interagissent les uns sur les autres (synergie, antagonisme) et de plus, varient dans le temps. Au milieu de ces « micro-climats d'odeurs » (CHARARAS) variables et complexes, l'Insecte doit s'orienter de façon adéquate, notamment lors de la prise de nourriture et, plus encore, lors de l'oviposition. Pour des prédateurs se pose le problème de la coïncidence spatio-temporelle avec la proie.

Des phénomènes de co-évolution apparaissent entre mangeurs et mangés; on peut avec SOUTHWOOD, distinguer deux stratégies opposées, quoique reliées par tous les intermédiaires :

1) lorsque des plantes à longue durée de vie développent des systèmes de défense, biochimiques (tannins, résines, silice, etc...) ou autres, certains Insectes évoluent alors de façon à contourner ces systèmes dissuasifs, voire à les utiliser à leur profit (signaux d'attraction, précurseurs de phéromones...). Ce type d'évolution, « véritable escalade entre spécialistes » (LABEYRIE), se rencontre surtout dans des milieux trophiques stables, c'est-à-dire de type climacique; il conduit à une pulvérisation des niches écologiques des exploitants et à une spécialisation de plus en plus rigide de ceux-ci.

2) En milieu trophique instable (par exemple stades initiaux des séries de végétation) les espèces « investissent plus en reproduction et migration, et moins en défenses biochimiques ou autres » (SOUTHWOOD). Dans de tels milieux, les espèces d'Insectes évoluent vers une stratégie opportuniste de plus grande mobilité et de moindre précision.

Ce recueil possède les défauts (hétérogénéité du contenu, hiatus, difficulté de suivre le fil conducteur...) et les qualités (variété des points de vue et des techniques, richesse de la bibliographie, actualité...) de ce genre d'ouvrage collectif. Les articles introductifs (LABEYRIE) et conclusifs (SOUTHWOOD), très denses, sont particulièrement riches en indications méthodologiques, hypothèses de travail et considérations évolutionnistes. L'ensemble de l'ouvrage s'organise selon un continuum *physiologie-éthologie-écologie* qui montre avec évidence que les limites entre ces sciences sont naturellement floues, et constitueraient des obstacles à la recherche si elles étaient toujours rigide respectées. C'est ainsi que quand LABEYRIE insiste sur la nécessité pour l'écologie de devenir expérimentale, il rejoint le vœu de PACCAUD qui, dès 1951, souhaitait en donnant priorité à l'expérience en écologie, « substituer des liens fonctionnels à des corrélations ». Or, on s'aperçoit effectivement à la lecture de cet ouvrage, que l'étude expérimentale du déterminisme d'un phénomène écologique est souvent du ressort de l'éthologie, voire de la physiologie.

R. PRODON.

MOIROUD, A. et GONNET, J. F., 1977. « Jardins de Glaciers », Allier à Grenoble éd. Distribution : Didier-Richard, Grenoble, 127 p. Photos couleur et noir et blanc, graphiques, tableaux, cartes.

Le recul assez général des glaciers depuis plus d'un siècle est,

pour l'écologiste, une passionnante expérience naturelle. En effet, la marge pro-glaciaire constitue un milieu neuf qui permet de suivre dans l'espace les modifications qui affectent la microflore, la végétation et le sol au cours du temps.

Ce petit livre offre, dans une présentation agréable et soignée, une excellente introduction à l'étude des processus qui aboutissent, à partir de l'amas morainique original, à la formation d'un véritable sol recouvert d'une pelouse alpine continue. L'accent est mis volontiers sur les processus de pédogenèse et sur la microflore bactérienne (graphiques et tableaux), mais beaucoup d'autres thèmes sont abordés, toujours de façon vivante et avec exemples à l'appui : datation des marges pro-glaciaires par les bois morts, les lichens ou les tourbières, enrichissement progressif de la végétation, conditions de vie et d'adaptations des plantes alpines, problèmes de reproduction des végétaux de haute altitude, rayonnement U.V. et pigmentation des plantes, ressemblances et différences entre végétaux alpins et végétaux arctiques... Sont en outre proposés un choix de 6 excursions botaniques (avec cartes), un dossier sur la photographie des plantes alpines, et une bibliographie de 80 titres. Bien que l'ouvrage ne soit pas axé sur la floristique, une trentaine des espèces les plus classiques de la flore « glaciaire » font l'objet de très belles photographies en couleurs. Cet ouvrage de très bonne vulgarisation scientifique retient l'attention par sa qualité et son originalité.

R. PRODON.

« L'Île d'Aix ». Géologie, Histoire, Climatologie, Flore, Faune. Supplément des Annales de la Société des Sciences Naturelles de la Charente-Maritime, 1977, 198 p., 24 Pl. h.-t. Publié sous la direction de R. DUGUY.

Cette bonne monographie régionale est due à la collaboration de 16 naturalistes et 2 historiens. Vu le grand intérêt biogéographique et écologique des écosystèmes insulaires, on souhaiterait que toutes les îles françaises soient couvertes par de telles études, de façon à permettre ensuite, des synthèses plus générales.

R. PRODON

Laboratoire Arago
66650 Banyuls - sur - Mer.

CHINERY, M., 1976. « Insekten Mitteleuropas » (Les Insectes de l'Europe Centrale). Verlag Paul Parey, Hamburg et Berlin, 389 p. et 64 planches; 1 580 fig. dont 924 en couleurs.

Ce livre de détermination des Insectes, traduit de l'anglais — *A Field Guide to the Insects of Britain and Northern Europe* — et paru aux Editions Paul Parey, est une nouvelle contribution dans une série de guides déjà longue sur les Oiseaux, les Mammifères, les Papillons, les Poissons d'eau douce et marins, etc., série traduite dans de nombreuses langues européennes. Dans ce livre, une attention particulière est consacrée à de nombreux groupes souvent sous-représentés tels que Diptères,

Homoptères, Héteroïptères et Orthoptères. Coléoptères et Lépidoptères ne dominent pas la scène, comme c'est souvent le cas.

Dans l'introduction, nous trouvons un aperçu sur l'anatomie et la biologie ainsi que sur les techniques de la collection et de la préparation des Insectes. La clé pour les différents ordres (p. 50-56), avec des figures très didactiques, est très utile pour les débutants. Les planches en couleur sont d'une qualité exceptionnelle, d'une propreté et d'une finesse parfaites ce qui est particulièrement important pour les Hémiptères, Diptères et Hyménoptères. Les larves des différents groupes sont également prises en considération. De la page 357 à la page 365 se trouve un glossaire fort utile, comprenant une terminologie entomologique spécifique. Qu'il me soit permis de remarquer que, de plus en plus, se trouvent des glossaires explicatifs dans des ouvrages globaux, d'une évidente utilité. Cependant, est paru depuis, un Vocabulaire Systématique traitant exclusivement des Insectes : *Wörterbuch der Systematischen Zoologie : Insekten*, VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 377 p.

Le présent ouvrage ne peut cependant pas être utilisé pour une détermination allant jusqu'à l'espèce. Avec ses 924 figures en couleurs sont illustrées des espèces d'Insectes représentant un choix remarquable et permettant d'aller jusqu'aux familles ou super-familles de l'Europe Centrale élargie. Il serait souhaitable qu'une traduction française de ce « Field Guide » soit entreprise.

Armin HEYMER.

SINZ, R., 1974. « Lernen und Gedächtnis ». Gustav Fischer Verlag Stuttgart, 255 p. et 21 fig., ISBN 3-437-00153-1, UTB 358.

SINZ essaie dans son livre de donner un aperçu à la fois aux étudiants et à leurs professeurs des problèmes fascinants et hautement actuels de l'apprentissage et de la mémoire. Cependant, il se perd dès l'introduction dans une dialectique philosophique de Karl MARX et de F. ENGELS sans retrouver l'objectivité. Il écrit notamment « ... tout essai de valoriser le biologisme à l'aide des résultats et des méthodes de la cybernétique est scientifiquement insoutenable », et il fait référence surtout aux travaux russes bien que citant HASENSTEIN (1973), *Cybernétique biologique*. Sur les 29 livres cités à la fin de son livre de poche, 16 sont d'origine russe ou est-allemande, et l'auteur indique ainsi sa direction de pensée. Pour les éthologistes et psychologues avertis et attentifs, cette discussion de la problématique est intéressante. Pour quelqu'un qui voudrait s'initier sur le sujet, ce livre ne peut être recommandé du fait que trop peu de bibliographie internationale ait été prise en considération. Les deux livres traitant du même sujet et récemment parus :

- BUCHHOLTZ, Ch., 1973. *Das Lernen bei Tieren*, Gustav Fischer Verlag Stuttgart.
- RENSCH, B., 1973. *Gedächtnis, Begriffsbildung und Planhandlungen bei Tieren*, Verlag Paul Parey Berlin.

sont à notre connaissance, incontestablement les meilleurs à ce jour sur la problématique de l'apprentissage et de la mémoire, d'autant

plus que les deux auteurs renoncent à toute dialectique et se bornent à un exposé objectif des faits.

Dans le livre de SINZ, par ailleurs, de nombreuses fautes d'orthographe et d'impression persistent ce qui est regrettable, mais d'autres fautes auraient probablement pu être évitées, comme par exemple une abeille qui, 38 jours après sa sortie, serait encore capable d'effectuer une sorte de danse persistante et d'indiquer correctement l'angle solaire ! Il s'agit de 38 heures. En effet, une abeille débute son activité de butineuse seulement à partir du 25^e jour de sa vie dont la durée totale ne dépasse guère 4 à 6 semaines.

Armin HEYMER.

BAUMANN, H., Editeur, 1975. « Die Völker Afrikas und ihre traditionellen Kulturen - Teil 1 Allgem. Teil und südliches Afrika ». Franz Steiner Verlag Weisbaden, 815 p., 7 Fig. et 41 cartes.

Dans cette nouvelle édition, 14 auteurs au total ont coopéré et ont complètement remanié ce livre par rapport à la première édition (1940). La contribution de FLEISCHHACKER, Francfort — L'anthropologie des habitants d'Afrique — est à remarquer, car elle exprime un certain nombre d'idées nouvelles et originales. La contribution de SCHEBESTA sur les Pygmées est évidemment dépassée, et dans le chapitre important et intéressant d'Oswin KÖHLER sur l'histoire et les problèmes de la classification des langues africaines, les Pygmées sont également sous-représentés; en particulier, des idées récentes et nouvelles, exprimées par J.-P. HALLET (1973) — *Pygmy Kitabu*, ont complètement été laissées de côté ou ignorées.

Ce livre peut servir comme source d'information et de référence. Son prix est excessivement élevé.

Armin HEYMER.

OSCHE, G., 1976. « Evolution - Grundlagen, Erkenntnisse und Entwicklungen der Abstammungslehre ». Studio visuell, Verlag Herder Freiburg, 118 p., avec plus de 400 fig. en noir et blanc et en couleurs.

L'évolution des êtres organisés fait partie des sciences les plus fascinantes de la biologie. Elle nous montre, en effet, avec quelle multitude de formes les organismes ont contribué au développement de la vie. L'auteur a le mérite de nous présenter la théorie de l'évolution comme une synthèse des résultats des différents domaines de la biologie évolutive. G. OSCHE est un enseignant universitaire expérimenté et un maître de la didactique ce qui est confirmé par le choix des thèmes. Il nous apporte des exemples sur la signification et le devoir de l'évolution, des preuves incontestables concernant la théorie de la descendance; il traite de la recherche causale, de la génétique évolutive, de l'effet de la sélection, de l'écologie évolutive, de la formation spécifique et subs spécifique, de l'évolution transspécifique, des fossiles vivants, de la disparition des espèces et de l'irréversibilité, et nous amène enfin vers l'évolution culturelle de l'Homme.

Comme les autres volumes de la série « Studio visuel », le présent livre s'adresse en premier lieu aux élèves et professeurs des lycées et collèges et donne à un large public la possibilité de se familiariser avec les secrets de l'évolution de la vie.

Armin HEYMER.

JOGDEN, M. et P., 1975. « Farbe und Verhalten im Tierreich » (Couleurs et comportements dans le monde animal). Verlag Herder Freiburg, 168 p. avec 200 illustrations en couleur.

La couleur joue un grand rôle dans la vie de nombreux animaux. Elle sert à la protection et au camouflage de certains, d'autres sont ornés de colorations apparentes dont la signification est d'avertir, indiquant que ces animaux pourraient être toxiques, venimeux ou immangeables. Les couleurs ont aussi leur importance dans la communication intraspécifique entre partenaires d'un couple ou à l'intérieur des groupements sociaux.

Les 200 photographies en couleur, d'une qualité exceptionnelle (imprimées en Italie), nous apportent des exemples dans pratiquement tous les groupes animaux. Les nombreux exemples venant du domaine du mimétisme et de la mimèse, phénomènes toujours énigmatiques, sont particulièrement démonstratifs. A ce titre, il manque dans ce livre une indication concernant le mimétisme de construction connu chez quelques Insectes aquatiques, comme les Trichoptères par exemple (BOTOSANEANU, L., 1963, *Insecte architecti si constructori sub apa*, Bucarest Edit. Scientif.).

Dans le chapitre « Vêtements et maquillage chez l'Homme », les auteurs tentent un essai pour tenir compte de l'éthologie humaine, science se montrant de plus en plus en première ligne, mais cet essai a échoué et la nombreuse bibliographie à ce sujet n'a probablement pas été vue. Dans ce contexte, je me permets de signaler l'ouvrage d'Otto KOENIG (1975) — *Urmotiv Auge, Neuentdeckte Grundzüge menschlichen Verhaltens*, R. PIPER & Co. Verlag, Munich, 556 pp.). A la fin du livre figure une bibliographie sommaire de 35 titres, essentiellement composée d'ouvrages permettant au lecteur, si besoin est, d'aller plus en profondeur sur ce sujet proprement dit. Un petit glossaire explique quelques expressions utilisées dans le texte, mais il faut dire que ce glossaire est bien maigre et que le choix n'a pas été judicieux.

Néanmoins, cet ouvrage donne une introduction très remarquable grâce à son illustration excellente dans le domaine de l'importance et de la signification que peuvent avoir les couleurs et les formes dans le comportement animal.

Armin HEYMER.

EWER, R.F., 1976. « Ethologie der Säugetiere (Mammifères) ». Verlag Paul Parey, Berlin et Hamburg, 277 p., 26 fig., Balacron.

Avec son livre, EWER tendait à un rapprochement avec les disciplines voisines telles que la physiologie ou la psychologie. Supposons

qu'elle ait réussi. L'édition originale — *Ethology of Mammals*, Londres 1968 — est un travail mondialement connu. Or, depuis et surtout ces dernières années, la recherche sur le comportement des Mammifères a fait d'immenses progrès, en particulier la recherche *in natura*. Malheureusement, la présente édition ne tient pas compte de ces faits et correspond à l'état de nos connaissances en 1968, la bibliographie prise en considération ne dépassant pas 1966. Ceci est évidemment bien dommage.

Cependant, pour ceux qui ne connaissent pas ce travail, nous donnerons un rapide aperçu du contenu. Dans l'introduction, l'auteur explique un certain nombre de notions fondamentales de l'éthologie, le comportement expressif, les moyens de communication, et traite aussi, mais rapidement, l'alimentation. Dans les chapitres sur l'organisation sociale et le comportement territorial, l'auteur nous apporte des exemples choisis parmi les Rongeurs, les Lagomorphes, les Carnivores, les Pinnipèdes, les Herbivores, les Artiodactyles, les Périssodactyles, les Proboscidiens et les Primates. Ces derniers n'ont pas été traités convenablement et les exemples sont maigres par rapport aux représentants des autres groupes. Il me semble cependant que ceci est peut-être voulu, car la Primatologie étant devenue entre temps une science indépendante, nous disposons effectivement aujourd'hui d'un grand nombre de livres spécialisés sur les Primates. Les chapitres suivants sont consacrés au comportement de marquage olfactif, à la menace, l'apaisement, au comportement amical, à la parade nuptiale, l'accouplement, aux relations mère-enfant avec des exemples séparés pour les trois sous-classes des Monotremata, Marsupialia et Eutheria. Quelques idées sur le jeu et les théories éthologiques dans le comportement des Mammifères terminent ce volume.

Madame EWER est décédée à Pâques 1975 et il ne s'est trouvé personne acceptant de remanier entièrement cet ouvrage.

Nous devons considérer cette édition comme étant dédiée au souvenir de R. F. EWER qui a joué un rôle important dans le progrès des recherches sur le comportement des Mammifères.

Armin HEYMER.

DOUGLAS-HAMILTON, I. et O., 1976. "Among the Elephants". Collins and Harwell press, London. Traduction allemande : « Unter Elefanten. Ethologische Freilanduntersuchungen in Ostafrika ». R. Piper und Co. Verlag, München, 264 p., 99 fig. dont de nombreuses en couleur.

Elève de Niko TINBERGEN, l'auteur I. DOUGLAS-HAMILTON, soutenu plus tard par son épouse Oria, commença en 1965 ses études de terrain sur l'éthologie des Eléphants dans la Réserve du lac Manjara en Tanzanie. Il procéda d'une manière typiquement britannique, sans argent, sans aide matérielle, disposant uniquement d'une vieille Land-rover, il se rendit sur le terrain pour construire de ses propres mains, une hutte qui devint plus tard une station biologique.

Son premier travail consistait à photographier le plus grand nombre possible d'Eléphants, de préférence de face et les oreilles écartées, pour

constituer un fichier lui permettant d'identifier le maximum d'individus. Les oreilles et les défenses se prêtent assez bien à de telles fins. Il donna à ses Eléphants, des noms qualifiant et leur tempérament et leur comportement.

Les Eléphants de la Réserve du lac Manjara vivent en groupes familiaux de 5 à 18 têtes, parfois plus, guidés par une femelle expérimentée. Plusieurs de ces groupes familiaux peuvent de temps à autre se réunir en un troupeau plus important, mais ayant toujours des relations inter-familles et de parenté. Les mâles sexuellement mûrs ne fréquentent ces groupements que rarement, uniquement pour féconder une femelle en oestrus et pour repartir aussitôt. On n'a pu établir de lien véritable. Les grands groupes inter-familiaux sont fluctuants, ils se réunissent temporairement et se dispersent facilement. Le groupe de la famille est cependant indestructible. Le lien avec la mère est particulièrement étroit. Des veaux âgés de 7 ans têtent encore, alors que le puiné peut déjà avoir trois ans; des femelles, elles-mêmes déjà mères de trois veaux d'âges différents, maintiennent toujours un contact extrêmement étroit avec leur propre mère.

Pour obtenir des informations sur les rencontres journalières et les mouvements au jour le jour, l'auteur a essayé la méthode du radio-tracking dont les résultats ont été, selon ses propres termes, médiocres. La narcotisation était un problème car, un éléphant atteint par le fusil à seringue s'affaisse au bout de quelques minutes, et se voit immédiatement entouré par ses compagnons qui essayent de le soulever et de lui porter secours par tous les moyens possibles. Malgré ces difficultés, DOUGLAS-HAMILTON, à pied, en Landrover et plus tard, même en avion, a pu suivre quelques animaux des jours et des semaines et avoir ainsi une idée sur leurs territoires et leurs routes de migration.

Par ailleurs, les mêmes animaux ont servi à plusieurs autres expériences, dont les instruments ont été fixés en même temps que le radio-émetteur. Par exemple, une sonde thermique derrière l'oreille nous renseigne sur la température du sang veineux qui se situe toujours entre 35,4 et 36 °C. Par contre, la température du sang artériel varie beaucoup plus fortement, allant de 38 à 44,5 °C. Une telle augmentation de la température peut se produire très rapidement chez des animaux excités, par exemple. La différence de température entre le sang artériel à l'entrée des oreilles et le sang veineux à la sortie peut atteindre 9°. Tout semble indiquer que la fonction principale de ces grandes oreilles soit la régulation de la température de l'animal. Chez les animaux anesthésiés, il est important d'arroser leurs oreilles avec de l'eau pour éviter que l'animal ne puisse supporter les manipulations et en meure.

A l'exception des Torone-Sisters, quatre femelles irréductibles, attaquant toujours sans avertissement, l'auteur a pu durant de nombreuses années, établir des relations quasi personnelles avec ses Eléphants. Non seulement apprit-il à reconnaître les animaux individuellement, mais les Eléphants, eux aussi, ont appris à le reconnaître et se sont habitués à lui. Il pouvait circuler librement parmi eux, même à pied. Il a été ainsi le témoin de leurs comportements les plus intimes. Une personnalité

éminente était incontestablement la vieille femelle Boadicea, entretenant des relations particulières avec l'auteur et qui ne pouvait s'empêcher à chaque rencontre, de le saluer avec une pseudo attaque impressionnante, pour stopper son élan à quelques mètres seulement de lui puis faire demi tour avec un salut amical de la trompe. Le point culminant des relations réciproques avec l'auteur fut atteint par une autre femelle, immense, nommée Virgo qui s'intéressait particulièrement à DOUGLAS-HAMILTON et qui, à la fin, s'approcha si près pour le saluer de sa trompe, qu'elle se laissait groomer tranquillement par lui. En d'autres occasions, elle venait renifler la petite fille de l'auteur sans lui faire le moindre mal. Il doit être mentionné que les Eléphants se saluent souvent avec leur trompe qu'ils introduisent mutuellement dans leur bouche. Ce même comportement sert aussi à calmer un compagnon particulièrement excité. Tous ces exploits sont accompagnés de magnifiques et souvent passionnantes photographies en couleur.

Malheureusement, au cours des recherches, il devint nécessaire de tuer une des Torone-Sisters, car elle s'était lancée une nouvelle fois en une attaque directe contre l'homme, puis la Landrover, qu'elle avait complètement détruite.

Ce livre, après les travaux de Jane GOODALL sur les Chimpanzés et ceux de Hugo van LAWICK et Hans KRUGG sur les Hyènes, les Chacals et les Lycaons, est un témoignage par excellence sur la recherche éthologique sur le terrain pratiquée en Afrique de l'Est. Celui qui apporte suffisamment de patience et de courage arrive à mener une vie intime avec des sujets d'étude qui deviennent progressivement des personnalités dont il devient difficile de se séparer, car on arrive à un point où on les connaît mieux que les collègues de son propre laboratoire.

Armin HEYMER

Laboratoire d'Ecologie générale
4, avenue du Petit Château
91800 Brunoy.

© Masson, Paris, 1977.

Le Directeur de la Publication : J. SOYER

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957, n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Masson, éditeur, Paris — Dépôt légal : 4^e trimestre 1978 — N° d'ordre : 5055
Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP — Dépôt légal n° 583 — Décembre 1978
Printed in France. Commission paritaire : n° 22217

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des feuilles numérotées ne doivent pas excéder 20 pages, et seront présentés, en double exemplaire, sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Un sommaire en anglais doit figurer en début du texte, et deux résumés, l'un en français, l'autre en allemand à la fin du texte. Dans le cas d'un article en langue étrangère, un résumé sera dans la langue de l'article, l'autre en français. Ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177). Un titre courant (45 signes et espaces), pour haut de page doit être fourni.

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. & L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163.

PRUVOT, G., 1895a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, 3 (3) : 629-658.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales.

2) ILLUSTRATIONS.

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le nombre des Tableaux et Figures doit être réduit au maximum.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART.

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs qui doivent retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

Cinquante tirés à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXVII

YEAR 1977

PART I-C

CONTENTS

| | |
|--|-----|
| Jean-Jacques CORRE. Phytoecological study of the haline littoral environments in the Languedoc and in the Camargue. II. - Ecological groups from the edge of the lagoons of the Languedoc | 1 |
| L.-C. GENEST, J. GIBERT, J. MATHIEU and J. L. REYGRABELLET. Ecological and biometrical data on <i>Trichaphaenops cerdonicus</i> Abeille, from the french Jura (Coleoptera, Trechinae) | 51 |
| Giuseppe L. PESCE and Domenico MAGGI. <i>Acanthocyclops (Megacyclops) dussarti</i> n. sp. (Crustacea, Copepoda), a new cyclopid from subterranean phreatic waters of Greece | 77 |
| Francis BERNARD. Ants and environment in the Maures mountains | 83 |
| Xavier ESPALADER GELABERT. A description of the sexual stages of <i>Tapinoma pygmaeum</i> (Dufour, 1857) (Hymenoptera, Formicidae) | 119 |
| Roger FONS, Renée SABLE and René SIGARD. Some aspects of the glucidic and lipidic metabolism of two insectivora (Crocidurinae): <i>Suncus etruscus</i> (Savi, 1822) and <i>Crocidura russula</i> (Hermann, 1780) (Mammalia, Soricidae) | 129 |
| <i>Faunal and ecological records.</i> | |
| Renaud SAINT GIRONS and Roger FONS. A case of melanism in <i>Vipera aspis</i> from the Pyrenees | 145 |
| <i>Book reviews</i> | 147 |

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly