

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXVIII-XXIX ANNÉES 1978-1979 FASCICULE 28/29 (2-C)

SOMMAIRE

Jean-Pierre LUMARET. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. II. Analyse synécologique des répartitions	179
Monique DAUTA-DUPUY. Comportement parental et développement embryonnaire chez <i>Euborellia moesta</i> (Géné) (Dermaptère : Carcinophoridae)	203
Marc BLANCHETEAU et Jean-Pierre LUMARET. Observations préliminaires sur la vie et le comportement d' <i>Euborellia moesta</i> (Géné) (Dermaptère) en conditions d'élevage	211
Giuseppe Lucio PESCE. The first microparasellid from subterranean waters of Iran : <i>Microcharon raffaellae</i> n.sp. (Crustacea : Isopoda)	237
M.R. WARBURG, G. DEGANI and I. WARBURG. Ovoviviparity in <i>Salamandra salamandra</i> (L.) (Amphibia, Urodela) from Northern Israel	247
Bernard DEFAUT. Les populations d'Orthoptères du marais de Loumet (Pyrénées ariégeoises). Etude écologique et biocénotique	259
Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. IV. Dynamique de la végétation. Conclusions générales	291
<i>Analyses d'ouvrages</i>	315

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 tomatson, 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), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), M. PAVANS DE CECATY (Lyon, France), E. VIVIER (Lille, France).

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), 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), C. COMBES (Perpignan, France), C. 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 1979

	France	Etranger
Un an	240 FF	260 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	Etmi 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, AUTRICHE, GRECE, TURQUIE, YOUGOSLAVIE, MOYEN-ORIENT.	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, COLOMBIE, COSTA RICA, GUATEMALA, HONDURAS, NICARAGUA, PANAMA, SALVADOR.	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 XXVIII-XXIX ANNÉES 1978-1979 FASCICULE 28/29 (2-C)

SOMMAIRE

Jean-Pierre LUMARET. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. II. Analyse synécologique des répartitions	179
Monique DAUTA-DUPUY. Comportement parental et développement embryonnaire chez <i>Euborellia moesta</i> (Géné) (Dermaptère : Carcinophoridae)	203
Marc BLANCHETEAU et Jean-Pierre LUMARET. Observations préliminaires sur la vie et le comportement d' <i>Euborellia moesta</i> (Géné) (Dermaptère) en conditions d'élevage	211
Giuseppe Lucio PESCE. The first microparasellid from subterranean waters of Iran : <i>Microcharon raffaellae</i> n.sp. (Crustacea : Isopoda)	237
M.R. WARBURG, G. DEGANI and I. WARBURG. Ovoviviparity in <i>Salamandra salamandra</i> (L.) (Amphibia, Urodela) from Northern Israel	247
Bernard DEFAUT. Les populations d'Orthoptères du marais de Loumet (Pyrénées ariégeoises). Etude écologique et biocénotique	259
Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. IV. Dynamique de la végétation. Conclusions générales	291
<i>Analyses d'ouvrages</i>	315

 MASSON


Publication bimestrielle

**BIOGÉOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE
DES SCARABÉIDES COPROPHAGES
DU SUD DE LA FRANCE**

II. ANALYSE SYNÉCOLOGIQUE DES RÉPARTITIONS

par Jean-Pierre LUMARET

*Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul Valéry, B. P. 5043
34032 Montpellier Cedex*

ABSTRACT

An analysis of the faunal affinities among 731 sampling stations on a territory of 74 600 km² in the South of France along the Mediterranean shore, has resulted in a definition of faunal areas, which are assembled in faunal regions. This analysis of the affinities using the point correlation coefficient, allows one to conceive in a synthetic way the faunal complex of a large region and to point out the transition sectors through which the passage of one type of faunal complex to another occur. These complexes are outlined on a map, and their main aspects are analysed.

L'approche écologique de la répartition des Scarabéides coprophages montre que ceux-ci réagissent à de nombreux facteurs du milieu. Leurs réponses multiples tiennent compte de la diversité de ces variables écologiques et se traduisent par des modèles de distribution régionale très variés (LUMARET, 1978 b). Une analyse de la répartition d'une centaine d'espèces distribuées dans le sud de la France laisse déjà percevoir des peuplements différents selon que l'on considère les régions montagneuses ou les plaines, les régions calcaires ou cristallines, ou bien encore les territoires

soumis aux influences climatiques méditerranéenne, atlantique ou continentale, avec toutes les combinaisons possibles entre ces facteurs (LUMARET, 1978 a).

Les modes de passage d'un type de peuplement à un autre sont difficiles à cerner, et il est impossible, à partir des cartes dressées, de quantifier exactement chaque nuance. Il devenait de la sorte intéressant de chercher s'il était néanmoins possible de définir des limites précises entre ces différents types de peuplement puis de voir s'il existait, sur l'ensemble du territoire prospecté, des régions semblables ou tout au moins homologues dans leur composition faunistique.

Nous avons abordé ces questions en analysant les affinités faunistiques entre 731 stations retenues lors d'un échantillonnage systématique effectué sur un territoire de 74 600 km² situé à l'ouest du Rhône et compris entre le 45^e parallèle, la mer Méditerranée et le versant espagnol des Pyrénées (LUMARET, 1978 a et b). Très hétérogène, cette région constitue une zone d'étude exceptionnelle, car elle représente une zone carrefour où se retrouvent des espèces d'origines très diverses, en particulier ibériques, italiennes, méditerranéennes *sensu lato*, médio-européennes et nordiques.

I. — RICHESSE FAUNISTIQUE DE LA RÉGION ÉTUDIÉE

La richesse en espèces est fonction de l'étendue prospectée (JACCARD, 1908) et elle croît avec son logarithme (ROMELL, 1920 *in* BONNET, 1964). Dans un milieu relativement en équilibre, la proportion entre les différentes espèces peut être estimée par divers modèles mathématiques qui montrent tous que les espèces rares sont toujours les plus nombreuses. Lorsqu'on recense un petit nombre d'individus, les espèces les plus fréquemment représentées dans la population étudiée ont une forte probabilité d'être récoltées parmi les premières, les espèces rares s'ajoutant au fur et à mesure que croît le nombre des individus recensés. Il en est de même à l'échelle d'une région, la multiplication des stations augmentant la probabilité de capture d'espèces rares.

En ce qui concerne les Scarabéides coprophages, la répétition de relevés effectués à des moments différents de l'année dans les mêmes stations et le prélèvement exhaustif des individus rencontrés dans toutes les catégories possibles d'excréments avait pour but de s'approcher de ces conditions (LUMARET, 1978 b).

Si nous calculons les pourcentages de présence pour chacune des 103 espèces recueillies dans les 731 stations retenues (rapport

du nombre de stations où l'espèce est présente au nombre total de stations), et qu'on les regroupe en classes de 5 unités d'amplitude, on constate que 64 espèces sont présentes dans moins de 5 % des stations et qu'une seule se retrouve dans 45 % d'entre elles. Si nous définissons les espèces « communes » comme étant celles qui se retrouvent dans au moins 10 % des stations, nous constatons qu'elles représentent seulement 20 % du peuplement global (Tab. I). Beaucoup d'entre elles sont des ubiquistes d'origine médioeuropéenne mais quelques-unes cependant sont originales et plus propres au bassin occidental de la Méditerranée ou au sud-ouest de l'Europe (cas de *Geotrupes niger* Marsh. et de *Onthophagus punctatus* Ill. par exemple).

TABLEAU I

Fréquences des espèces les plus communes dans 731 stations prospectées.

ESPECES	Pourcentage des stations où l'espèce a été capturée	Classes de fréquences
<i>A. (Aphodius) fimetarius</i> (L.)	45,0	9
<i>Onthophagus joannae</i> Goljan	32,7	7
<i>Onthophagus lemur</i> (F.)	31,3	7
<i>Onthophagus vacca</i> (L.)	26,1	6
<i>Onthophagus grossepunctatus</i> Reitter	19,3	4
<i>Onthophagus coenobita</i> (Herbst)	18,6	4
<i>Onthophagus fracticornis</i> (Preysl.)	18,6	4
<i>A. (Colobopterus) erraticus</i> (L.)	17,2	4
<i>A. (Acrossus) luridus</i> (F.)	17,2	4
<i>A. (Orodalus) pusillus</i> (Herbst)	15,3	4
<i>A. (Calamosternus) granarius</i> (L.)	14,7	3
<i>Onthophagus punctatus</i> Ill.	13,2	3
<i>Onthophagus similis</i> (Scriba)	13,1	3
<i>Geotrupes niger</i> Marsh.	12,6	3
<i>Onthophagus nutans</i> Fabricius	12,6	3
<i>Geotrupes stercorarius</i> (L.)	12,0	3
<i>Onthophagus ovatus</i> (L.)	11,6	3
<i>Copris lunaris</i> (L.)	11,6	3
<i>Onthophagus furcatus</i> (F.)	10,2	3
<i>A. (Otophorus) haemorrhoidalis</i> (L.)	10,1	3
<i>Geotrupes stercorosus</i> (Scriba)	10,1	3

Les espèces communes constituent le fond du peuplement de la région couverte par notre étude. Toutefois leur définition n'implique pas nécessairement qu'elles aient la même distribution; c'est le cas de deux *Onthophagus* rencontrés dans un nombre égal de stations, *O. coenobita* (Herbst) et *O. fracticornis* (Preysl.) dont les aires de répartition s'excluent presque mutuellement et reflètent des réalités biologiques fort différentes (LUMARET, 1978 a).

Les *Onthophagus* dominent très largement le groupe des espèces communes, avec 52 % d'entre elles (11 espèces), tandis que les *Aphodius* n'en représentent que 28,5 % (6 espèces). Cette sur-représentation des *Onthophagus* n'est pas en rapport avec le nombre total d'espèces qu'ils représentent effectivement (au total 20), et elle se manifeste essentiellement au détriment des *Aphodius* (56 espèces capturées sur un total de 103) (Tab. II). Ces derniers constituent par ce fait même un réactif biologique extrêmement précieux pour caractériser les peuplements de Scarabéides coprophages car la multiplicité des espèces de ce genre lui permet de répondre avec précision à toutes les nuances morphologiques et climatiques de la région étudiée. Cette réponse se traduit en particulier au niveau stationnel par la présence ou l'absence de certaines espèces ou par des associations caractéristiques.

TABLEAU II

Richesse spécifique et fréquence des espèces communes pour les principaux genres rencontrés.

	GENRES				
	<i>Geotrupes</i>	<i>Onthophagus</i>	<i>Copris</i>	<i>Aphodius</i>	Divers
Nombre d'espèces capturées (total = 103)	8	20	3	56	16
Richesse spécifique des genres dans la région (en %) (= nombre d'espèces du genre / nombre total d'espèces dans la région)	7,7	19,4	2,9	54,3	—
Nombre d'espèces «communes» par genre (sur un total de 21 espèces)	3	11	1	6	0
$\frac{\text{Nombre d'espèces communes du genre}}{\text{Nombre total d'espèces du genre}} \times 100$ (en %)	37,5	55	33,3	10,7	0

II. — NOTIONS DE SECTEURS ET DE RÉGIONS FAUNISTIQUES

En biogéographie, les aires qui présentent entre elles de très grandes affinités dans leur composition faunistique et floristique ont été réunies en unités chorologiques de rang plus élevé. C'est ainsi que l'on a progressivement établi une hiérarchie entre les différents termes correspondant à chacune de ces unités, et que l'on a défini les empires (ou régions, selon les auteurs), les régions (ou provinces), les domaines, les secteurs et les districts (LEMÉE, 1967).

Une étude biogéographique fine effectuée sur une aire relativement restreinte, comme la région méditerranéenne française située à l'ouest du Rhône en ce qui nous concerne (LUMARET, 1978 b), nous impose une définition précise des termes usuels à utiliser, et ceci pour éviter toute confusion avec les mêmes termes employés par d'autres auteurs pour définir des aires de toute autre dimension.

La *station* est une surface où les conditions écologiques sont homogènes, et où en particulier la végétation, qui reflète le mieux ces conditions, apparaît uniforme (faciès homogène). Dans chacune des stations on pourra effectuer autant de *relevés* qu'il sera nécessaire, chacun d'entre eux étant défini comme un ensemble d'observations écologiques et faunistiques indépendantes. Les stations liées entre elles par une grande affinité faunistique pourront être regroupées en *secteurs faunistiques*, eux-mêmes regroupés en unités plus vastes, les *régions faunistiques*.

Comme il est aisé de le constater, l'échelle à laquelle nous nous sommes placé est disproportionnée par rapport aux concepts biogéographiques généraux qui ne recouvrent pas la même réalité. Il est par contre possible de rapprocher nos définitions de celles des phytoécologues qui travaillent dans un cadre régional (EMBERGER, 1930; MANIL, 1963; GODRON, 1963; GODRON *et al.*, 1968). Notre conception du relevé et de la station est très proche de celle de ces auteurs. En revanche notre manière d'appréhender les *secteurs* et *régions écologiques* diverge des notions de *secteurs* et *régions écologiques* développés par ces derniers, même si globalement, sur le terrain, nos limites recoupent en partie les leurs. En effet, notre approche du secteur et de la région s'effectue en partie *a posteriori*, à partir de la connaissance de l'ensemble du peuplement de chaque station. Leur approche est au contraire *a priori* et repose sur la superposition de cartes thématiques à la même échelle. De fait les régions écologiques, prises par GODRON *et al.* (1968) dans un sens plus restrictif que celui d'EMBERGER (1930), correspondent à des grandes étendues de pays soumises à un même macroclimat et occupées par une même végétation. Leurs limites sont déterminées par la coïncidence de 3 à 4 limites d'ordre géologique, climatique, hypsométrique et floristique (GODRON, 1963). Ces régions écologiques ont été ensuite subdivisées en sous-unités, les secteurs écologiques, définis par la coïncidence des limites de deux des quatre thèmes choisis.

Les nombreux recoupements entre ces limites et les nôtres reposent sur le fait que les Scarabéides coprophages réagissent significativement aux variables écologiques que ces auteurs ont prises en compte lors de la définition de leurs régions écologiques. C'est pourquoi nous avons utilisé cette particularité pour classer et ranger rationnellement nos stations de récolte (*cf. infra*).

III. — NOTION D’AFFINITÉ FAUNISTIQUE ET ORGANISATION DES SECTEURS FAUNISTIQUES

Chaque station est caractérisée par un spectre faunistique qui lui est propre et qui est le reflet de son microclimat, de son sol, de son degré d’ouverture, de son altitude, etc., l’ensemble étant soumis à des conditions macroclimatiques plus générales.

En principe, deux stations très proches géographiquement auront un peuplement très comparable et seront liées par une très grande affinité faunistique, si toutefois leurs conditions stationnelles sont également très voisines. Au contraire, si ces conditions sont très différentes, leur affinité risque d’être assez faible.

La comparaison des stations entre elles ne peut porter, en ce qui nous concerne, que sur la liste des espèces présentes respectivement dans chacune, et ne peut tenir compte de l’abondance relative des espèces, ainsi que nous l’avons déjà exposé (LUMARET, 1978 b). Aussi, avec ce critère présence-absence, deux espèces, l’une représentée par de nombreux individus et l’autre seulement par quelques-uns, auront le même « poids » dans les calculs.

Le spectre faunistique d’une station correspond à l’ensemble des espèces récoltées lors de relevés effectués à diverses périodes de l’année et dans tous les types d’excréments possibles. Nous éliminons théoriquement de ce fait l’effet aléatoire relatif aux facteurs « temps » et « nature de l’excrément », mais il est évident que ceci n’a pu être réalisé sur l’ensemble des 731 stations retenues, soit parce que nous n’avons effectué de relevés qu’en une seule saison, soit parce que, lors de nos différents passages, tous les excréments possibles n’étaient pas représentés, et ainsi une part impondérable d’imprécision entachera certaines de nos données.

Plusieurs techniques peuvent être utilisées pour évaluer les affinités entre les stations et permettre de la sorte la constitution de secteurs faunistiques. Nous citerons parmi les plus communes l’analyse factorielle des correspondances (CORDIER, 1965) ou la méthode de classification par les nuées dynamiques (DIDAY, 1971).

Nous avons préféré l’emploi d’une autre méthode consistant à calculer directement à l’aide d’un indice la ressemblance spécifique entre les stations prises 2 à 2.

Le choix d’un indice est assez délicat car il en existe de nombreux, ainsi qu’en témoigne une abondante littérature que l’on trouve bien résumée dans les travaux de BONNET (1964), CANCELLA DA FONSECA (1966), SOUTHWOOD (1966) ou de PEET (1975).

Nous avons utilisé le coefficient de corrélation de point, dérivé du coefficient de corrélation de Bravais-Pearson, pour tenir compte du critère présence-absence des espèces. Il permet d'analyser chaque station dans un contexte faunistique global car toutes les espèces sont prises en compte dans le calcul, même celles qui manquent dans les deux stations comparées mais qui existent ailleurs dans la région.

Sa formulation est la suivante, avec la correction de continuité de Yates :

$$\Phi = \pm \frac{|ad - bc| - \frac{N}{2}}{(a + b)(a + c)(c + d)(b + d)}$$

où :

a = nombre d'espèces communes aux stations A et B;

b = nombre d'espèces présentes uniquement dans A;

c = nombre d'espèces présentes uniquement dans B;

d = nombre d'espèces absentes de A et de B, mais présentes dans d'autres stations;

$N = a + b + c + d$ = nombre total d'espèces présentes dans la région.

Φ est compris entre -1 et $+1$. Ce coefficient de corrélation de point est lié au χ^2 à un degré de liberté par la relation $\chi^2 = N\Phi^2$ (BONNET, 1964). Ainsi le seuil de signification de Φ pour le risque 0,05 est $\sqrt{3,84/N}$.

Les valeurs voisines de zéro caractérisent l'indépendance de A et de B.

Lorsque Φ est positif et a une valeur qui dépasse un seuil qui dépend de N, A et B présentent une affinité faunistique.

Lorsque Φ est négatif, A et B sont incompatibles.

Après le calcul de tous les coefficients d'affinité entre les stations prises 2 à 2, celles-ci peuvent être regroupées en noyaux d'affinité qui constituent chacun un secteur faunistique. A cette occasion nous avons utilisé pour nos regroupements la méthode des polygones inscrits décrite par BONNET (*loc. cit.*) et reprise par DAGET (1976).

La comparaison simultanée des affinités faunistiques de 731 stations prises 2 à 2 sur le critère présence-absence de 103 espèces n'a pu être possible directement sans dépasser les capacités de mémoires disponibles de l'ordinateur utilisé (1), et même dans

(1) Traitement effectué en langage APL/360; programmation sur terminal IBM 2741 couplé à l'ordinateur Mitra 15 CII du Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques Louis EMBERGER à Montpellier. Nous tenons à remercier à cette occasion M. M. GODRON, Directeur, pour ses facilités d'accès au matériel de traitement des données du C.E.P.E., et M. P. DAVID pour son aide au Centre de calcul.

ce cas l'exploitation fine d'une matrice de taille $[731 \times 731]$ aurait été fort délicate. Aussi avons-nous préféré ne traiter à la fois qu'un nombre plus restreint de stations, mais judicieusement regroupées en tenant compte des limites des secteurs écologiques tracées par les phytécologues du C.E.P.E. (*in* Atlas régional du Languedoc-Roussillon, 1969) qui intègrent déjà une partie des diverses variables agissant sur la distribution fine des Scarabéides coprophages (LUMARET, 1978 b). Des groupes d'une centaine de stations appartenant à un *secteur écologique* donné et à au moins tous les secteurs qui lui sont adjacents ont été constitués et les affinités fau-

TABLEAU III
Liste des secteurs faunistiques.

1.	Aubrac	25D.	Pays de Limoux
2.	Gévaudan	26A.	Corbières occidentales
3.	Margeride	26B.	Corbières orientales
4.	Vallée du lot	26C.	La Clape
5.	Cévenne vivaroise	27.	Plaine du Roussillon
6A.	Massif du Lozère	28A.	Vallée de l'Agly
6B1.	Aigoual et Lingas	28B.	Massif du Fenouillèdes
6B2.	Bougès	29A.	Plateau de Sault
6B3.	Can de l'Hospitalet	29B.	Quérigut
6C.	Hautes vallées cévenoles	30.	Capcir
6D.	Bordures cévenoles	31A.	Monts de Cerdagne
6E.	Massif du Liron	31B.	Plaine de Cerdagne
6F.	Couloir vignais	32A.	Conflent (soulane)
7A.	Causse de Sauveterre	32B.	Vallée de la Têt
7B.	Causse Méjean	32C.	Massif du Canigou (ubac)
7C.	Causse Noir	33.	Les Aspres
7D.	Gorges du Tarn et de ses affluents	34A.	Massif du Canigou (soulane)
8A.	Causse du Larzac	34B.	Vallée supérieure du Tech
8B.	Causse de Blandas	34C.	Vallespir (ubac)
9A.	Garrigues du Montpelliérais	34D.	Haut Vallespir
9B.	Montagne de la Gardiole	35A.	Monts des Albères
10.	Bassin d'Alès	35B.	Banyuls
11A.	Bas Vivarais	36.	Sidobre
11B.	Haut Vivarais	37.	Monts de Lacaune
11C.	Vivarais	38A.	Plaine d'Albi
11D.	Monts du Devès et du Velay	38B.	Collines de l'Albigeois
12A.	Bagnolais	38C.	Plaine de Castres
12B.	Garrigues de l'Uzègeois	39.	Chaîne du Plantaurel
13.	Costière	40.	Monts St-Barthélémy
14A.	Petite Camargue	41.	Lézou
14B.	Camargue	42.	Causse du Comtal
15A.	Plaines littorales et sub-littorales	43.	Causse de Séverac
15B.	Dunes littorales	44.	Palanges
16.	Basse plaine de l'Hérault	45.	Ségalas
17A.	Monts de Mare	46A.	Contrefort nord du Larzac
17B.	Escandorgue	46B.	Contrefort occidental du Larzac et bassin de la Dourdou
17C.	Bassin du Lodévois	47.	Causse de Gramat
18.	Espinouse	48.	Causse de Limogne
19.	Sillon de l'Orb et du Thoré	49.	Les Gras
20.	Piémont du Biterrois	50.	Plaine de Privas et Coiron
21.	Plaines du Narbonnais et du Biterrois	51.	Plaine de Valence
22A.	Haut Minervois	52.	Basse vallée du Rhône
22B.	Bas Minervois	53.	Alpilles
23A.	Montagne Noire occidentale	54.	Crau
23B.	Montagne Noire orientale	55.	Empurdan
23C.	Montagne Noire centrale	56.	Bordures de l'Empurdan
24.	Carcassès	57.	Sierra del Grao
24A.	Plaine du Lauragais	58.	Cerdagne, Sierra del Cadi et Sierra Caballera
25B.	Razès	59.	Sillon du Ter et du Llobregat
25C.	Lauragais	60.	Sierra del Monsent et massif du Lluent
		61.	Sierra de Oden et massif de Cuitsès

nistiques calculées entre chacune des stations prises 2 à 2. En fonction des résultats obtenus nous avons procédé à des regroupements de stations, *formant les secteurs faunistiques*; nous avons procédé ainsi de proche en proche et tracé les limites de 100 secteurs faunistiques couvrant une surface globale d'environ 74 600 km². Leur liste est donnée dans le tableau III.

Les limites des secteurs faunistiques recouvrent celles des secteurs écologiques lorsque les caractères structuraux de ces derniers sont bien tranchés. Ainsi les différents Causses, bien délimités en tant que secteurs écologiques, le sont de même comme secteurs faunistiques. La méthode utilisée est suffisamment précise pour individualiser le secteur des Gorges qui séparent les différents Causses.

Par contre nous avons scindé en 3 entités bien distincts le secteur écologique dénommé par les phytoécologues « Aigoual et Bougès » et avons individualisé le secteur faunistique de l'Aigoual et du Lingas (6 B 1), séparé du secteur faunistique du Bougès (6 B 2) par celui de la Can de l'Hospitalet (6 B 3).

Au contraire nous avons regroupé ailleurs plusieurs secteurs écologiques en un seul secteur faunistique. C'est le cas par exemple de petites sous-unités écologiques de la zone littorale que nous avons rattachées au secteur faunistique des plaines littorales et sublittorales (15 A) car les affinités entre toutes les stations de cette zone sont très élevées.

Les secteurs faunistiques constitués à partir du regroupement des stations permettent un premier partage fort précis de l'espace, mais il est encore incomplet d'un point de vue biogéographique car il ne traduit pas encore les affinités de peuplement.

IV. — ORGANISATION DES RÉGIONS FAUNISTIQUES ET AFFINITÉS DE PEUPEMENT

On peut établir la liste des espèces présentes dans un secteur faunistique donné en faisant la synthèse des listes constituées pour chaque station participant au secteur. Nous avons procédé de la sorte pour tous les secteurs faunistiques et calculé à l'aide du coefficient de corrélation de point les affinités entre les secteurs pris 2 à 2, constituant alors une seule et même matrice d'affinité pour l'ensemble du territoire prospecté. Les régions faunistiques sont établies sur la base du regroupement de plusieurs secteurs.

TABLEAU IV

Valeurs des affinités entre plusieurs secteurs du nord du Languedoc regroupés en régions faunistiques.

REGIONS	MONTAGNES CRISTALLINES DU MASSIF CENTRAL					CAUSSES			Secteur de transition	COLLINES ET VALLEES		
SECTEURS	2	3	6 A	6 B 2	6 B 1	7 A	7 B	7 C	6 B 3	11 B	6 C	6 E
2	100											
3	85	100										
6 A	57	69	100									
6 B 2	35	47	61	100								
6 B 1	32	46	48	48	100							
7 A	-07	-05	01	05	24	100						
7 B	-13	-10	02	03	10	54	100					
7 C	-03	-01	03	03	20	65	58	100				
6 B 3	13	09	19	19	12	45	39	44	100			
11 B	-04	-06	-07	01	16	36	29	36	43	100		
6 C	-07	-03	08	10	15	39	35	26	50	47	100	
6 E	-06	05	12	13	18	31	21	36	33	40	43	100

Deux extraits de cette matrice sont figurés dans les tableaux IV et V. Le tableau IV regroupe les valeurs des affinités entre plusieurs secteurs du nord du Languedoc tandis que le tableau V correspond à des secteurs de la zone littorale.

L'extrait de matrice figuré dans le tableau IV montre comment nous avons individualisé 3 régions faunistiques :

— la première correspond aux *montagnes cristallines du sud du Massif central*, et comprend le Gévaudan (secteur 2), la Margeride (3), le mont Lozère (6 A), le Bougès (6 B 2) et les massifs de l'Aigoual et du Lingas (6 B 1);

— la seconde région regroupe les *Causse*s, avec le causse de Sauveterre (7 A), le causse Méjean (7 B) et le causse Noir (7 C);

— la troisième regroupe des *collines et des petits bassins* et correspond aux hautes vallées cévenoles (6 C), au Haut Vivarais (11 B) et au massif du Liron (6 E).

On doit noter que le secteur de la Can de l'Hospitalet (6 B 3) ne s'intègre à aucune de ces régions tout en présentant une forte affinité positive aussi bien pour les Causse s que pour la région des collines et petits bassins. Ce secteur intermédiaire entre deux

régions faunistiques constitue ce que nous appelons un *secteur de transition*.

Le tableau V montre de la même manière les regroupements qui ont été réalisés au niveau de la zone littorale.

L'analyse complète de la matrice d'affinité entre tous les secteurs permet d'individualiser de cette façon 12 régions faunistiques auxquelles jouxtent un certain nombre de secteurs de transition.

TABLEAU V

Valeurs des affinités entre plusieurs secteurs du littoral du Languedoc, regroupés en régions faunistiques.

REGIONS	EMERGENCES LITTORALES				PLAINES LITTORALES ET SUB-LITTORALES						DUNES
SECTEURS	13	9B	26C	22B	15A	20	21	26B	27	28A	15B
13	100										
9B	52	100									
26C	44	44	100								
22B	42	42	49	100							
15A	35	30	18	25	100						
20	31	36	21	16	44	100					
21	26	30	18	25	51	45	100				
26B	27	31	25	36	40	54	52	100			
27	21	25	22	34	41	51	59	56	100		
28A	08	10	03	32	37	34	37	42	35	100	
15B	17	19	-02	22	25	-09	01	07	04	-06	100

Pour symboliser les affinités entre les secteurs nous avons attribué à chaque région une couleur particulière. Les secteurs aux couleurs franches constituent les noyaux de regroupement des régions, tandis que les secteurs de transition sont représentés par des bandes alternes dont les couleurs rappellent les régions auxquelles ils sont affiliés. C'est ainsi que, pour reprendre les données du tableau IV, les montagnes cristallines du sud du Massif central ont été figurées en brun, les Causses en orange, les collines et petits bassins en mauve; l'affinité de la Can de l'Hospitalet pour les deux régions faunistiques précédentes a été symbolisée par des bandes alternes oranges et mauves (carte hors-texte, au 1/1 000 000).

Les 12 régions faunistiques issues de la matrice d'affinité sont les suivantes :

- les dunes littorales (en jaune sur la carte);
- les plaines littorales et sub-littorales (vert clair);
- la Camargue (rose);
- les émergences situées au-dessus des plaines littorales (bleu foncé);
- les garrigues (bleu clair);
- les causses et les secteurs assimilés (orange);
- les secteurs atlantiques, scindés en une sous-région de plaine (brun) et une sous-région de montagne (brun ha-churé);
- le Quercy et les Ségalias (vert kaki);
- les montagnes cristallines du sud du Massif central (mar-ron);
- les hautes montagnes pyrénéennes (rouge);
- les vallées et les petits bassins (mauve);
- la région des Albères et de Banyuls (vert foncé).

V. — ASPECTS DU PEUPLEMENT DES RÉGIONS FAUNISTIQUES

La différenciation de 12 régions faunistiques bien individualisées reflète l'influence de plusieurs facteurs sur la distribution des Scarabéides coprophages dont les principaux sont la nature du sol, le relief, la durée de la période de sécheresse estivale, la température, le degré d'ouverture des stations, la nature de la végétation et l'importance relative des cultures, l'intensité de l'élevage.

1) LES PLAINES LITTORALES ET SUB-LITTORALES.

Cette vaste région, qui s'étend sur plus de 200 kilomètres, est caractérisée par une végétation ouverte et par un sol humide en profondeur, qui en principe sont en climat méditerranéen autant de facteurs favorables au développement d'importantes communautés de Scarabéides coprophages; cependant l'élevage insignifiant et l'importance des surfaces occupées par les cultures constituent de puissants facteurs limitants et la faune y est en définitive relativement pauvre (43 espèces au total).

Le fond du peuplement est constitué par *Onthophagus punctatus* Ill., *O. lemur* F., *O. vacca* (L.) (forme claire), *O. coenobita* (Herbst) et *O. opacicollis* Orb. qui se retrouvent dans tous les secteurs faunistiques constitutifs de la région. Les secteurs les plus humides sont occupés préférentiellement par des Onthophages comme *O. taurus* Schreb., *O. ruficapillus* Brullé et *O. nuchicornis* (L.), et par quelques espèces de grande taille comme *Geotrupes spiniger* Marsh. et *Bubas bubalus* (Ol.) qui ont besoin de sols meubles et humides pour creuser leurs terriers.

2) LA CAMARGUE.

Cette région faunistique regroupe la Camargue proprement dite et la petite Camargue. Sa richesse en coprophages est due à l'ancienneté de l'élevage et à la diversité des conditions stationnelles. Ainsi dans les stations les plus sèches on trouve en abondance *O. punctatus* Ill., tandis que dans celles au sol profond et humide en profondeur on rencontre *O. ruficapillus* Brullé, *A. (Colobopterus) scrutator* (Herbst) et *A. (Colobopterus) erraticus* (L.) qui sont des espèces qui évitent normalement les zones affectées par une longue période de sécheresse estivale.

La région faunistique de la Camargue abrite également en quelques stations des espèces devenues fort rares en France continentale, comme *Onitis belial* F., *Bubas bubalus* (Ol.) mêlé à *Bubas bison* (L.) et *Scarabaeus sacer* L. dont une série a été récemment capturée (MORETTO, 1977) et que nous avons trouvé également par la suite.

3) LES DUNES LITTORALES.

Ce secteur constitue à lui seul une région faunistique aux limites fort bien tracées. L'espèce caractéristique en est *Scarabaeus semipunctatus* (F.) que l'on ne trouve que dans les dunes (LUMARET, 1978 b) et qui y pullule parfois. Cette région constitue une zone dont l'équilibre est très fragile car elle n'est constituée que par l'étroite bande de terres située entre la mer et les étangs littoraux, cet espace naturel étant en constante diminution par suite d'une urbanisation mal contrôlée.

4) LES ÉMERGENCES SITUÉES AU-DESSUS DES PLAINES LITTORALES.

Les petits secteurs de la Costière du Gard (secteur 13), de la Gardiole (9 B), de la Clape (26 C) et du Bas-Minervois (22 B) sont

liés entre eux par une très forte affinité (Tab. V) qui permet de les retrancher des plaines littorales qui les entourent. Il s'agit pour certains d'anciens promontoires qui émergeaient lors de la transgression pliocène qui a noyé tout le Bas-Languedoc et une partie du golfe du Roussillon (DEMANGEON, 1959). Le peuplement actuel ne relève pas de cette période, mais l'opposition qui s'est établie entre ces milieux souvent arides et caillouteux et les plaines côtières aux sols profonds et humides explique cette différence. Les conditions édaphiques et hydriques y ont sélectionné quelques espèces particulièrement bien adaptées à la sécheresse du climat et du sol, comme *Onthophagus punctatus* qui en est l'espèce la plus commune.

5) LES GARRIGUES.

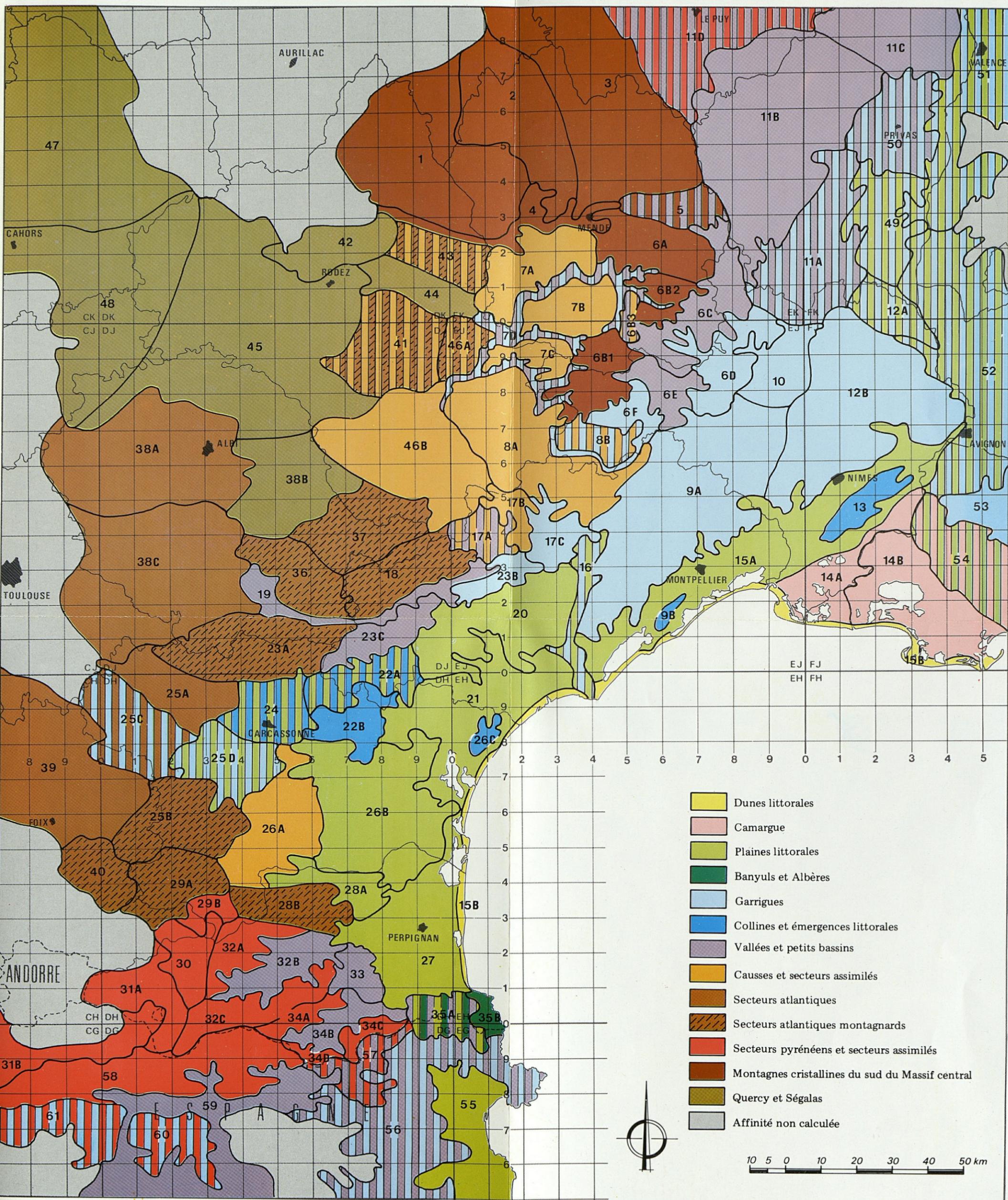
Cette région faunistique, figurée en bleu clair sur la carte hors-texte, est riche à la fois en espèces et en individus. Nous y avons dénombré 55 espèces, dont toutes celles qui sont adaptées à des sols secs et à une période plus ou moins longue de sécheresse estivale.

Parmi les espèces caractéristiques, on peut relever *Euonitellus fulvus* (Goeze), *Sisyphus schaefferi* (L.), *Scarabaeus laticollis* L., *Copris hispanus* (L.), *Onthophagus punctatus* Ill., *O. furcatus* (F.), *O. lemur* (F.), *A. (Acrossus) luridus* (F.), *A. (Aphodius) fime-tarius* (L.) et *A. (Calamosternus) granarius* (L.).

Cette région des garrigues peut être scindée en deux sous-ensembles, composés l'un du Montpelliérais (secteur 9 A) associé au Lodévois (17 C) et à la Montagne Noire orientale (23 B), et l'autre des garrigues de l'Uzègeois (12 B) auxquelles se rattachent les bordures cévenoles (6 D), le bassin d'Alès (10) et le couloir viganais (6 F) (LUMARET, 1977).

Copris hispanus (L.) caractérise le sous-ensemble du Montpelliérais, tandis que le peuplement de l'Uzègeois marque une transition entre les garrigues typiquement méditerranéennes et celles plus continentales ou même méditerranéo-montagnardes. C'est ainsi que *C. hispanus*, qui occupe tout le sud de l'Uzègeois est remplacé au nord d'Uzès par *C. lunaris* qui est une espèce médioeuropéenne. Les secteurs plus froids et plus humides rattachés à ce deuxième sous-ensemble voient également apparaître *Geotrupes mutator* Marsh.

Le peuplement méditerranéen des garrigues bute au nord-ouest sur les contreforts des Causses (montagne de la Séranne), la vallée de la Vis (6 F) constituant une zone de pénétration très importante de la faune méditerranéenne vers les secteurs voisins.



DESSIN : B. DARRAS
 LABORATOIRE DE ZOOGÉOGRAPHIE
 UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

LIMITES ET AFFINITÉS DES SECTEURS FAUNISTIQUES

IMPRIMERIE DE RECHERCHE UNIVERSITÉ PAUL VALÉRY - MONTPELLIER III

6) LES CAUSSES ET LES SECTEURS ASSIMILÉS.

Cette région, figurée en orange sur la carte hors-texte abrite à elle seule environ 60 % de toute la faune des Scarabéides coprophages du sud de la France.

Le peuplement y est extrêmement homogène, avec 23 espèces communes à tous les secteurs des Causses et aux Corbières occidentales (26 A) qui leurs sont rattachées faunistiquement; 6 espèces supplémentaires sont également présentes dans presque tous les secteurs.

On peut individualiser trois sous-ensembles :

- les Grands Causses, avec le Sauveterre (7 A), le Méjean (7 B) et le causse Noir (7 C);
- le Larzac (8 A) et ses satellites : Escandorgue (17 B) et contreforts du Larzac (46 B);
- les Corbières occidentales (26 A).

Les communautés de coprophages des Grands Causses s'organisent autour de la présence en peuplement pur de *Copris umbilicatus* Ab. de P., tandis que les autres causses ont des peuplements mixtes *C. umbilicatus* - *C. lunaris*. Le Larzac, plus boisé, moins haut et plus humide que les autres causses dans sa partie la plus occidentale soumise à l'influence atlantique, voit apparaître *Geotrupes pyrenaicus* Charp. Au contraire sa partie la plus méridionale et la plus chaude, la plus aride aussi, reçoit des apports de faune venus des Garrigues à travers la vallée de la Vis (secteur 6 F), comme *Onthophagus furcatus* (F.), *O. maki* (Ill.), ou *O. amyntas* (Ol.).

Les Corbières occidentales se séparent très nettement des secteurs adjacents et sont rattachées faunistiquement aux secteurs des Causses, bien qu'on n'y trouve pas certaines espèces comme *Copris umbilicatus*. La nature des roches où dominent des calcaires jurassiques et crétacés, le modelé du sol et son mode de drainage, l'altitude sont autant de facteurs dont la conjonction est déterminante pour expliquer les analogies de peuplement. Toutefois ce secteur abrite également des espèces qui lui sont propres par rapport aux Causses et qui pour la plupart participent plutôt à des communautés de peuplement de régions plus humides ou plus basses. Leur présence est due à un contact direct, d'une part entre les Corbières occidentales et la plaine littorale et d'autre part entre celles-ci et des secteurs à peuplement mixte garrigues-plaine littorale comme les Carcassès (secteur 24) ou le pays de Limoux (25 D) (cf. carte hors-texte). Ces espèces propres sont les suivantes : *Typhoeus typhoeus* (L.), *Onthophagus opacicollis* Orb., *A. (Colobopterus) scrutator* (Herbst), *Aphodius (s.str.) scybalarius* (F.),

A. (Agrilinus) constans Duft., *A. (Bodilus) immundus* Creutz. et *A. (Niatius) lividus* (Ol.).

7) LES MONTAGNES CRISTALLINES DU SUD DU MASSIF CENTRAL.

Cette région faunistique est constituée par l'Aubrac (secteur 1), le Gévaudan (2), la Margeride (3) et par une suite de petits massifs disposés en enfilade : mont Lozère (6 A), Bougès (6 B 2), Aigoual et Lingas (6 B 1).

43 espèces au total participent au peuplement de cette région, dont une partie présente une distribution euro-sibérienne. Deux sous-ensembles faunistiques s'individualisent nettement, constitués l'un par l'Aubrac, le Gévaudan et la Margeride, l'autre par le Bougès, l'Aigoual et le Lingas, tandis que le mont Lozère en assure la transition naturelle.

Le premier sous-ensemble est assez pauvre en espèces. Il est caractérisé par une faune que l'on retrouve dans tous les massifs où la température moyenne annuelle est basse : *Geotrupes stercorarius* (L.), *G. stercorosus* (Scriba), *G. pyrenaeus* Charp., *Onthophagus joannae* Goljan, *O. fracticornis* (Preysl.), *A. (Acrossus) rufipes* (L.) pour les espèces les plus communes.

A partir du mont Lozère apparaissent des espèces comme *Copris lunaris* (L.), *Onthophagus lemur* (F.) et *A. (Nialus) contaminatus* (Herbst) qui traduisent déjà une nette influence méditerranéo-montagnarde. Elle se précise au niveau des massifs les plus méridionaux (Aigoual et Bougès) où l'on trouve déjà *Scarabaeus laticollis* L. et *Onthophagus furcatus* (F.), tandis que *O. lemur* devient commun.

8) LA RÉGION ATLANTIQUE.

Cette région faunistique, représentée en brun sur la carte hors-texte, couvre une vaste zone située à l'Ouest des secteurs précédents. On peut y individualiser deux sous-ensembles :

— les secteurs atlantiques de plaine (en brun uni sur la carte), qui correspondent à la plaine d'Albi (38 A), la plaine de Castres (38 C), au Lauragais (25 A) et aux contreforts du Plantaurel (39);

— les secteurs atlantiques montagnards (en brun surchargé avec des tirets), qui regroupent le Sidobre (36), les monts de Lacauze (37), l'Espinouse (18), le plateau de Sault (29 A) et les Fenouillèdes (28 B).

Les secteurs atlantiques de plaine sont caractérisés par une faune pauvre et peu diversifiée comprenant 35 espèces seulement

dont *Copris lunaris* (L.), *Onthophagus taurus* (Schreb), *O. ovatus* (L.) et *Aphodius* (*s. str.*) *fimetarius* (L.). L'humidité du sol y permet l'implantation d'espèces que l'on ne rencontre normalement qu'en montagne dans les autres zones soumises à l'influence méditerranéenne : *A. (Colobopterus) erraticus* (L.), *A. (Colobopterus) scrutator* (Herbst), *A. (Otophorus) fossor* (L.) et *A. (Acrossus) rufipes* (L.).

Les secteurs atlantiques montagnards ont une faune plus diversifiée (55 espèces) qui se traduit, par rapport aux secteurs de plaine, par la disparition de quelques espèces thermophiles et surtout par l'apparition de très nombreuses autres espèces. Ainsi on compte 6 espèces de *Geotrupes* en montagne contre 3 en plaine : *G. mutator* Marsh., *G. niger* Marsh., *G. stercorarius* (L.), *G. spiniger* Marsh., *G. stercorosus* (Scriba), *G. pyrenaeus* Charp.. Parmi les *Onthophages* *O. ovatus* (L.) se raréfie au profit d'*O. joannae* Goljan, et on note l'apparition d'*O. similis* Scriba, *O. fracticornis* (Preysl.) et *O. nutans* Fab.; la forme mélanique d'*O. vacca* (variété *sublineolatus* Muls.) devient prépondérante dans ce sous-ensemble faunistique par rapport à la forme claire de plaine.

9) QUERCY ET SÉGALAS.

Cette région faunistique, située au nord des secteurs atlantiques, apparaît très pauvre par rapport aux autres régions (23 espèces), sans doute à cause de ses caractéristiques édaphiques et climatiques. Le peuplement en Scarabéides est marqué par la présence de quelques espèces dominantes qui préfèrent les sols lourds ou humides, comme *Geotrupes mutator* Marsh., *G. spiniger* Marsh. ou *Copris lunaris* (L.).

La fréquence élevée d'*Onthophagus fracticornis* par rapport à *O. similis*, ainsi que l'absence d'*O. opacicollis*, dénotent l'existence d'un climat assez froid et humide que l'on peut également mettre en évidence par la capture à basse altitude d'*A. (Acrossus) rufipes* (L.) et *A. (Colobopterus) scrutator* (Herbst), ainsi que par la présence exclusive de la variété mélanique d'*O. vacca* (L.) (variété *sublineolatus* Muls.).

10) LA RÉGION PYRÉNÉENNE.

Les massifs de la chaîne pyrénéenne sont caractérisés par un peuplement de haute montagne où dominant *Geotrupes stercorarius* (L.), *Onthophagus joannae* Goljan, *O. fracticornis* (Preysl.), *A. (Otophorus) fossor* (L.), *A. (Otophorus) haemorrhoidalis* (L.), *A. (Acrossus) depressus* (Kug.) et *Aphodius* (*s. str.*) *fimetarius* (L.).

A. depressus est représenté dans la grande majorité de nos relevés par la variété *caminiarius* Fald., aux élytres noirs, qui apparaît comme la forme dominante aussi bien en France qu'en Espagne (PAULIAN, 1959; BAGUENA CORELLA, 1967). La forme type, à élytres brun-rouges, est très rare en France continentale mais semble pourtant relativement fréquente dans les Pyrénées et le massif du Canigou où nous l'avons rencontrée à plusieurs reprises à des altitudes dépassant généralement 1 400 m, en mélange avec la variété *caminiarius*.

L'extrême diversité des secteurs constitutifs de cette région faunistique peut se mesurer par la faiblesse relative du nombre d'espèces communes à presque tous les secteurs (5, sur un total de 48 espèces) et par le nombre important d'espèces rares (28 espèces) dont l'arrangement permet de répondre à toutes les nuances climatiques de ces différents secteurs (influences méditerranéennes, montagnardes *sensu stricto*, orientation des versants...).

L'exposition des versants constitue l'un des facteurs importants qui modifient le plus les peuplements. Ainsi les secteurs du haut Vallespir (34 C et 34 D), en exposition nord, présentent un peuplement typiquement montagnard tandis qu'en versant sud (secteur 57, Sierra del Grao, en Espagne) on observe à la même altitude la remontée d'espèces de moyenne montagne (par exemple présence d'*O. fracticornis* en versant nord et d'*O. similis* en versant sud).

11) LES ALBÈRES ET LE SECTEUR DE BANYULS.

Situés à l'extrême prolongement de la chaîne pyrénéenne, les secteurs des Albères (35 A) et de Banyuls (35 B) forment une entité remarquable par leur composition et leur arrangement faunistique.

Le secteur de Banyuls, chaud et sec, au sol schisteux, est relativement pauvre en espèces et on peut le caractériser par l'association *Thorectes albarracinus* Wagner-*Onthophagus opacicollis* Orb.

L'arrière pays de Banyuls, avec le massif des Albères, est au contraire une zone à la faune diversifiée puisqu'on y rencontre 57 espèces réparties sur un territoire de quelques dizaines de kilomètres carrés. Les Albères présentent des gradients climatiques très brutaux et constituent par leur situation à l'extrémité des Pyrénées un carrefour faunistique important. Cette situation permet en particulier la descente d'espèces d'altitude venues des Pyrénées comme *Geotrupes stercorosus* (Scriba), *Onthophagus fracticornis* (Preysl.), *A. (Acrossus) depressus* (Kug.), *A. (Oromus) alpinus* (Scop.) ou *A. (Agrilinus) borealis* Gyll.; celles-ci se mêlent

à *Thorectes albarracinus* qui remonte d'Espagne et dont la distribution en France ne dépasse guère cette limite (LUMARET, 1978 b), ainsi qu'à d'autres espèces méditerranéennes comme *Scarabaeus laticollis* L., *Bubas bubatus* (Ol.) ou *Onthophagus opacicornis* Orb. que l'on retrouve aussi bien en France méridionale qu'en Espagne.

L'originalité du peuplement des Albères tient également au fait que l'on peut y rencontrer mêlées dans les mêmes stations des espèces qui normalement se distribuent selon un gradient altitudinal (cas de *O. opacicornis* trouvé avec *O. similis* et *O. fracticornis* et de *A. (Ammoeicus) elevatus* (Ol.) mêlé à *A. (Ammoeicus) brevis* Er.). On constate par ailleurs qu'un certain nombre d'espèces sont anormalement distribuées, en particulier du point de vue altitudinal. Ainsi une espèce de plaine comme *A. (Nimbus) obliteratedus* Panz. remonte couramment jusqu'à 1 000 mètres d'altitude dans tous les secteurs prospectés, et inversement des espèces normalement montagnardes dans la zone considérée, comme *A. (Volinus) equestris* (Panz.) et *A. (Acrosus) depressus* (Kug.), descendent jusqu'à 190 mètres d'altitude, et ceci au niveau de stations très précises (cas du ravin de Valbonne, par exemple, au pied de la forêt relicte de la Massane).

Nous pensons que toutes les anomalies de peuplement ou de distribution des espèces dans les Albères doivent être mises en relation avec le fait que cette région a dû constituer une zone refuge pour la faune et la flore lors des périodes les plus froides du Quaternaire. Les espèces montagnardes repliées à partir des Pyrénées toutes proches se seraient alors mêlées aux espèces thermophiles qui ne purent reculer. En effet, si la mer Méditerranée descendit alors de 100 à 150 mètres au-dessous de son niveau actuel (MARS, 1963; BONIFAY, 1965, 1973), la configuration du relief est telle dans cette partie des Albères que le terrain conquis sur la mer à cette période ne dut guère dépasser quelques kilomètres, sans gain en latitude, alors qu'au niveau de Montpellier, par exemple, la mer se retira de plusieurs dizaines de kilomètres vers le Sud. Un tel télescopage a été déjà suggéré par VAN CAMPO (1969) comme explication des mélanges constatés dans cette extrémité orientale des Pyrénées entre des végétations montagnardes et méditerranéennes. Après le réchauffement qui suivit, des espèces montagnardes purent se trouver bloquées à basse altitude au niveau de stations plus fraîches (cas du vallon de Valbonne), expliquant certaines des inversions de distribution altitudinale constatées.

12) LE PEUPEMENT DES VALLÉES ET DES PETITS BASSINS.

Il s'agit du dernier type de peuplement mis en évidence par la méthode des affinités faunistiques. Ce n'est pas une région au sens

propre du terme car les secteurs constitutifs sont dispersés sur tout le territoire étudié, mais plutôt un type particulier de peuplement de transition constitué par un pool d'espèces banales qui recherchent des conditions écologiques moyennes et dont le regroupement en certaines zones arrive à constituer en fin de compte une entité originale. Ce pool d'espèces se trouve complété au hasard des situations géographiques par d'autres espèces provenant des secteurs voisins.

Trois groupes géographiques s'individualisent.

Le premier groupe géographique est constitué par les monts du Vivarais (11 B), le Vivarais (11 C), les hautes vallées cévenoles (6 C) et par le massif du Liron (6 E). Le peuplement de ces secteurs traduit une double influence, continentale et méditerranéenne. L'influence continentale est marquée par la présence de *Geotrupes stercorarius* (L.), *A. (Colobopterus) erraticus* (L.), *A. (Otophorus) fossor* (L.), *A. (Otophorus) haemorrhoidalis* (L.) et *A. (Acrossus) depressus* (Kug.), tandis que l'influence méditerranéenne est attestée par la remontée d'espèces comme *Onthophagus furcatus* (F.) et *A. (Agrilinus) constans* Duft.

Le second groupe géographique regroupe le sillon de l'Orb et du Thoré (secteur 19) et le secteur de la Montagne Noire centrale (23 C). Leur situation entre la plaine littorale et les secteurs atlantiques montagnards se traduit par un mélange d'espèces comme *Onthophagus ovatus* (L.), *O. opacicollis* Orb. et *Aphodius* (*s. str.*) *scybalarius* (F.) qui se trouvent confrontées de façon très originale à *Geotrupes stercorarius* (L.) et *Onthophagus gibbosus* (Sriba).

Le troisième groupe géographique est constitué par les Aspres (secteur 33) et par plusieurs vallées des Pyrénées-Orientales comme celles de la Têt (32 B) et du Tech (34 B). Pris entre les secteurs pyrénéens, la plaine littorale et le massif des Albères, ces secteurs se singularisent par un mélange d'espèces où l'on retrouve à la fois *Thorectes albarracinus* Wagner, *Onthophagus punctatus* (F.), *A. (Colopterus) erraticus* (L.) et *A. (Acrossus) depressus* (Kug.).

VI. — CONCLUSIONS ET LIMITES DE LA MÉTHODE DES REGROUPEMENTS PAR AFFINITÉ FAUNISTIQUE

Le regroupement des stations en secteurs et des secteurs en régions permet de concevoir de façon synthétique les peuplements des Scarabéides coprophages et leurs transitions. Toutefois plu-

sieurs remarques s'imposent quant à l'utilisation de cette méthode et à sa fiabilité.

La délimitation des secteurs et des régions se fait par des regroupements successifs. Or les regroupements des stations entraînent dès l'origine une perte d'information au niveau de celles qui sont marginales. En effet celles-ci pourront soit être rassemblées pour constituer un secteur faunistique nouveau, distinct de l'ancien secteur écologique défini par les phytoécologues et dont elles sont issues, soit être rattachées à un autre noyau d'affinité compatible et dans ce cas elles pourront parfois apporter une ou plusieurs espèces nouvelles au groupe de rattachement. Or ces apports pourraient dans certains cas être déterminants pour bouleverser notablement le spectre faunistique d'un secteur, la liste d'espèces étant utilisée pour calculer les affinités sectorielles et constituer les régions faunistiques. Les valeurs des affinités de ce secteur avec d'autres secteurs pourraient alors être suffisamment modifiées pour orienter différemment son rattachement à une région donnée.

Pour éviter de telles incompatibilités dans les rattachements par rapport aux réalités déjà pressenties parfois sur le terrain, il convient donc de ne regrouper que les secteurs présentant entre eux une très forte affinité, en restant toujours au-delà du seuil de signification calculé; les autres secteurs forment alors ce que nous avons appelé les secteurs de transition qui traduisent les nuances de peuplement et les passages d'un type de peuplement à un autre.

Si l'on prend ces précautions de calcul, on peut considérer que cette méthode des affinités apporte beaucoup d'informations sur l'aspect synécologique des répartitions. Il s'avère également que cette approche des peuplements, délibérément voulue au départ proche dans ses limites de celles des secteurs écologiques, ceci pour des raisons pratiques, aboutit lors de la constitution des régions faunistiques à une disjonction assez importante entre celles-ci et les régions écologiques. C'est également au niveau du concept qu'intervient cette disjonction. Le secteur faunistique est en définitive assez proche du secteur écologique qui est basé en grande partie sur des critères édapho-climatiques, tandis que la région faunistique s'en différencie par la qualité de son regroupement.

RÉSUMÉ

Une analyse des affinités faunistiques entre 731 stations retenues lors de l'échantillonnage d'un territoire de 74 600 km², situé dans le sud de la France le long de la bordure méditerranéenne, a permis de regrouper celles-ci en secteurs faunistiques, eux-mêmes rassemblés en régions faunistiques. Cette analyse des affinités, effectuée à l'aide du coefficient de corrélation de point, permet de concevoir de façon synthétique le peuplement d'une vaste région et de mettre en évidence des secteurs de transition par lesquels s'effectuent les passages d'un type de peuplement à un autre. Ces peuplements ont été cartographiés et leurs principaux aspects analysés.

BIBLIOGRAPHIE

- Atlas du Languedoc-Roussillon, 1969. Berger-Levrault édit., Paris.
- BAGUENA CORELLA, L., 1967. Scarabaeoidea de la fauna Ibero-Balear y Pineaica. Madrid, Consejo superior de Investigaciones científicas, 576 p.
- BONIFAY, E., 1965. Remarques sur le Pléistocène marin des Alpes-Maritimes. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7 : 946-956.
- BONIFAY, E., 1973. Données géologiques sur la transgression versilienne le long des côtes françaises de la Méditerranée. IX^e congr. Intern. I.N.Q.A., Christchurch, 1973, Le Quaternaire : 137-142.
- BONNET, L., 1964. Le peuplement thécamoébien des sols. *Rev. Ecol. Biol. sol*, 1 (2) : 123-408.
- CANCELA DA FONSECA, J.P., 1966. L'outil statistique en biologie du sol. III. Indices d'intérêt écologique. *Rev. Ecol. Biol. sol*, 3 (3) : 381-407.
- CORDIER, B., 1965. L'analyse factorielle des correspondances. *Thèse doct. 3^e cycle*, Rennes, 66 p.
- DAGET, J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Paris, Masson, 172 p. (Collection d'Ecologie, 8).
- DEMANGEON, P., 1959. Contribution à l'étude de la sédimentation détritique dans le Bas-Languedoc pendant l'ère tertiaire. *Nat. mospeliensis, sér. Géol.*, 5 : 1-397.
- DIDAY, E., 1971. Une nouvelle méthode en classification automatique et reconnaissance des formes. La méthode des nuées dynamiques. *Rev. Stat. Appl.*, 19 (2) : 19-33.

- EMBERGER, L., 1930. Matériaux pour l'étude de la flore et la végétation du Maroc. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, **21** : 101-114.
- GODRON, M., 1963. Esquisse des régions naturelles du Maroc. 1 carte au 1/2 000 000. *Rabat*, Inst. Nat. rech. Agron.
- GODRON, M. *et al.*, 1968. Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Principes et transcription sur cartes perforées. Centre d'Etudes Phytosociologiques et écologiques Louis Emberger. Paris, C.N.R.S., 292 p.
- JACCARD, P., 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. vaudoise Sci. nat.*, **44** : 223-270.
- LEMEE, G., 1967. Précis de Biogéographie. Paris, Masson, 358 p., 121 fig., 16 pl. h. t.
- LUMARET, J. P., 1977. Les Scarabées coprophages de la garrigue. *Ann. Soc. Hort. Hist. nat. Hérault*, **117** (3-4) : 98-101.
- LUMARET, J. P., 1978 a. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. *Thèse doct., U.S.T.L., Montpellier*. Tome 1, 254 p., ronéo, 6 annexes, 37 tabl., 68 fig.; tome 2, 88 cartes au format 420 × 297.
- LUMARET, J. P., 1978 b. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. I. Méthodologie et modèles de répartition. *Vie Milieu*, **28-29** (1 C) : 1-34 (paru 1979).
- MANIL, G., 1963. Niveaux d'écosystèmes et hiérarchie de facteurs écologiques. Un exemple d'analyse dans les hêtraies ardennaises de Belgique. *Bull. cl. Sci. Acad. r. Belg.*, **49** (6) : 603-623.
- MARS, P., 1963. Les faunes et la stratigraphie du Quaternaire méditerranéen. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **28** (43) : 61-97.
- MORETTO, Ph., 1977. Captures de Scarabéides en Camargue. *Entomologiste*, **33** (4-5) : 188-191.
- PAULIAN, R., 1959. Coléoptères Scarabéides. 2^e éd. - Paris, Paul Lechevallier, 298 p. (Faune de France, 63).
- PEET, R. K., 1975. Relative diversity indices. *Ecology*, **56** (2) : 496-498.
- ROMELL, L. G., 1920. Sur la règle de distribution des fréquences. *Gv. Bot. Tidskr.*, **14**.
- SOUTHWOOD, T. R. E., 1966. Ecological methods with particular references to the study of insects populations. 391 p. London, Methuen and Co.
- VAN CAMPO, M., 1969. Végétation würmienne en France. Données bibliographiques. Hypothèses. *in* : A. Pons *et al.*, 1969. Etudes françaises sur le Quaternaire, I.N.Q.U.A. *Bull. Assoc. fr. Et. Quater.*, suppl. : 104-111.

Reçu le 6 décembre 1978.

**COMPORTEMENT PARENTAL
ET DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE
CHEZ
EUBORELLIA MOESTA (GÉNÉ) (DERMAPTÈRE
CARCINOPHORIDAE)**

par Monique DAUTA-DUPUY

Laboratoire d'Entomologie, Université Paul Sabatier,
118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex

ABSTRACT

The behaviour of females of *Euborellia moesta* was described from the moment when they are ready to lay eggs until hatching. Four periods are distinguished in this behaviour. One of them : period of egg's care (« soins aux œufs » : CAUSSANEL, 1975), is particular to Dermaptera.

Artificial incubation of eggs was tried; and experiments were successful in variable proportions, depending on the age of the eggs.

Depuis très longtemps, le problème des soins que les femelles de Dermaptères apportent à leurs pontes a intrigué les chercheurs, (GADEAU de KERVILLE, 1907), certains voyant dans ce comportement les rudiments d'une vie sociale (CHOPARD, 1938).

Ce comportement de soins aux œufs a longtemps paru indispensable au complet développement de l'œuf. Lorsqu'une femelle meurt pendant cette période, les œufs dégénèrent et n'arrivent jamais à éclore. De nombreux auteurs ont tenté d'élever artificiellement des œufs en absence de la femelle : chez l'espèce *E. annulipes* (EL HUSSEINI, et TAWFIK, 1972) et chez l'espèce *F. auricularia* (BUXTON, et MADGE, 1974).

A partir des travaux de ces auteurs, nous avons tenté à notre tour des expériences semblables, sur des œufs d'*E. moesta*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les enceintes utilisées pour l'élevage en laboratoire de *Euborellia moesta*, sont des boîtes en matière plastique de 17 cm de long sur 11 de large et 6 de haut, fermées par un couvercle grillagé. Dans le fond de la boîte, nous disposons une couche de coton hydrophile humidifiée, qui maintiendra une atmosphère humide. Au-dessus, nous mettons 2 à 3 cm de terre. Des pierres plates placées à chaque angle, serviront d'abri à l'insecte.

Les Insectes sont nourris avec des morceaux de carotte et des feuilles de salade fréquemment renouvelées. Les femelles susceptibles de pondre sont isolées à raison d'une par boîte.

Dans les expériences de développement artificiel des œufs, les boîtes utilisées sont des enceintes rondes en matière plastique, de 5,8 mm de diamètre sur 3,5 de haut, fermées par un couvercle grillagé. Le milieu d'élevage retenu est constitué d'une couche de sable de Fontainebleau (milieu neutre) saturée d'une solution antifongique (Nipagine).

Les œufs sont déposés dans une coupelle métallique, placée au contact du sable. Pour éviter les moisissures, les œufs sont traités tous les jours de la manière suivante : la coupelle renfermant les œufs est plongée dans un premier verre de montre renfermant de la solution antifongique, et chaque œuf est brossé à l'aide d'un pinceau fin. Pour augmenter les chances de réussite, nous immergeons ensuite la coupelle renfermant les œufs, dans un second verre de montre, renfermant de la salive humaine (la salive humaine ayant pour rôle, de se substituer à la salive que la femelle Dermaptère dépose sur les œufs au moment du léchage).

LES DIFFÉRENTES PÉRIODES DU COMPORTEMENT PARENTAL

Dans son étude sur la biologie de *Labidura riparia*, CAUSSANEL (1975) a divisé le comportement parental des Dermaptères en quatre périodes : nidation, ponte, soins aux œufs, et soins aux larves. Nous avons essayé de retrouver ces quatre périodes chez *Euborellia moesta*.

1) PÉRIODE DE NIDATION.

On ne rencontre pas chez *E. moesta* de comportement de creusement d'un terrier complexe, comme c'est le cas chez *L. riparia*, VANCASSEL et CAUSSANEL (1968). Quelques jours avant la ponte, la femelle gravide cesse de se nourrir, et s'immobilise dans un coin de la boîte présentant un taux d'humidité relative important, (voisin de 80 %), et situé à l'abri de la lumière. Le plus souvent, le nid d'*E. moesta* sera une simple cavité sous une pierre.

2) PÉRIODE DE PONTE.

La femelle peut être fécondée peu de temps après la mue imaginale, et la première ponte se produit une dizaine de jours après la fécondation, dans les conditions du laboratoire (température constante = + 20 °C). La ponte débute généralement la nuit, et peut se prolonger pendant toute la journée qui suit. Une ponte normale comprend en moyenne une trentaine d'œufs, mais nous avons pu observer des maxima de 45 œufs.

3) PÉRIODE DE SOINS AUX ŒUFS.

Lorsque la ponte est terminée, la femelle prend ses œufs un à un à l'aide de ses palpes, et les dispose de façon à constituer un agglomérat. Pendant toute la durée du développement embryonnaire (18 jours en moyenne, dans les conditions du laboratoire), la femelle ne quitte pas ses œufs. Périodiquement, elle les « lèche » et les retourne. Si un danger quelconque semble menacer la ponte, la femelle recherche un emplacement nouveau, et y transporte ses œufs. La même opération peut se reproduire plusieurs fois.

Le fait de toucher aux œufs ne perturbe la femelle que momentanément, et il est très rare que celle-ci abandonne la ponte pour cette raison. Par contre, si les éclosions tardent trop, les femelles dévorent les œufs ou les abandonnent. Le délai au-delà duquel la femelle ne soigne plus ses œufs, peut être fixé à 8 ou 10 jours après la date normale d'éclosion.

Contrairement à ce qui se passe dans d'autres espèces (*L. riparia* : TAWFIK *et al.*, 1972), la femelle de *E. moesta* ne sait pas reconnaître les œufs de son espèce. Que l'on se contente de remplacer dans une ponte quelques œufs d'*E. moesta* par des œufs de *Forficula auricularia*, ou que la substitution soit totale, le résultat

est le même : la femelle soigne ces œufs comme si rien ne s'était passé.

4) PÉRIODE SUIVANT L'ÉCLOSION DES LARVES.

Contrairement à ce qui se passe chez d'autres Dermaptères (*L. riparia*, CAUSSANEL 1975), dès que les éclosions sont terminées, la femelle recommence à se nourrir et ne prend pas soin des larves. Celles-ci restent quelques jours groupées autour de la mère, puis s'aventurent de plus en plus loin du nid, en quête de nourriture. A la fin du premier stade larvaire, les larves sont éparpillées dans la boîte d'élevage, et très actives. La femelle reprend sa vie solitaire jusqu'à la ponte suivante.

DISCUSSION

Si nous comparons le comportement parental des femelles d'*E. moesta* à celui des femelles des genres *Forficula*, *Labidura*, ou *Anisolabis* (VANCASSEL, 1973 a, b et c; CAUSSANEL, 1975; GILES, 1953), nous remarquons que ce comportement est moins spécialisé en ce qui concerne l'élaboration du nid, et moins spécifique en ce qui concerne les soins aux œufs. Nous noterons aussi que la femelle d'*E. moesta* n'est pas « maternelle » vis-à-vis des jeunes larves de stade 1.

EXPÉRIENCES DE DÉVELOPPEMENT ARTIFICIEL DES ŒUFS

1) REMARQUES PRÉALABLES.

Pour simplifier l'énoncé de nos résultats, nous avons distingué 5 phases dans le déroulement du développement embryonnaire. Ces phases ont été séparées arbitrairement à partir de caractères visuels facilement observables à la loupe binoculaire (Fig. 1).

— Phase t1 : œuf ovale, de couleur blanchâtre et opaque. Dans les conditions de développement du laboratoire (humidité relative entre 80 et 90 % et température constante de 20 °C), sa taille est de 1,27 mm de long sur 0,9 de large. Cette phase dure de 6 à 10 jours.

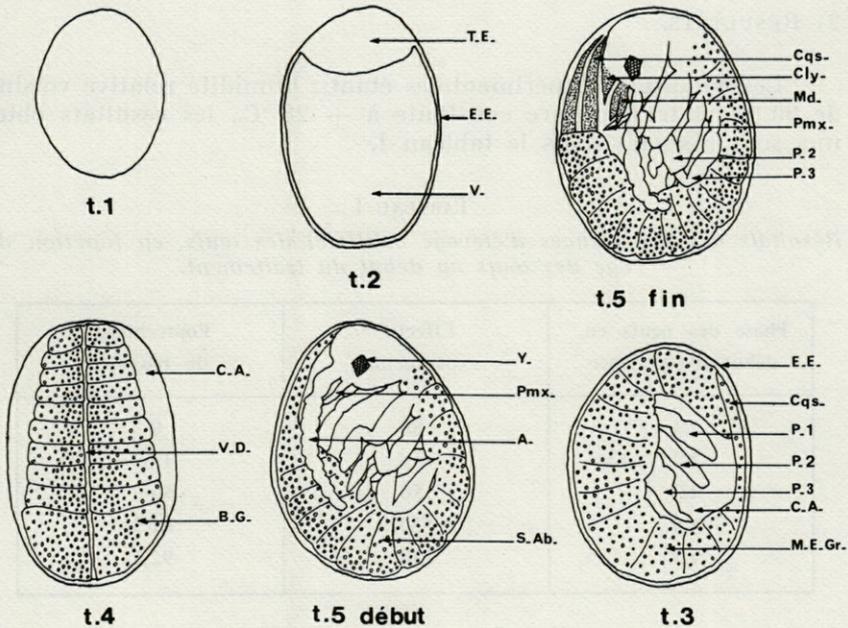


FIG. 1. — Représentation schématique du développement embryonnaire ($\times 50$). Phase t3 : vue latérale gauche; phase t4 : vue dorsale; phase t5 : vue latérale droite. A : antennes; BG : bandes germinative; CA : cavité amniotique; Cly : clypeus; Cqs : cerques; EE : enveloppe externe; Md : mandibules; MEGr : masse embryonnaire granuleuse; Pmx : palpes maxillaires; P1 : patte de la première paire; P2 : patte de la seconde paire; P3 : patte de la troisième paire; S Ab : segments abdominaux; TE : tache embryonnaire; V : vitellus; VD : vaisseau dorsal; Y : œil.

— Phase t2 : œuf translucide présentant une auréole plus claire à l'un des pôles. Taille : 1,6 mm de long sur 1,2 de large. Durée : 1 à 4 jours.

— Phase t3 : œuf transparent, dans lequel on distingue nettement l'ébauche de l'embryon. Taille : 1,7 mm de long sur 1,2 de large. Durée : 1 à 3 jours.

— Phase t4 : le sillon médian de l'embryon est animé de mouvements rythmiques : nous dirons que l'embryon est « mobile ». La taille de l'œuf n'a pas changé, la durée de cette phase est de 2 à 5 jours.

— Phase t5 : la segmentation de la future larve, et les appendices thoraciques apparaissent nettement. En fin de stade, juste avant l'éclosion, les yeux, les pièces buccales, puis les cerques se colorent en orange. Taille inchangée. Durée de cette dernière phase : demie-journée à 5 j.

2) RÉSULTATS.

Les conditions expérimentales étant : humidité relative voisine de 90 %, et température constante à + 28 °C., les résultats obtenus sont résumés dans le tableau I.

TABLEAU I

Résultats des expériences d'élevage artificiel des œufs, en fonction de l'âge des œufs au début du traitement.

Phase des œufs en début d'expérience	Effectif expérimental	Pourcentage de réussite
t.1	80	0
t.2	140	15,7
t.3	150	56,6
t.4	130	81,5
t.5	130	92,3

DISCUSSION

Les résultats exprimés dans le tableau I montrent que le succès de nos expériences varie selon l'âge des œufs, c'est-à-dire selon la phase dans laquelle ils se trouvaient lorsqu'on les a enlevés à la femelle.

La technique d'élevage que nous avons mis au point, ne nous permet d'élever des œufs en absence de la femelle avec une espérance de succès satisfaisante, que si ces œufs ont déjà amorcé leur développement (phases t1 et t2 terminées). En outre, cette méthode n'est valable que pour des œufs âgés, que si ceux-ci ne sont pas restés privés de soins pendant plus d'un jour, entre l'enlèvement de la femelle et le début du traitement.

Les restrictions énoncées ci-dessus montrent que l'élevage artificiel des œufs des Dermaptères reste difficile.

En employant des procédés identiques aux nôtres, d'autres auteurs ont obtenu des résultats intéressants, chez d'autres espèces de Dermaptères. BUXTON et MADGE (1974) obtiennent 40 à 60 % de réussite sur *F. auricularia*, et EL HUSSEINI et TAWFIK (1972) obtiennent un pourcentage de réussite voisin de 80 % sur l'espèce *E. annulipes*.

CONCLUSIONS

Dans l'espèce *E. moesta*, le comportement parental est principalement axé sur les soins aux œufs. Contrairement à ce qui se passe dans d'autres espèces de Dermaptères, il n'y a pas de creusement d'un nid élaboré avant la ponte, ni de soins particuliers apportés aux larves après leur éclosion.

Le développement embryonnaire est tributaire des soins que les femelles apportent à leurs œufs. Les résultats des expériences de développement artificiel des œufs tendent à prouver que la présence de la mère est indispensable à l'œuf récemment pondu, tant que celui-ci n'a pas dépassé un certain seuil critique (phase t2). Par la suite, le rôle de la femelle semble être réduit à nettoyer les œufs des Bactéries et microbes qui pourraient se déposer à leur surface.

A ce moment là, on peut substituer à l'action de la mère, un traitement artificiel, qui permettra d'obtenir un pourcentage satisfaisant d'éclosions.

RÉSUMÉ

Le comportement des femelles d'*E. moesta* est décrit, à partir du moment où elles sont sur le point de pondre, jusqu'à l'éclosion des œufs. Quatre périodes ont été distinguées dans ce comportement. L'une d'entre elles : la période de « soins aux œufs » (CAUSSANEL, 1975) est particulière aux Dermaptères.

Des expériences d'élevage artificiel des œufs, en absence de la femelle ont été tentées, et réussies dans des proportions variables selon l'âge des œufs.

BIBLIOGRAPHIE

- BUXTON, J. H. & D. S. MADGE, 1974. Artificial incubation of eggs of the common earwig *Forficula auricularia* L. *Entomologist mon. mag.*, 110 (1316-1318), 55-57.

- CAUSSANEL, C., 1975. Cycles reproducteurs de la femelle de *Labidura riparia* (Insecte Dermaptère) et leurs contrôles neuroendocrines. *Thèse Doct. Sci. Nat. Université Paris VI*, 127 pages.
- CHOPARD, L., 1938. La biologie des Orthoptères. *Encyclopédie Entomologique*, A, XX : 564 p. Paris, Lechevallier éd.
- DAUTA-DUPUY, M., 1978. Contribution à l'étude d'un Dermaptère méditerranéen : *Euborellia moesta* Géné., (Carcinophoridae). Recherches biologiques et autoécologiques. *Thèse troisième Cycle, Université Toulouse III*, 97 pages.
- DAUTA-DUPUY, M., Etude biométrique et pondérale d'un Dermaptère de la région de Banyuls-sur-Mer (Pyr. Or.) : *Euborellia moesta* Géné. (Carcinophoridae). *Vie Milieu*, 30 (2) sous presse.
- EL HUSSEINI, M. M. & M. F. S. TAWFIK, 1972. The nutritional effect of animal and plant diets on the development and fecundity of *Euborellia annulipes* (Lucas) *Bull. Soc. entomol. Egypte*, 55 : 219-239.
- GADEAU DE KERVILLE, H., 1907. Note sur l'accouplement, les œufs et l'amour maternel des insectes Orthoptères de la famille des Forficulidés. Rouen, Lecerf, 31 pages.
- GILES, E. T., 1953. The biology of *Anisolabis littorea* (White) Dermaptera, Labiduridae. *Trans. R. Soc. N.Z.*, 80 (3 et 4) : 383-398.
- LAMB, R.J., 1976. Parental behaviour in the Dermaptera with special reference to *Forficula auricularia* (Dermaptera : Forficulidae). *Can. Entomol.*, 108 (6) : 609-616.
- LAMB, R. J. & W. G. WELLINGTON, 1975. Life history and population characteristics of the european earwig *Forficula auricularia* (Dermaptera : Forficulidae) at Vancouver, British Columbia. *Can. Entomol.*, 107 (8) : 819-824.
- TAWFIK, M. F. S., R. ABUL-NASR & M. M. EL HUSSEINI, 1972. The biology of *Labidura riparia* Pallas (Dermaptera Labiduridae). *Bull. Soc. entomol. Egypte*, 56 : 75-92.
- VANCASSEL, M., 1973 a. Eléments pour l'analyse du cycle parental chez *Labidura riparia* Pall. *Rev. Comp. Animal*, 1 (7) : 53-62.
- VANCASSEL, M., 1973 b. Rapport entre les comportements sexuel et parental chez *Labidura riparia* (Dermaptère Labiduridae). *Ann. Soc. entomol. Fr.*, N. S., 9 (2) : 441-455.
- VANCASSEL, M., 1973 c. La fin du cycle parental de *Labidura riparia* (Dermaptère Labiduridae). *Terre Vie*, 27 (3) : 481-489.
- VANCASSEL, M. & C. CAUSSANEL, 1968. Contribution à l'étude descriptive du comportement de *Labidura riparia* P. (Labiduridae), (Dermaptère). *Rev. Comp. Animal*, 2 : 1-18.

Reçu le 16 juin 1978.

OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LA VIE
ET LE COMPORTEMENT D' *EUBORELLIA MOESTA*
(GÉNÉ) (DERMAPTÈRE)
EN CONDITIONS D'ÉLEVAGE

par Marc BLANCHETEAU et Jean-Pierre LUMARET

Université de Montpellier III,
B. P. 5043, 34032 Montpellier Cedex

ABSTRACT

E. moesta is a common earwig (Dermaptera) in the South of France. It lays several batches of eggs from May to August; the larval development is often completed by September. Although omnivorous, *E. moesta* is an occasional predator. It lives alone, showing much territorial aggression; however, these fights end without any wound to opponents. Mating itself has an aggressive preliminary and there is no courtship at all. The intra-specific aggressivity appears by the end of the first larval instar.

L'évolution et la différenciation des espèces animales est facile à étudier au plan morphologique grâce aux données paléontologiques, mais au plan biologique il n'en va pas de même. Dans ce but néanmoins, l'étude comparative des formes actuelles peut apporter des informations utiles, à la condition qu'il s'agisse d'espèces suffisamment apparentées pour permettre une évaluation de leurs différences comme de leurs similitudes.

Un groupe zoologique qui permet cette approche est l'ordre des Dermaptères, car il est bien caractérisé et homogène, surtout si l'on considère le sous-ordre des *Forficuloidea* (Bolivar) qui comprend en fait la quasi-totalité des espèces (CHOPARD, 1949).

On identifie facilement ces Insectes à leurs élytres sclérifiés et courts qui découvrent l'abdomen, ainsi qu'à leurs cerques formant une pince ou forceps. L'homogénéité du groupe est tout aussi marquée du point de vue biologique : il s'agit d'Insectes terrestres, vivant en milieu généralement humide, omnivores et qui, surtout, manifestent des conduites typiques : parade nuptiale du mâle, soins aux œufs chez la femelle, séjour temporaire des jeunes larves auprès de celle-ci. Cette communauté de traits donne un fondement à l'évaluation des différences qui, néanmoins, caractérisent les espèces, tant au plan anatomique (taille, dimorphisme sexuel, etc...) que biologique (régime plutôt carnivore ou végétarien, sociabilité ou vie solitaire, etc...).

Or, une seule espèce de Dermaptères a été beaucoup étudiée quant à sa biologie : c'est *Forficula auricularia* (L.) (FULTON, 1924; WEYRAUCH, 1929; LHOSTE, 1944; HEERDT, 1946; PERTTUNEN, 1952; LAMB, 1976). Néanmoins certains représentants de la famille des Labiduridae ont également retenu l'attention, comme ceux du genre *Anisolabis* (Fieb.) (GUPPY, 1950; GILES, 1953) et l'espèce *Labidura riparia* (Pallas) (HERTER, 1963; VANCASSEL, 1974; CAUSSANEL, 1975). Dans cette famille, le genre *Euborellia* a fait l'objet de plusieurs études : *E. stali* (Dohrn) (THIAGARAJAN, 1939), puis *E. annulipes* (Lucas) (KLOSTERMEYER, 1942; NEISSWANDER, 1944; BHARADWAJ, 1966) et enfin *E. cincticollis* (Gerstaecker) (KNABKE & GRIGARICK, 1971). *E. moesta* (Géné), espèce pourtant répandue en Europe méridionale, n'a été étudiée que tout récemment (DAUTA, 1978). Nous apportons ici notre propre contribution à la biologie de cette espèce, en essayant de la situer parmi celles qui lui sont apparentées dans le genre *Euborellia* et, généralement, parmi les autres Forficules.

ÉTUDE BIOLOGIQUE

DESCRIPTION.

Stade imaginal.

Les imagos d'*E. moesta* sont entièrement noirs et brillants sur la face dorsale, bruns sur la face ventrale, avec les antennes brunes et les pattes testacées. Ils sont caractérisés par des élytres rudimentaires disposés latéralement (Fig. 1), par un cou très mobile et par un dimorphisme sexuel qui porte principalement sur la

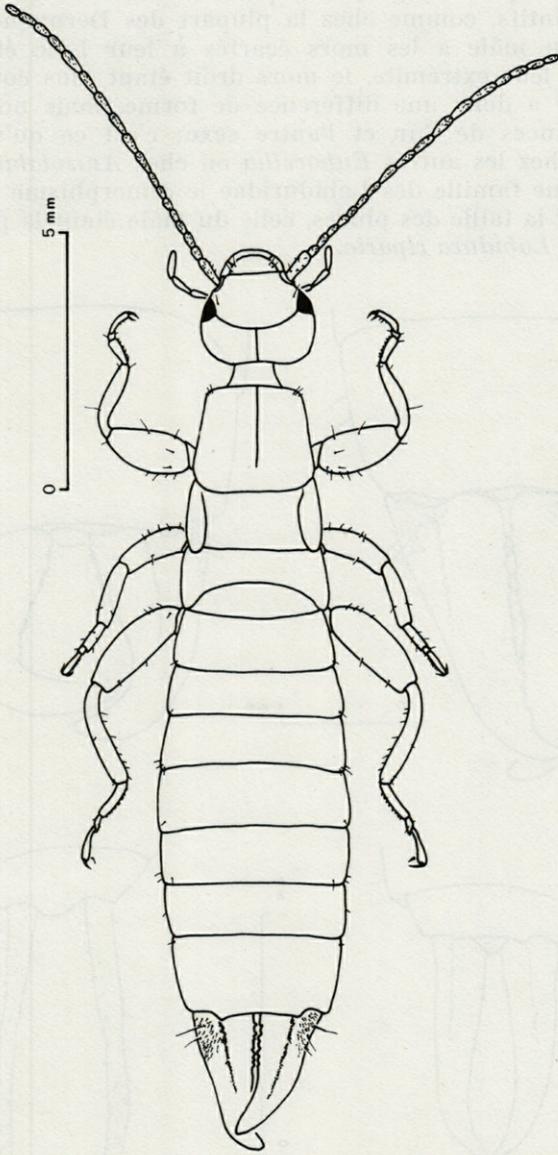


FIG. 1. — Vue dorsale d'un imago femelle d'*Euborellia moesta* (Géné).

forme des cerques (Fig. 2). La pince de la femelle est à mors droits et jointifs, comme chez la plupart des Dermaptères, tandis que celle du mâle a les mors écartés à leur base et fortement recourbés à leur extrémité, le mors droit étant plus courbe que le gauche. Il y a donc une différence de forme, mais non de taille, entre les pinces de l'un et l'autre sexe; c'est ce qu'on a décrit également chez les autres *Euborellia* ou chez *Anisolabis*, alors que dans la même famille des Labiduridae le dimorphisme peut porter en outre sur la taille des pinces, celle du mâle étant la plus grande, comme chez *Labidura riparia*.

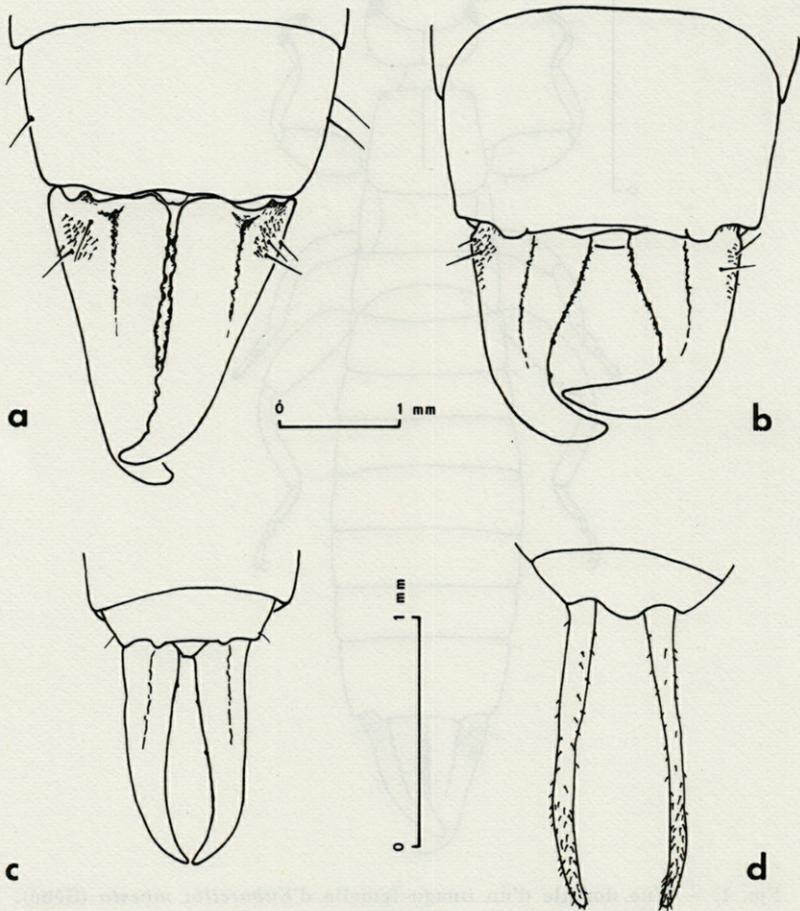


FIG. 2. — Détail en vue dorsale du dernier segment abdominal et des cerques chez l'imago d'*Euborellia moesta*. a : femelle, b : mâle. Cerques de larves de Dermaptères au premier stade. c : *Euborellia moesta*; d : *Forficula auricularia*.

L'abdomen a également une structure différente entre les deux sexes. En vue dorsale on observe 8 tergites sub-égaux chez la femelle, et 10 tergites chez le mâle; en vue ventrale on distingue selon les sexes 6 et 8 sternites. Ce dimorphisme est un caractère général des Dermaptères (CHOPARD, 1949).

La longueur des imagos est comprise entre 11 et 15 mm sans la pince; la différence des valeurs moyennes entre les sexes n'est pas significative statistiquement (Tab. I), contrairement aux autres *Euborellia* chez qui la femelle est plus grande que le mâle (THIAGARAJAN, 1939; BHARADWAJ, 1966; KNABKE & GRIGARICK, 1971). La taille d'*E. moesta* est comparable à celle d'autres Dermaptères qu'on trouve dans la même aire géographique, tels *Forficula auricularia* et *F. decipiens* (Géné).

Développement post-embryonnaire.

Les larves sont plus claires que les imagos et foncent progressivement du 1^{er} au 5^e stade. La mesure de la largeur de la capsule céphalique (distance entre les yeux), ainsi que celle de la longueur des pinces, permettent de séparer très nettement chacun de ces cinq stades (Tab. I). Dépourvues d'ébauches alaires, les larves sont caractérisées par des pinces droites du même type que celles des femelles (Fig. 2 c), avec quelques dents. Dès le 1^{er} stade, ces pinces sont propres à saisir et diffèrent nettement par leur allure de celles des larves de *Forficula auricularia* (Fig. 2 d) ou de *Labidura riparia* (CAUSSANEL, 1966 : cf. Pl. II).

TABLEAU I

Données chronologiques et biométriques sur le développement d'*E. moesta*.

Stades de développement	Durées moyennes	Dimensions moyennes (en mm)			Articles antennaires	
		Longueur du corps	Largeur de la tête	Longueur des pinces	Nombre total	Nbre et No des articles pâles
<i>Larves :</i>						
1er stade	12-18 j	5,2 ± 0,4	0,88 ± 0,03	0,92 ± 0,05	8	2 : 6e et 7e
2ème stade	idem	6,7 ± 0,7	1,05 ± 0,03	1,21 ± 0,02	12	2 : 10e et 11e
3ème stade	18-27 j	7,9 ± 0,6	1,28 ± 0,02	1,53 ± 0,03	14 ou 15	1 : 12e ou 13e
4ème stade	idem	10,0 ± 0,6	1,50 ± 0,04	1,78 ± 0,07	15 ou 16	1 : 13e ou 14e
5ème stade	idem	12,4 ± 0,8	1,68 ± 0,02	2,00 ± 0,04	16 ou 17	1 : 14e ou 15e
<i>Imagos :</i>						
femelles	plusieurs mois	13,6 ± 1,5	1,93 ± 0,11	2,43 ± 0,11	16 à 18	Aucun
mâles	idem	13,0 ± 1,3	1,90 ± 0,08	1,95 ± 0,08	idem	idem

Le nombre des articles antennaires évolue de 8 à 17 au cours des stades larvaires, les deux avant-derniers articles étant plus pâles chez les larves de 1^{er} et 2^e stades; chez les larves plus âgées, c'est l'antépénultième article seul qui est plus clair (Tab. I). Chez *E. annulipes*, BHARADWAJ (1966) décrit une évolution très comparable.

HABITAT, ÉCOLOGIE.

Nous avons trouvé *E. moesta* dans la zone des garrigues autour de Montpellier, y compris dans les jardins où il est commun; aucune autre espèce apparentée (*E. annulipes*, *Anisolabis maritima*) n'est représentée dans ce milieu. *E. moesta* est donc le représentant languedocien d'un genre à répartition cosmopolite (*E. stali* en Asie méridionale, *E. cincticollis* en Afrique) et capable d'adaptation à des habitats nouveaux (*E. annulipes* et *E. cincticollis* ont été introduits aux Etats-Unis).

On rencontre surtout *E. moesta* sous les pierres, mais aussi sous les feuilles tombées au sol ou sous des débris végétaux comme les paquets d'herbes coupées des pelouses, ou sous les amas d'enveloppes de graines édiflés par les fourmis du genre *Messor*. Il s'agit toujours d'endroits obscurs et humides malgré leur exposition au soleil. Nous verrons en outre que ces Insectes creusent des terriers. Le même micro-habitat caractérise *E. stali* (THIAGARAJAN, 1939) et *E. annulipes* (BHARADWAJ, 1966); c'est également sous des pierres et dans des terriers qu'on trouve les Labiduridae des plages (GILES, 1953; CAUSSANEL, 1970). Contrairement aux *Forficula* qui leur sont sympatriques, les *E. moesta* ne sont pas grimpeurs : on n'en voit jamais sur la végétation. Enfin ils sont toujours solitaires (sauf les larves de 1^{er} stade) : s'il y en a deux ou trois sous une même pierre, ils sont bien séparés les uns des autres. Les autres *Euborellia* sont également solitaires (KNABKE & GRIGARICK, 1971) alors que divers Labiduridae sont capables de groupement (GILES, 1953; VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968) et que la sociabilité est encore plus marquée chez d'autres Dermaptères comme *Forficula auricularia* (LHOSTE, 1944).

Les *E. moesta* mènent une vie active depuis la mi-mars jusqu'au début de novembre; nous n'avons constaté d'accouplement qu'en mai. Dès la fin de ce mois on peut trouver des femelles gardant leurs œufs, et dès juin et juillet des femelles accompagnées de jeunes larves. Vers la fin d'août et en septembre on rencontre des larves du 5^e stade : capturées, elles se transforment en imagos quelques jours plus tard. On peut supposer que ces individus

proviennent des pontes printannières. Cependant on trouve également des larves bien développées de mars à mai; celles-ci auraient donc hiberné.

Ces éléments du cycle biologique doivent être précisés et complétés par un élevage qui permette de réaliser effectivement ce cycle.

TECHNIQUES D'ÉLEVAGE ET D'OBSERVATION.

Logement et entretien des insectes.

L'élevage a été réalisé dans une pièce du laboratoire dont la température restait comprise entre 18 et 28 °C, sauf lors d'une période de canicule (juin-juillet 1976). On a maintenu en vie ralentie quelques sujets en les plaçant dans une autre pièce où, de novembre à mars, la température n'était que de 10 à 14 °C.

Comme les *E. moesta* sont solitaires et incapables de monter le long d'une paroi lisse, nous les avons logés individuellement dans des récipients ou pots de verre cylindriques, d'un diamètre de 6 cm et profonds de 5 cm, sans couvercle. Le fond était garni d'une couche argileuse épaisse de 1,5 à 2 cm qui était humidifiée chaque jour par l'apport de 2 à 4 cm³ d'eau. Afin d'éviter la dessiccation, nous évitions d'exposer les récipients au soleil.

Nous avons placé dans chaque pot une plaquette de verre de 4 cm² environ; les *E. moesta* se sont généralement logés dessous comme s'il s'agissait d'un caillou plat. Leur nourriture habituelle consistait en Insectes fraîchement tués (Mouches) et en fragments de salade et de carotte, renouvelés tous les 2 jours.

Observation.

Le comportement était facile à regarder, même si les Insectes se tenaient sous leur abri, en raison de sa transparence. Nous les avons filmés à l'aide d'un vidéoscope (Sony, modèle AV.3670.CE) dont la caméra était pourvue d'une optique grossissante, et qui permettait le ralenti et l'arrêt sur image (1).

La prédation a été observée en présentant aux *E. moesta* des Pucerons ou bien des Diptères (Drosophiles, petites Mouches) dont on avait coupé les ailes.

Pour observer l'accouplement, il suffit de transférer doucement un mâle dans le récipient où est logée une femelle. Nous

(1) L'acquisition de cet équipement a été possible grâce à une aide à la recherche fournie par le Secrétariat d'Etat aux Universités.

avons également fait usage de boîtes de plastique transparent à fond elliptique ($D = 9$ cm; $d = 6$ cm) pourvues d'une cloison médiane amovible qui les divise en deux compartiments contenant chacun un abri et destinés à recevoir un Forficule de l'un et l'autre sexe. Dès que les partenaires se tiennent chacun sous leur abri, on ôte doucement la séparation et l'on attend que la rencontre se produise.

LE CYCLE BIOLOGIQUE.

Des individus ont été capturés dès mars-avril et acclimatés au laboratoire. Les femelles qui n'avaient pas pondu le 15 mai ont été mises en présence d'un mâle à cette date et leur accouplement a été constaté. Nous avons ainsi obtenu le cycle complet, à savoir : la ponte, l'incubation et les soins aux œufs, l'éclosion des larves, et leur développement jusqu'à la mue imaginale.

Ponte et incubation.

L'abdomen des femelles gravides est allongé par la masse des œufs : les sclérites s'écartent, laissant voir entre eux une cuticule pâle. La dissection montre qu'ils occupent tous les segments abdominaux, à l'exception du dernier. Au moment de leur émission, ces œufs sont blanc ivoirine et de forme ovoïde. Voici leurs dimensions moyennes, ainsi que celles des œufs de deux espèces apparentées à *E. moesta* et qui en diffèrent par la taille des imagos, ceux de la première étant un peu plus petits tandis que ceux de la seconde sont nettement plus grands.

Espèces	Dimensions des œufs		Références
	grand axe	petit axe	
<i>E. moesta</i>	1,27 mm	0,98 mm	(la présente étude)
<i>E. annulipes</i>	0,85 mm	0,64 mm	(KLOSTERMEYER, 1942)
<i>Anisolabis littorea</i>	1,44 à	1,28 à	(GILES, 1953)
	1,92 mm	1,52 mm	

Nous avons observé des pontes depuis la mi-avril jusqu'à la fin d'août. Une même femelle peut pondre 3 fois durant ce temps, à intervalles de 4 à 6 semaines. BHARADWAJ (1966) note également de 1 à 4 pontes chez *E. annulipes*, et les pontes multiples sont signalées chez les autres *Euborellia* (THIAGARAJAN, 1939; KNABKE &

GRIGARICK, 1971). Chez les Labiduridae, *Labidura riparia* peut pondre de 4 à 7 fois à 10-12 jours d'intervalle (CAUSSANEL, 1971), mais *Anisolabis littorea* ne pond qu'une seule fois (GILES, 1953); cette faible fécondité se constate également chez d'autres Dermaptères, tels que *Forficula auricularia* (BEHURA, 1950).

Chez *E. moesta*, il n'est pas nécessaire de renouveler le coït entre chaque ponte. A partir d'une seule copulation, la femelle peut pondre deux fois (4 observations) et même trois fois (1 observation) des œufs viables. Le fait est signalé également chez *E. cincticollis* (KNABKE & GRIGARICK, 1971) et *Labidura riparia* (CAUSSANEL, 1971).

Le nombre d'œufs émis en une ponte chez *E. moesta* varie de 14 à 42, le plus souvent entre 20 et 30; c'est une valeur assez faible par rapport à celles d'autres Dermaptères.

Espèces	Nombres moyens d'œufs	Références
<i>E. moesta</i>	25	(la présente étude)
<i>E. cincticollis</i>	23	(KNABKE & GRIGARICK, 1971)
<i>E. stali</i>	48	(THIAGARAJAN, 1939)
<i>E. annulipes</i>	52	(BHARADWAJ, 1966)
<i>Anisolabis littorea</i>	56	(GILES, 1953)
<i>Labidura riparia</i>	60	(CAUSSANEL, 1971)
<i>Forficula auricularia</i>	40	(observation personnelle)

Il se passe en moyenne 17 jours entre la ponte et l'éclosion chez *E. moesta* dans les conditions courantes (10 à 11 jours en période de canicule : 3 observations). Cette durée d'incubation se situe dans la moyenne de celles des autres Dermaptères.

Espèces	Durées d'incubation	Références
<i>E. moesta</i>	13 à 21 jours	(la présente étude)
<i>E. annulipes</i>	11 à 17 jours	(BHARADWAJ, 1966)
<i>Anisolabis littorea</i>	19 à 24 jours	(GILES, 1953)
<i>Labidura riparia</i>	8 à 10 jours	(CAUSSANEL, 1971)
<i>Forficula auricularia</i>	21 jours environ	(observat. personnelle)
<i>F. decipiens</i>	17 jours environ	(observat. personnelle)

Comme on le voit, les durées d'incubation les plus proches de celle d'*E. moesta* sont celles de l'autre espèce du même genre et celles des deux espèces de *Forficula* que nous avons élevées dans les mêmes conditions.

Développement post-embryonnaire.

Les stades larvaires ont été observés chez les individus nés au laboratoire et tenus en isolement à partir du 2^e stade. Il y a 5 stades, jamais 6 comme on en observe dans certains cas chez divers Labiduridae (BHARADWAJ, 1966; KNABKE & GRIGARICK, 1971; CAUSSANEL, 1970).

La durée des stades va en augmentant (Tab. I); voici comment elles se situent par rapport à celles d'autres espèces.

Espèces	Durées des stades	Références
<i>E. moesta</i>	12 à 27 jours	(la présente étude)
<i>E. annulipes</i>	10 à 29 jours	(KLOSTERMEYER, 1942)
<i>Anisolabis littorea</i>	23 à 47 jours	(GILES, 1953)
<i>Labidura riparia</i>	7 à 20 jours	(CAUSSANEL, 1966)
<i>Forficula auricularia</i>	11 à 16 jours	(observat. personnelle)

Au total, il s'écoule environ 3 mois et demi entre la ponte et la mue imaginale des *E. moesta* qui en sont issus; les imagos apparus en septembre et octobre proviennent de pontes émises en mai et juin, ce qui constitue un cycle annuel. Par contre les pontes de juillet donnent des larves qui ne sont encore qu'au 4^e stade à la mi-septembre; il est douteux qu'elles puissent devenir adultes avant la saison froide dans les conditions naturelles, et cela paraît exclu pour celles qui sont nées plus tard.

Les mues s'effectuent facilement et assez vite; à tous les stades elles se déroulent en 8 à 12 minutes : rupture dorsale de la cuticule thoracique, flexion des antennes vers le bas et en arrière, agitation rythmique et dégagement des pattes, puis extraction des antennes et enfin de la pince.

Vie ralentie hivernale.

Quelques adultes (2 mâles et 6 femelles) ont été tenus dans un local frais durant un hiver. Ils sont restés inactifs et sans manger, tout en conservant une réactivité aux contacts. A partir d'avril, la température ambiante s'élevant, ils ont repris leur activité et leur appétit; nous les avons accouplés et les femelles, sauf une, ont effectué des pontes normales. Il reste à vérifier si les larves sont également capables d'hibernation.

DISCUSSION.

L'élevage d'*E. moesta*, facile à réaliser, montre que la biologie de cette espèce ressemble à celle d'autres Dermaptères, et spécialement des Labiduridae. On retiendra son cycle annuel et la répétition des pontes durant l'été. A cet égard *E. moesta* apparaît comme un cas intermédiaire entre les deux extrêmes qui sont représentés par *Anisolabis littorea* (une ponte, cycle long) et par *Labidura riparia* (pontes fréquentes, cycle court). Il se rapproche surtout des autres *Euborellia*, mais aussi, par certains aspects, des *Forficula* qui partagent le même habitat. Cela montre l'action de deux facteurs : l'un de nature phylogénétique, et l'autre qui est relatif aux conditions écologiques et qui détermine l'adaptation au milieu. Or celle-ci est excellente chez *E. moesta* puisque cette espèce est dominante en Languedoc. Comme le comportement est un important mécanisme adaptatif, c'est lui que nous allons décrire à présent.

ÉTUDE COMPORTEMENTALE

RYTHMES D'ACTIVITÉ.

Comme la plupart des Dermaptères, *E. moesta* est actif durant la nuit mais cela n'exclut pas une importante activité diurne qui a permis les observations qui vont suivre. Sur le terrain on rencontre assez souvent des *E. moesta* qui déambulent en plein jour, la pince ouverte et un peu relevée; quelquefois nous en avons vu en posture d'accouplement. En élevage cette activité sexuelle s'observe également durant la journée, comme d'ailleurs chez divers Dermaptères (BHARADWAJ, 1966; KNABKE & GRIGARICK, 1971; GILES, 1953; VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968; GADEAU de KERVILLE, 1903). Alimentation et prédation sont également diurnes chez *E. moesta* comme chez les autres espèces du même genre.

Le creusement du sol peut également être observé durant la journée, mais à en juger par la quantité des déblais qu'on voit le matin, il doit s'agir surtout d'une activité nocturne.

ABRIS ET TERRIERS.

Le creusement est effectué au moyen des mandibules, qui servent en outre à porter les déblais au-dehors de l'excavation; ce faisant, *E. moesta* se déplace à reculons. Il creuse de deux façons principalement.

La première consiste à aménager une cavité sous son abri de verre. Si la place disponible n'y est pas suffisante, il creuse des galeries qui forment autant d'accès à un carrefour central où il peut plier son corps et se retourner. Au contraire, si la cavité est béante, il peut édifier au bord de l'abri une cloison formée de déblais. La seconde activité de creusement est de faire des terriers, en général situés au pied des parois de verre du pot. Ils ont la forme d'une lettre U forée en terre dans le plan vertical, avec deux issues. Ce sont des galeries étroites qui ont 2 à 3 fois la longueur de l'Insecte lui-même. Ces abris et ces terriers forment le principal cadre spatial des conduites de prédation et de copulation.

De la même façon, *Labidura riparia* creuse une loge sous un objet posé sur le sol et fore des galeries en U (VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968). Au contraire de ces Labiduridae, *Forficula auricularia* ne creuse le sol que pour y pondre ou pour hiberner (FULTON, 1924); rappelons que c'est un Insecte grimpeur et qui ne recherche pas toujours l'humidité (MADGE & BUXTON, 1975).

ALIMENTATION ET PRÉDATION.

Régime alimentaire.

E. moesta peut lutter contre la dessiccation en buvant de l'eau : quand on humidifie son récipient, on voit l'Insecte sucer les gouttes qui adhèrent aux parois de verre. GILES (1953) a noté la même réaction chez *Anisolabis littorea*.

E. moesta mange aussi bien des végétaux que des proies mortes ou vivantes. Ce régime omnivore est également noté chez les autres espèces du genre *Euborellia*. Sans être aussi exclusivement carnivore que *Labidura* (CAUSSANEL, 1970) ou *Anisolabis* (GILES, 1953), *E. moesta* leur ressemble en ce qu'il attaque et dévore de jeunes Cloportes (*Armadillidium* Brandt).

Durant la période d'activité, on note une perte d'appétit durant les 2 ou 3 jours qui précèdent une mue chez les larves ou une ponte chez les femelles; celles-ci ne s'alimentent pas durant l'incubation.

Usage et forme des pinces.

Si un *E. moesta* trouve un cadavre d'Insecte, il y réagit comme à une nourriture végétale : il le tâte avec les deux antennes, puis avec les palpes, le saisit dans ses mandibules et le mange sur place ou l'emporte dans son abri; aucun usage n'est fait de la pince. C'est ce qu'a observé BHARADWAJ (1966) chez des *E. annulipes* auxquels il n'offrait que des Insectes morts.

C'est quand la proie est vivante et *mobile* que la pince entre en action; il suffit pour cela que son mouvement soit détecté par une seule antenne. On constate alors que la pince sert à capturer la proie, à la tuer, à la transporter et à la maintenir durant sa consommation, comme on l'a noté chez diverses espèces de Dermaptères (DUNLOP, 1865; RISBEC, 1935; THIAGARAJAN, 1939; NEISSWANDER, 1944; GILES, 1953; VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968).

Cela est surtout vrai pour les larves à partir du 2^e stade et pour les femelles adultes, dont les pinces ont des mors droits et jointifs. D'une seule pression de pince, une femelle écrase facilement une Drosophile et peut entamer la tête ou le thorax d'une Mouche longue de 6 à 8 mm. Par contre les mors de la pince des mâles sont si écartés qu'une Drosophile peut passer entre eux sans dommage; aussi leurs mouvements de pincement sont-ils peu efficaces pour la prédation. Cette différence morphologique entre les sexes va de pair avec celle de leur mode de chasse : sur 111 actes de capture observés chez les femelles, la pince a été employée 100 fois, tandis que sur 22 actions menées par des mâles elle ne l'a été que 11 fois. Il faut ajouter à ces 22 actions qu'en 6 occasions les mâles se sont détournés de la proie offerte, alors qu'ils l'ont mangée ensuite après que nous l'ayons tuée; cela ne s'observe jamais chez les femelles. C'est pourquoi nous avons utilisé celles-ci de préférence pour étudier la prédation.

Les mouvements de capture.

Ils dépendent beaucoup du refuge où se tient *E. moesta*; dans son terrier en forme de U, il se poste à l'un des deux orifices, la tête en bas et la pince affleurant au niveau du sol. *Anisolabis littorea* (GILES, 1953) et *Labidura riparia* (observation personnelle)

adoptent également cette posture. Si un petit Insecte touche la pince d'*E. moesta* ainsi placé, celui-ci le saisit en effectuant un vif et court recul; ou encore, il s'enfonce dans son terrier, ce qui fait tomber l'Insecte au-dedans. Le Forficule peut aussi se tenir la tête vers le haut et faire saillir le bout de ses antennes par l'un des orifices; s'il détecte une proie, il avance alors vers elle pour la saisir.

Quand *E. moesta* se tient sous son abri, la capture varie là encore selon la manière dont la proie est détectée. Si un Insecte pénètre sous l'abri en arrière du Forficule, les contacts qu'il porte sur le corps de celui-ci et notamment sur sa pince, porteuse de soies sensorielles (Fig. 2), déterminent l'ouverture de cette dernière et orientent la flexion de l'abdomen, puis le recul et le pincement.

Quand une proie se présente en avant d'*E. moesta*, il la détecte grâce à ses antennes, dont il laisse dépasser les extrémités par une issue de l'abri : il s'avance quand une *Drosophila* parvient à 5 mm environ devant elles. Par contre il ne réagit pas au passage d'un Insecte sur le toit de verre de son abri : la vue ne contribue pas à sa prédation. Les réponses à la stimulation antennaire sont de deux types : le Forficule peut pivoter à 180° et reculer droit sur la proie, pince ouverte; il peut aussi ne pas perdre le contact des antennes et orienter néanmoins sa pince vers la proie par une flexion latérale de l'abdomen dans le plan *horizontal* (Fig. 3). Quand il cherche en même temps à mordre la proie, celle-ci est prise en tenaille entre la pince et les mandibules, et comme encerclée par le corps d'*E. moesta* (Fig. 3 b).

Ces deux actions, que nous dénommerons « recul offensif » et « attaque latérale », conviennent pour chasser dans un espace qui manque de hauteur comme celui où vit *E. moesta*, entre le sol et la face inférieure d'une pierre. Mais si le Forficule poursuit sa proie hors de son abri, ses flexions abdominales tendent, en se répétant, à se faire dans le plan vertical.

Du fait qu'il saisit sa proie aussi bien avec ses mandibules qu'avec sa pince, *E. moesta* constitue un cas intermédiaire entre les autres espèces de Dermaptères. D'une part, il y a ceux qui n'utilisent que leurs mandibules comme *Forficula auricularia* (FULTON, 1924, et observation personnelle) ou *Labia minor* (FULTON, 1924), et ceux qui la saisissent dans les mandibules avant de la transférer à la pince comme *Chelisoches morio* (RISBEC, 1935). D'autre part il y a ceux qui saisissent la proie surtout par la pince et occasionnellement par les mandibules, comme *Labidura riparia* (VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968) ou exclusivement par la pince comme *Anisolabis littorea* (GILES, 1953).

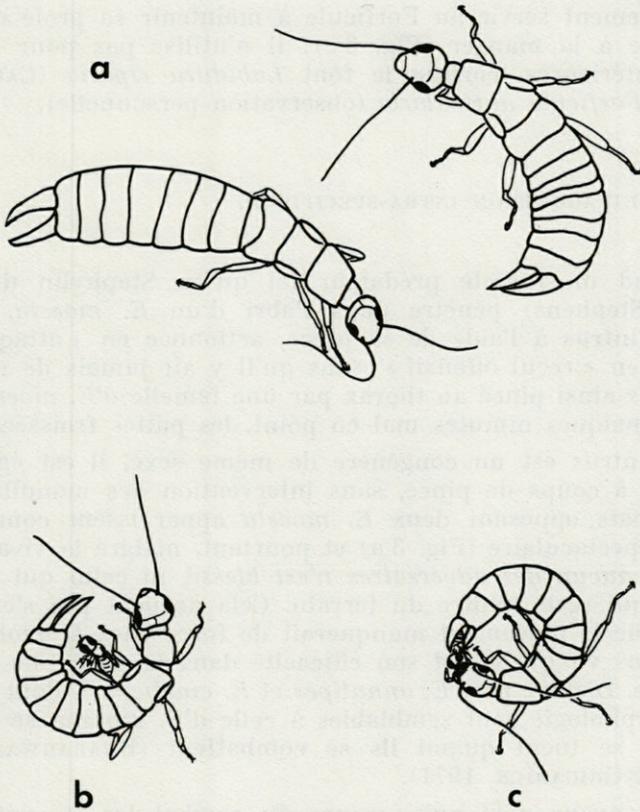


FIG. 3. — Une « attaque latérale » (dessin d'après photographie). a) une femelle d'*E. moesta* tourne sa pince du côté gauche vers un congénère qui s'approche. Attitudes d'*E. moesta* lors de la capture et de l'ingestion d'une proie (dessins d'après photographies). b) Une femelle attaque latéralement une *Drosophile* en l'enserrant entre sa pince, son flanc gauche et ses mandibules. c) Elle mange sa proie en la maintenant au moyen de sa pince.

Mise à mort, transport et consommation de la proie.

Quand la proie a été saisie par la pince, elle est tuée au moyen des mandibules : on note des morsures suivies de mouvements d'arrachement par secousses de la tête dans le plan horizontal. Quand la prise a été faite par les mandibules, la pince cisaille la proie à plusieurs reprises jusqu'à ce qu'elle soit immobile.

Si la capture a eu lieu hors de l'abri, souvent *E. moesta* y amène sa proie : sur 30 observations de ce transport, celle-ci était tenue 18 fois par la pince et 12 fois par les mandibules. La pince

peut également servir au Forficule à maintenir sa proie quand il commence à la manger (Fig. 3 c); il n'utilise pas pour cela ses pattes antérieures, comme le font *Labidura riparia* (CAUSSANEL, 1970) et *Forficula auricularia* (observation personnelle).

DÉFENSE ET AGRESSION INTRA-SPÉCIFIQUE.

Quand un Insecte prédateur tel qu'un Staphylin du genre *Othius* (Stephens) pénètre dans l'abri d'un *E. moesta*, celui-ci combat l'intrus à l'aide de sa pince, actionnée en « attaque latérale » et en « recul offensif », sans qu'il y ait jamais de morsure. Un *Othius* ainsi pincé au thorax par une femelle d'*E. moesta* reste ensuite quelques minutes mal en point, les pattes froissées.

Si l'intrus est un congénère de même sexe, il est également combattu à coups de pince, sans intervention des mandibules (1). Les combats opposant deux *E. moesta* apparaissent comme une escrime spectaculaire (Fig. 3 a) et pourtant, malgré la vivacité des attaques, aucun des adversaires n'est blessé, ni celui qui s'enfuit, ni celui qui reste maître du terrain. Cela ne peut pas s'expliquer du fait que le pincement manquerait de force chez *E. moesta*, car nous avons vu quelle est son efficacité dans la prédation et dans la défense. D'autre part *E. annulipes* et *E. cincticollis*, dont la taille et la morphologie sont semblables à celle d'*E. moesta*, se blessent et même se tuent quand ils se combattent (BHARADWAJ, 1966; KNABKE & GRIGARICK, 1971).

Nous avons noté qu'au cours du combat les oppositions de pinces sont fréquentes; elles exercent ainsi leur action contre le dernier segment abdominal de l'adversaire, qui est très sclérifié. D'autre part les pinces ne font jamais prise sur une patte ni sur une antenne. Enfin, le vidéoscope montre qu'elles cisailent par coups très brefs et sans maintenir leur pression comme dans la prédation. La seule exception concerne les mâles; quand l'un d'eux parvient à saisir l'abdomen de son rival, il le maintient ainsi durant 10 à 30 secondes et cette prise décide de l'issue du combat: celui qui l'a subie s'enfuit sans dommage, mais sans essayer de riposter. Les pinces des mâles, par la courbure et l'écartement de leurs mors, rendent cette prise bien plus facile que celles des femelles.

(1) Sauf dans le cas de rencontre entre un adulte et une larve de 1^{er} ou de 2^e stade: celle-ci est traitée comme une proie. Le cannibalisme vis-à-vis des larves paraît caractériser les Labiduridae (GILES, 1953; VANCASSEL et CAUSSANEL, 1968; KNABKE et GRIGARICK, 1971).

Ces observations suggèrent l'hypothèse d'un contrôle inhibiteur de l'agression envers les congénères. Ce fait, connu dans d'autres groupes zoologiques, est ainsi décrit pour la première fois chez les Dermaptères.

LE COMPORTEMENT SEXUEL.

Préliminaires.

Quand les deux partenaires se rencontrent face à face, on observe quelques contacts d'antennes, puis le mâle fléchit latéralement son abdomen vers la femelle ou bien il pivote à 180° puis recule vers elle sans orientation particulière vers sa zone génitale. Ces mouvements ressemblent à ceux d'attaque mais ils sont beaucoup plus lents et le pénis peut faire saillie; de plus le recul est accompagné de flexions répétées de l'extrémité abdominale dans le plan vertical. Par contre la réaction de la femelle est presque toujours agressive, ce qui peut faire fuir le mâle. Le plus souvent cependant, il contre-attaque et le résultat est une opposition en recul des partenaires, pinces enclenchées; au vidéoscope on voit qu'un des mors de pince de la femelle est entouré par ceux de la pince du mâle, plus crochus. Quand cette opposition cesse, les pinces se séparent tout en restant ouvertes et relevées; alors l'abdomen du mâle se tord à 180° selon l'axe longitudinal tandis que son extrémité reprend à l'envers les flexions verticales mentionnées plus haut. Il se glisse ainsi sous l'abdomen de la femelle, de sorte que les sternites du dernier segment des partenaires entrent en contact. Dès cet instant la femelle s'immobilise, sa pince se ferme, ses derniers sternites s'écartent nettement et le coït peut avoir lieu. Le contact entre les partenaires est étroit : le pénis n'est pas visible durant la copulation.

Plusieurs copulations peuvent faire suite à la première; la réponse agressive de la femelle se réduit alors à une posture préparatoire : se détournant du mâle, elle pivote à 180° et s'immobilise, la pince relevée et ouverte. La copulation peut avoir lieu en diverses circonstances; c'est ainsi que nous avons vu des mâles copuler avec des femelles qui leur défendaient d'approcher d'une proie qu'elles mangeaient (2 observations) ou de leurs œufs qu'elles gardaient (3 observations) : il a suffi qu'elles orientent leur pince vers les mâles pour que ceux-ci copulent. En fait, la seule condition nécessaire au coït est que la zone génitale de la femelle soit accessible au contact de celle du mâle. Ainsi, ce dernier peut copuler avec une femelle enfouie dans son terrier et dont la pince sort

au niveau du sol : quand il perçoit cette extrémité abdominale, le mâle pivote, recule sur elle et copule sans autre contact (3 observations).

Soulignons le fait qu'il n'y a pas de cour, et que les zones génitales des partenaires sont orientées l'une vers l'autre par leurs réactions agressives. Celles-ci peuvent d'ailleurs gêner l'accouplement : ou bien le mâle fuit, ou bien au contraire il riposte si violemment que la femelle s'immobilise en plaquant son abdomen au sol, les pinces fermées. Le mâle recule alors vers elle en effectuant des flexions verticales avec l'extrémité de son abdomen : du plat de sa pince, il paraît « caresser » les tergites de la femelle; néanmoins aucun coït n'a lieu dans ce cas. L'équilibre des forces entre les partenaires est donc nécessaire pour que la relation agressive initiale conduise à une copulation.

Le fait que la femelle d'*E. moesta* oriente ses genitalia vers celles du mâle en prenant une posture agressive, met cette espèce tout à fait à part des autres Dermaptères, chez lesquels c'est le mâle qui effectue le contact vis-à-vis de la femelle, dont il a obtenu l'immobilité par des contacts d'antennes, de pattes et de pinces constituant une « cour » ou parade nuptiale. C'est ce qui est décrit chez les autres *Euborellia*, chez *Anisolabis littorea*, chez *Labidura riparia*, chez *Chelisoches morio* (RISBEC, 1935) et chez *Forficula auricularia* (GADEAU de KERVILLE, 1903). Si la femelle de *L. riparia* tourne sa pince agressivement vers le mâle, l'accouplement est empêché ou retardé (VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968), mais les mâles de cette espèce comme ceux d'*A. littorea* (GILES, 1953) parviennent à leurs fins en tapotant les tergites de la femelle avec leur pince; ainsi, les mêmes actes existent chez ces Labiduridae et chez *E. moesta* mais leur valeur fonctionnelle est différente.

COPULATION.

On ne peut pas décrire de posture copulatoire spécifique en raison de la diversité des conditions dans lesquelles peut avoir lieu le rapprochement sexuel. Sur un sol plat, la torsion abdominale en travers que subit le mâle l'oblige souvent à tomber sur le dos, mais cela ne se produit pas s'il trouve à s'accrocher. Cette torsion elle-même n'a rien d'obligatoire : nous avons vu des mâles poser leurs pattes sur le bord de l'abri de la femelle et copuler en recourbant leur abdomen par-dessous, la face inférieure tournée vers le haut par conséquent. Chez les autres Dermaptères on a décrit la même torsion en travers de l'abdomen du mâle, qui met

sa face ventrale au contact de celle de la femelle, et son caractère facultatif quand des supports locaux permettent de réaliser ce contact sans torsion (FULTON, 1924; VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968; KNABKE & GRIGARICK, 1971).

Par contre on observe chez le mâle une *séquence d'actes* bien spécifique : l'intromission, puis une série de contractions abdominales survenant 10 à 20 secondes plus tard, et enfin des battements saccadés des antennes vers l'arrière, ainsi que des palpes qui s'écartent à la même cadence, soit environ une fois par seconde. Ces mouvements se produisent entre 20 et 60 secondes après le début du coït et durent de 15 à 45 secondes; ensuite le mâle reste immobile. Durant ce temps la femelle reste sur place, mais elle peut se toiletter une antenne ou manger une proie, ou encore soigner ses œufs. Puis, environ 2 à 3 minutes après le début du coït, elle se met en marche et entraîne le mâle, qui se détache quelques secondes plus tard. C'est la durée qu'ont notée BHARADWAJ (1966) chez *E. annulipes* et KNABKE & GRIGARICK (1971) chez *E. cincticollis* qui signalent également chez cette espèce les contractions abdominales et les battements d'antennes du mâle que nous avons décrits chez *E. moesta*.

La copulation peut reprendre, de 3 à 8 minutes plus tard, et souvent 2 ou 3 fois. Parfois le second coït dure très longtemps : 10 à 20 minutes au cours desquelles on observe plusieurs séries de secousses des antennes et des palpes. Cette durée de coït est de l'ordre de celle que GILES (1953) a observée chez *Anisolabis littorea*; elle est de une demi-heure à une heure chez *Labidura riparia* (VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968) et encore plus longue chez *Forficula auricularia* (GADEAU de KERVILLE, 1903; FULTON, 1924). Après ces coïts, le mâle *E. moesta* reste quelques minutes dans l'abri de la femelle sans subir d'agression de sa part; d'ailleurs c'est parfois elle qui abandonne la place.

LE COMPORTEMENT MATERNEL.

Ponte et nidification.

La ponte s'effectue durant la nuit, habituellement sous l'abri de verre (16 cas sur 20 observations). La femelle peut aussi déposer ses œufs à même le sol avant de les porter un par un sous l'abri, un ou deux jours après. Enfin elle peut mettre les œufs dans un terrier de ponte, celui-ci pouvant être creusé secondairement sous l'abri. Il ne s'agit pas des galeries en U décrites plus haut : le

terrier de ponte n'a qu'une entrée et non deux; cette issue n'est pas obstruée comme celle du terrier de ponte de *Labidura riparia* (VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968).

Quand la ponte a lieu sous l'abri, la femelle en bouche les issues à l'aide de particules de terre; souvent, elle en fixe également sous le toit de verre, ce qui l'opacifie. Nous avons observé le même comportement chez les femelles de *Forficula auricularia*. Cette transformation de l'abri en loge close est rarement faite par *E. moesta* aussitôt après avoir pondu, mais plutôt 2 ou 3 jours après. Durant ce laps de temps, la femelle peut encore s'alimenter et même copuler tout en gardant ses œufs (3 observations). Ensuite elle reste enfermée avec les œufs dans la loge d'incubation, sans manger, jusqu'à ce que les larves soient écloses et pigmentées (1). *Labidura riparia* observe le même jeûne durant l'incubation (VANCASSEL, 1967).

Soins aux œufs et aux larves.

Dès que les œufs sont émis, et durant toute leur incubation, la femelle les manipule fréquemment avec ses palpes, elle les étale puis les rassemble en grappe; ce comportement caractérise les Dermaptères (FULTON, 1924; WEYRAUCH, 1929; VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968).

Les larves sont blanches quand elles éclosent et ne sont bien pigmentées que le lendemain; c'est alors seulement que la femelle ouvre la loge d'incubation (2) et en sort elle-même. Elle y ramène des aliments (proies, fragments végétaux) que les larves mangent avec elle; *Labidura riparia* présente le même comportement (VANCASSEL, 1973), ainsi qu'*E. annulipes* (BHARADWAJ, 1966).

Durant une semaine environ, la femelle cohabite ainsi avec ses larves, qui la « lèchent » fréquemment. Elle attaque avec vivacité les Insectes vivants ou morts qu'on dépose devant l'entrée de l'abri, et elle pince même des fragments d'Insectes (patte, abdomen) malgré leur immobilité. Les jours suivants, les larves de 1^{er} stade se dispersent peu à peu et la femelle quitte l'abri.

Les femelles d'*E. annulipes* (BHARADWAJ, 1966) et d'*Anisolabis littorea* (GILES, 1953) restent avec leurs larves durant leur 1^{er} stade, et les défendent activement, tout comme *E. moesta*. Par contre le

(1) Une femelle qui avait quitté sa loge 10 jours seulement après avoir pondu s'est alimentée et y est revenue le jour même; mais 3 jours plus tard, elle avait mangé tous ses œufs.

(2) Une femelle était encore enfermée dans sa loge 27 jours après y avoir pondu; nous l'avons alors ouverte et y avons trouvé toutes les larves, mortes au 1^{er} stade.

séjour n'est que de 2 à 3 jours chez la femelle de *Labidura riparia* (VANCASSEL & CAUSSANEL, 1968) et chez celle d'*E. cincticollis* qui, par ailleurs, ne protège pas ses larves (KNABKE & GRIGARICK, 1971). À l'opposé, *Forficula auricularia* reste avec ses larves durant tout leur 1^{er} stade et souvent leur 2^e (LAMB, 1976), et en prend activement la défense (FULTON, 1924).

Il arrive que la femelle d'*E. moesta* meure quelques jours après l'éclosion, sous l'abri, parmi ses larves. Celles-ci restent auprès du cadavre, comme font en pareil cas les larves de *Forficula auricularia* (WEYRAUCH, 1929) et de *Chelidurella acanthopygia* (Gené) (BEIER, 1959, cité par VANCASSEL, 1973), mais c'est pour le manger, après quoi elles se dispersent (3 observations).

LE PREMIER STADE LARVAIRE.

L'observation de plusieurs portées nous a montré que le comportement typique de l'espèce se développe au cours du premier stade de la vie larvaire, en passant par divers états successifs durant les 12 à 18 jours que dure ce stade.

Phase initiale.

Il s'écoule environ 3 jours entre l'éclosion des larves et leur première sortie hors de la loge d'incubation; durant ce temps elles se pigmentent et mangent les enveloppes d'œufs vides. Durant les 2 à 4 jours suivants, les larves sortent de la loge mais ne s'en éloignent pas et s'y regroupent avec la femelle. Celle-ci leur apporte des aliments qu'elles mangent à plusieurs en même temps et en bon accord. C'est une phase de vie communautaire au cours de laquelle on n'observe aucun emploi de la pince.

Phase intermédiaire.

Environ une semaine après leur éclosion, les larves continuent de se grouper sous l'abri, mais leur activité locomotrice les fait se disperser dans tout le récipient. Si elles se rencontrent alors elles s'écartent l'une de l'autre, parfois en relevant un peu la pince. Quand elles mangent à plusieurs un Insecte mort, elles réagissent aux secousses imprimées au cadavre en le frappant de coups de pince lancés par-dessus la tête, dans le plan *vertical*; souvent le coup atteint une autre larve, qui réagit en frappant de même. Une

petite proie vivante (par ex. : un Puceron) peut être attaquée, mais uniquement au moyen des mandibules : si elle remue, la larve se recule et lance un coup de pince vertical, mais sans résultat. Cet état où débute la dispersion, en même temps qu'apparaissent les mouvements de pince, dure environ 4 jours.

Phase finale.

La tendance à la dispersion et à l'isolement est maximum : des larves tentent l'escalade des parois du récipient, tandis que d'autres se creusent un terrier individuel. Il n'y a plus de consommation alimentaire en commun.

D'autre part l'abdomen peut être fléchi dans le plan *horizontal*, ce qui permet d'effectuer les mêmes actes que les adultes : ceux de toilette de la pince à l'aide d'une patte postérieure, et surtout ceux de combat, avec « attaque latérale » et « recul offensif ». Ces combats sont fréquents entre larves réfugiées sous un même abri, jusqu'à ce que l'une d'elles en ait évincé les autres; celle-ci peut alors s'y emmurer en élevant sur le pourtour une paroi faite de particules de terre, et elle y restera isolée de 1 à 3 jours jusqu'à ce qu'elle ait mué. Les autres larves, d'ailleurs, ne mangent rien non plus durant cette phase; c'est pourquoi on ne peut pas savoir si elles sont capables d'utiliser leur pince pour la prédation comme elles le font pour se combattre. Mais dès que leur mue en 2^e stade est complétée, elles capturent de petits Insectes (Pucerons, Drosophiles privées d'une aile) par des actions de mandibules et de pince semblables en tous points à celles des adultes.

Dès ce moment, le comportement des larves est fixé dans sa forme adulte, y compris le forage du terrier en U. Sous un abri de verre, elles forment souvent une logette en élevant sur le pourtour des parois de terre percées d'une ou deux ouvertures; elles obstruent celles-ci quand elles se préparent à muer. Ces larves sont insociables entre elles. Quand elles rencontrent un adulte, leur réaction dépend de leur développement : une larve de 2^e ou de 3^e stade s'enfuit, mais une larve de 5^e stade fait front et combat avec sa pince; elle ne risque pas de blessure, comme il a été exposé plus haut.

Ces observations appellent plusieurs remarques comparatives. On peut noter tout d'abord la ressemblance du comportement des larves de 1^{er} stade d'*E. moesta* à celui des larves d'*E. annulipes* (BHARADWAJ, 1966) : même durée du séjour en groupe auprès de la femelle, même aptitude à forer déjà un terrier individuel. Chez *Labidura riparia*, la dispersion se produit beaucoup plus tôt.

Mais ce sont surtout les phénomènes de sociabilité et d'agression qui méritent d'être comparés entre espèces de Dermaptères. Ainsi on est frappé par la ressemblance de la sociabilité et des actions de pince chez *E. moesta* durant les phases initiale et intermédiaire de son 1^{er} stade larvaire, avec celles de *Forficula auricularia* durant toute sa vie larvaire et même adulte : même grégairisme (LHOSTE, 1944), mêmes coups de pince à la verticale sans efficacité prédatrice, mêmes conflits sans gravité autour d'une parcelle d'aliment consommée en commun (FULTON, 1924, et observations personnelles).

Par ailleurs il est intéressant de constater, chez *Labidura riparia* (CAUSSANEL, 1966) et chez *Anisolabis littorea* (GILES, 1953), que si les jeunes larves sont victimes du cannibalisme des adultes et les fuient, ce n'est plus le cas pour celles de 4^e et 5^e stades : elles peuvent se grouper avec les adultes. Cette sociabilité n'existe pas chez *E. moesta*, dont l'agressivité territoriale est trop forte. Néanmoins, comme chez les deux autres Labiduridae, les adultes traitent les jeunes larves comme des proies mais ils traitent les plus développées comme des congénères, puisqu'ils leur appliquent la même forme de combat « contrôlé » qu'ils pratiquent entre eux.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'éthologie d'*E. moesta* présente des particularités intéressantes. Ainsi, nous avons noté des corrélations entre la morphologie chez l'imago mâle, à propos des conduites prédatrice, agressive et sexuelle.

D'autre part, il est remarquable que certaines conduites servent plusieurs finalités adaptatives différentes. Ainsi, la construction d'une loge close est-elle préparatoire à la mue, mais aussi à la ponte. De même, le transport des proies sous l'abri sert la consommation du prédateur, mais aussi éventuellement l'approvisionnement de ses larves. Enfin certains mouvements de tout le corps (la flexion latérale, le pivotement suivi de recul) jouent un rôle aussi bien dans la prédation que dans la défense et même dans l'accouplement.

Enfin l'agression remplit des fonctions particulières chez cette espèce : elle est assez forte pour assurer un partage territorial de l'espace, mais elle est cependant modérée et contrôlée. C'est pourquoi les préliminaires au rapprochement sexuel peuvent

prendre une forme agressive sans qu'il y ait danger pour les partenaires, ni besoin d'une « cour » pour immobiliser la femelle comme chez les autres Dermaptères.

Par comparaison aux espèces de ce groupe, l'éthologie d'*E. moesta* ressemble à celle des Labiduridae en général comme on l'a vu, et surtout à celle des autres *Euborellia*. Elle concorde sur divers points avec ce que la biologie de cette espèce laisse attendre, à savoir qu'il s'agit d'une forme intermédiaire aussi bien pour le régime alimentaire que pour les modalités de prédation, la durée du comportement maternel ou la sociabilité des jeunes larves.

Toutefois il faut noter l'extrême agressivité territoriale d'*E. moesta* liée à l'occupation solitaire d'une cavité servant de lieu d'affût, et la manière unique dont cette agression est contrôlée et concourt au rapprochement sexuel.

En fait, malgré son originalité, le comportement d'*E. moesta* montre une communauté de mécanismes qui l'apparentent à celui d'autres Dermaptères. Ainsi existe-t-il des réponses comparables entre *E. moesta* et *Labidura riparia*, au cours des préliminaires à l'accouplement, chez l'un et l'autre sexe; mais nous avons vu qu'elles n'ont pas la même fonction. De même trouve-t-on entre ces espèces une similitude dans les réactions des imagos envers les larves jeunes et âgées; mais leurs effets sur la sociabilité sont différents.

Nous en concluons que l'étude de la différenciation de comportements spécifiques originaux à partir de caractères communs peut être menée avec profit chez les Dermaptères; dans cette analyse comparative, la place tenue par *E. moesta* ne saurait être négligée.

RÉSUMÉ

E. moesta, Dermaptère commun du Midi de la France, effectue plusieurs pontes à partir de mai jusqu'en août. Le développement des larves s'achève généralement avant l'automne. Il est omnivore, prédateur à l'occasion, et vit solitaire, faisant preuve d'agressivité territoriale; pendant les combats que motive celle-ci n'occasionnent jamais de blessures. L'accouplement lui-même débute par une rencontre de type agressif, sans aucune « cour ». Cette agressivité apparaît à la fin du premier stade larvaire.

BIBLIOGRAPHIE

- BEHURA, B. K., 1950. The life history of *Forficula auricularia* L. *Nature*, **166** : 74.
- BHARADWAJ, R. K., 1966. Observations on the bionomics of *Euborellia annulipes* (Dermaptera : Labiduridae). *Ann. entomol. soc. Am.*, **59** : 441-450.
- CAUSSANEL, C., 1966. Etude du développement larvaire de *Labidura riparia* (Derm. Labiduridae). *Ann. Soc. entomol. Fr. (N. S.)*, **2** : 469-498.
- CAUSSANEL, C., 1970. Principales exigences écophysiologiques du Forficule des sables, *Labidura riparia* (Derm. Labiduridae). *Ann. Soc. entomol. Fr. (N. S.)*, **6** : 589-612.
- CAUSSANEL, C., 1971. La fécondité du Forficule des plages *Labidura riparia* (Insecte Dermaptère), son cycle reproducteur près d'Arcachon (Gironde). *Vie Milieu*, suppl., **22** : 783-802.
- CAUSSANEL, C., 1975. Cycles reproducteurs de la femelle de *Labidura riparia* (Insecte, Dermaptère) et leurs contrôles neuroendocrines. *Thèse, Univ. de Paris VI*, 127 p.
- CHOPARD, L., 1949. Ordre des Dermaptères, in : P.P. Grassé, *Traité de Zoologie*, **9** : 745-770; Paris, Masson.
- DAUTA, M., 1978. Contribution à l'étude d'un Dermaptère méditerranéen : *Euborellia moesta* (Géné.), (Carcinophoridae). Recherches biologiques et autoécologiques. *Thèse de 3^e cycle, Université de Toulouse III*, 97 p.
- DUNLOP, A. A., 1865. On the use of the anal forceps in the Forficulidae. *Entomol. month. Mag.*, **2** : 158.
- FULTON, B. B., 1924. Some habits of earwigs. *Ann. entomol. Soc. Am.*, **17** : 357-367.
- GADEAU DE KERVILLE, H., 1903. L'accouplement des Forficulidés (Orthoptères). *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **85** : 85-87.
- GILES, E. T., 1953. The biology of *Anisolabis littorea* (White) (Dermaptera : Labiduridae). *Trans. roy. Soc. N. Z.*, **80** : 383-398.
- GUPPY, R., 1950. Biology of *Anisolabis maritima* (Géné), the seaside earwig, on Vancouver Island. (Dermaptera, Labiduridae). *Proc. entomol. Soc. B. C.*, **46** : 14-18.
- HEERDT, P. F. van, 1946. Eenige physiologische en oecologische problemen bij *Forficula auricularia* L. *Thèse, Utrecht, P. Den Boer*, 126 p.
- HERTER, K., 1963. Zur Fortpflanzungsbiologie des Sand-oder Uferohrwurmes *Labidura riparia* Pall. *Zool. Beitr. (N. F.)*, **8** : 297-329.

- KLOSTERMEYER, E. C., 1942. The life history and habits of the ring-legged earwig *Euborellia annulipes* (Lucas) (Dermaptera). *J. Kans. entomol. Soc.*, **15** : 13-18.
- KNABKE, J. J. & A. A. GRIGARICK, 1971. Biology of the African earwig, *Euborellia cincticollis* (Gerstaecker), in California, and comparative notes on *Euborellia annulipes* (Lucas). *Hilgardia*, **41** : 157-194.
- LAMB, R. J., 1976. Dispersal by nesting earwigs, *Forficula auricularia* (Dermaptera : Forficulidae). *Can. Entomol.*, **108** : 213-216.
- LHOSTE, J., 1944. L'« effet de groupe » chez *Forficula auricularia* L. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **69** : 97-105.
- MADGE, D. S. & J. H. BUXTON, 1975. Relative humidity reactions of the European earwig, *Forficula auricularia* L. (Dermaptera, Forficulidae). *Ann. Entomol. Fenn.*, **41** : 103-112.
- NEISWANDER, C. R., 1944. The ring-legged earwig, *Euborellia annulipes* (Lucas). *Bull. Ohio agr. Exp. Stn.*, **648** : 1-14.
- PERTTUNEN, N. V., 1952. Seasonal change in the humidity reaction of *Forficula auricularia* L. *Nature*, **170** : 209-210.
- RISBEC, J., 1935. Note sur les mœurs du *Chelisoche morio* Fabr. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **11** : 31-32.
- THIAGARAJAN, K. B., 1939. The habits of the common earwig of Annamainagar *Euborellia stali* (Dohrn). *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, **40** : 721-723.
- VANCASSEL, M., 1967. Contribution à l'étude descriptive et expérimentale du cycle parental de *Labidura riparia* P. *Thèse de 3^e cycle, Univ. Rennes*, 95 p.
- VANCASSEL, M., 1973. La fin du cycle parental de *Labidura riparia* (Dermaptère, Labiduridae). *Terre Vie*, **27** : 481-490.
- VANCASSEL, M., 1974. Etude du cycle parental chez *Labidura riparia* (Insecte - Dermaptère). *Thèse, Univ. Rennes*, 148 p.
- VANCASSEL, M. & C. CAUSSANEL, 1968. Contribution à l'étude descriptive du comportement de *Labidura riparia* P. (Labiduridae, Dermaptère). *Rev. Comp. animal*, **2** : 1-18.
- WEYRAUCH, W. K., 1929. Experimentelle Analyse des Brutpflege des Ohrwürms *Forficula auricularia* L. *Biol. Zentralbl.*, **49** : 543-558.

Reçu le 29 septembre 1978.

**THE FIRST MICROPARASELLID FROM
SUBTERRANEAN WATERS OF IRAN,
MICROCHARON RAFFAELLAE
N. SP. (CRUSTACEA, ISOPODA)**

by Giuseppe Lucio PESCE

Zoological Institute of University of L'Aquila, Italy

ABSTRACT

During research on the fauna of the underground phreatic systems of Iran, promoted by the Zoological Institute of the University of L'Aquila (Italy), a fairly large number of isopods of the family Microparasellidae were obtained from some fresh-water wells in the Highland of Isfahan.

These records are noteworthy and of some systematic and biogeographical value as, till now, no representatives of this family had been reported from this region.

All the collected material belongs to a new species of the genus *Microcharon* Karaman 1933, which is described here.

MICROCHARON RAFFAELLAE n. sp. (*)

MATERIALS.

Holotype (♂), allotype (♀), 2 ♂♂ and 8 ♀♀ (paratypes), preserved in alcohol and glycerol, from a fresh-water well (n. IR/41), among the houses of the Village of Cialestore (Shahr-E-Kord), 20 May 1978, coll. RAHIM; 2 ♂♂ and 1 ♀, completely dissected and mounted on coverslips with Faure solution, from a fresh-water well (n. IR/17) in Shahr-E-Kord, along the Palavi Road, 19 September 1977, coll. PACE and RAHIM;

(*) In honour of Miss. Raffaella PACE who collected the new species.

2 ♂♂, 18 ♀♀ and some late embryonic stages (st. II and III according to COINEAU, 1971), preserved in alcohol and glycerol, from some fresh-water wells (nn. IR/19, IR/26, IR/39) in Shahr-E-Kord, along the Boulevard Dashghari, 20 September 1977, coll. PACE and RAHIM. Holotype, allotype and a series of 10 paratypes preserved at the « Museo Civico di Storia Naturale di Verona », Verona, Italy; other material preserved in the collections of the author, at the Zoological Institute of the University of L'Aquila, Italy.

DESCRIPTION.

Body completely unpigmented and blind; body length (i.e. excluding antennules, antennae and uropods) 1.12-1.35 mm in the males, 1.30-1.62 mm in the females; corresponding mean body width 0.15-0.16 mm, which is about 1/10 of the length. Cephalosome about as long as wide ($L/l = 0.90-0.92$). Thoracic segments slightly larger than long. Pleotelson subquadrangular, longer than large ($L/l = 1.25-1.26$) and armed with 6 setae of different length on the distal margin and 3-4 setae on each lateral margin.

Antennula 5-segmented; the first segment is both longer and larger than following ones and is armed with 1 naked seta; segment 2 bears distally, implanted on a marked protuberance, a plumose seta reaching over the segment 5, and laterally 2 aesthete-like elements; segment 3 with a short, naked seta; segment 4 with an aesthete and 1 simple seta; segment 5 bears apically a very heavy aesthete, 3 simple setae, 1 aesthete-like element and, laterally, a short aesthete.

Second antenna with a 1-segmented exopod, armed with 2 slender lateral setae; flagellum with 8-9 elongate segments.

Mouthparts, excluding the second maxilla, without marked differences as compared to those of the other fresh-water species of the genus. Second maxilla bears 3 arthrites of about the same length; the outer one and the central one each with 4 apical setae of different length, and a row of 4-5 small setulae near the base; the medial arthrite bears apically 3 setiform spines and 3 setae of different length; laterally there are a long seta and a row of 13-14 hair-like setules.

The pereopods, rather similar in shape, are more elongated than in the other fresh-water species of the genus and with some differences in the armature. Dactylus bears 2-4 setae and 2 long claws, the longer one about twice as long as the dactylus. Pereiopod

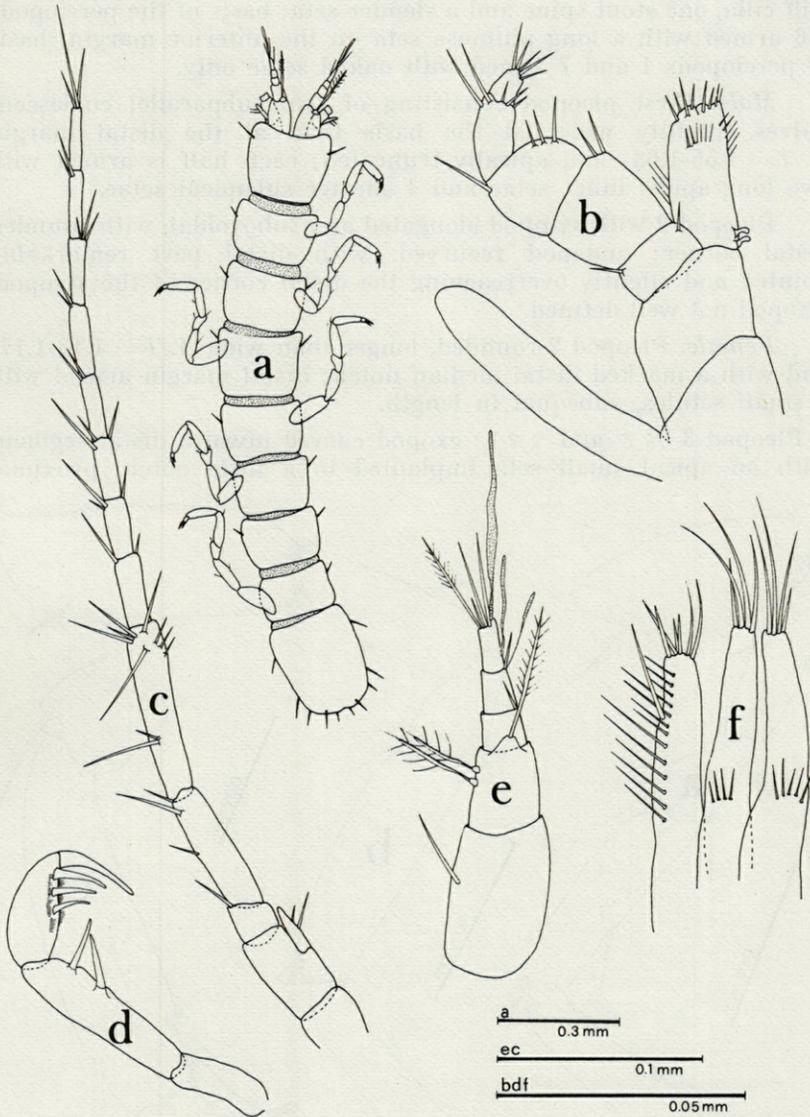


FIG. 1. — *Microcharon raffaellae* n.sp. a : body, dorsal view; b : maxilliped; c : second antenna; d : mandible, palp; e : first antenna; f : maxilla 2.

1 with the posterior margin of the propodus armed with a row of stiff cilia, one stout spine and a slender seta; basis of the pereiopods 2-6 armed with a long plumose seta on the anterior margin, basis of pereiopods 1 and 7 armed with naked setae only.

Male. First pleopod consisting of two subparallel coalescent halves, slightly wider at the basis than at the distal margin ($L/l = 1.55-1.62$) and apically truncated; each half is armed with two long apical inner setae and 4 shorter subapical setae.

Pleopod 2 with sympod elongated and subovoidal, with rounded distal corner; endopod recurved, with distal part remarkably pointed and slightly overreaching the distal corner of the sympod. Exopod not well defined.

Female. Pleopod 2 rounded, longer than wide ($L/l = 1.15-1.17$) and with a marked distal median notch; distal margin armed with 4 small setules, subequal in length.

Pleopod 3 ($\delta \delta$ and $\text{♀} \text{♀}$): exopod curved inward, distal segment with an apical small seta implanted in a little notch, proximal

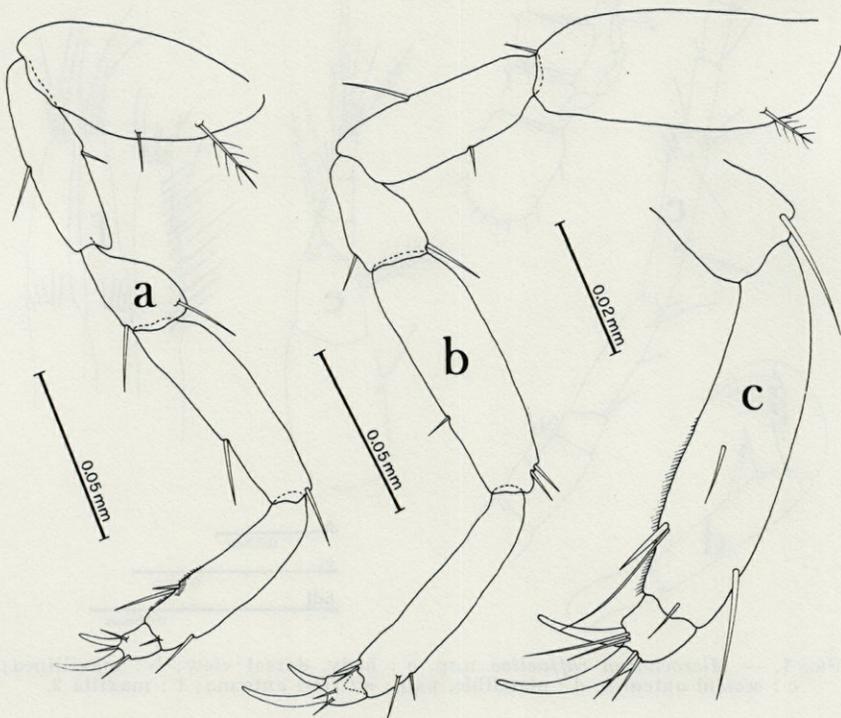


FIG. 2. — *Microcharon raffaellae* n.sp. a: pereiopod 1; b: pereiopod 7; c: pereiopod 1, detail of propod, dactylus and claws.

segment with 2 marked protuberances on the inner margin; endopod large, irregularly rounded and with no apical setae.

Pleopod 4 is also similar in both males and females and consists of a 1-segmented subovoidal naked segment.

Uropod : peduncle enlarged, slightly longer than the pleotelson and about twice as long as large, armed with 8-9 naked setae of different length; exopod short, laterally implanted and armed with 3 naked setae on the distal margin; endopod about 1/2 as long as the peduncle and armed with 2 longer terminal setae, 2 shorter terminal setae, 3 subapical setae, 2 lateral plumose setae and 2 subbasal setae.

ECOLOGY.

Microcharon raffaellae n.sp. lives in underground phreatic fresh-waters of the Highland of Isfahan (Iran). The new species was collected from some man-made wells sunked in Pliocenic sandstone and clay : we suppose that they receive their water from one and the same subterranean water-bearing system, and this idea is endorsed by the homogeneity of the physico-chemical and biological characteristics of the water as well as of the bottom sediment (water depth : 4-4.5 m; H₂O temperature : 15.5° C - 15.6° C; pH : 7.5; NO₂ : 0.1 mg/l; salinity : 0.9 ‰; bottom sediment composed of thin sandstone with clay and numerous small plant detritus; associated fauna : amphipods, cyclopids, harpacticoids, ostracods, oligochaetes, nematods and some mosquito larvae).

REMARKS.

Microcharon raffaellae n.sp. belongs to the freshwater species of the genus *Microcharon*, characterized by a 5-segmented antennula, a female second pleopod with apical setae and a male second pleopod with rounded sympod. The new species is particularly close to *M. kirghisicus* Jankowskaya 1964 from Central Asia and to *M. phreaticus* Coineau et Botosaneanu 1973 from the Island of Cuba for both the absence of setae on pleopod 3 and lacking pectinated elements on maxilla 2. From the above species, as well as from the others with a 5-segmented antennula, *M. raffaellae* n.sp. differs markedly by the morphology and the armature of the first male pleopod, the elongated female pleopod 2, the pointed protu-

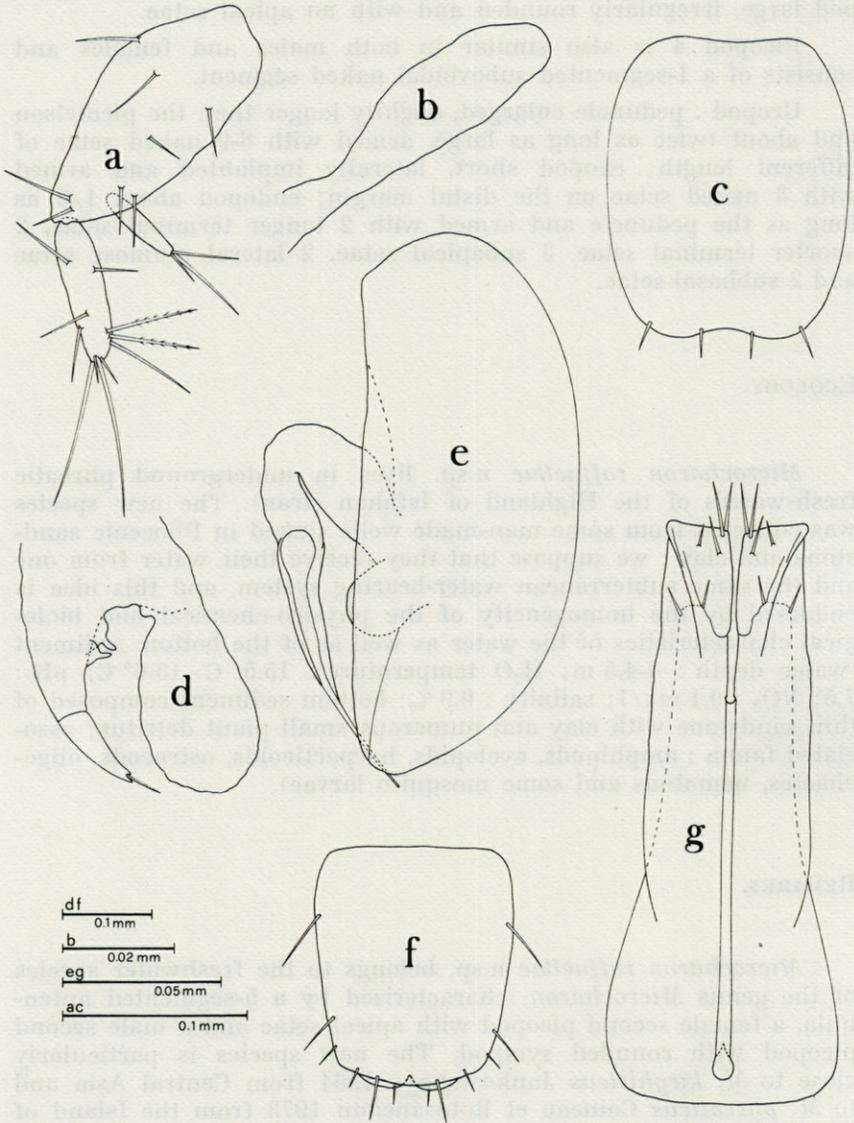


FIG. 3. — *Microchiron raffaellae* n.sp. a : uropod; b : pleopod 4; c : female pleopod 2; d : pleopod 3; e : male pleopod 2; f : pleotelson; g : male pleopod 1.

berances at the base of the exopod of the pleopod 3 and the mean ratio between the uropod and the pleotelson.

To date, the genus *Microcharon* includes several species and subspecies and shows a wide, cosmopolitan distribution (Europe, Asia, Northern Africa, New Caledonia, West Indies, etc.). Numerous species are found in continental subterranean waters (fresh-brackish waters), others are marine, belonging to the intertidal and meiofaunal biocoenosis, the former being adapted to the continental waters during the Miocene regressions of the 'Tethys Sea' in the way of other hypogean groups such as Thermosbenaceans, Cirolanids, etc.; Stock (1977) named this kind of colonization "Regression Model".

The treatment of the genus by COINEAU (1968) provided a separation between the marine (with a 5-segmented antennula) and the freshwater and brackish water (with a 6-segmented antennula) species and subspecies.

Stock (1977) pointed out that the marine species are usually (but not always) characterized by a 5-segmented antennula, and one marine species at least (*M. monnioti* Bocquet 1970) has a 6-segmented antennula like the freshwater species and subspecies; in the same way, some freshwater and brackish-water species (e.g. *M. kirghisicus* Jankowskaya 1964, *M. phreaticus* Coineau et Botosaneanu 1973, *M. herrerae* Stock 1977) can be characterized by a 5-segmented first antenna. Moreover, the present author reported that other discriminative features can be considered between the marine and the continental species and subspecies of *Microcharon*, i.e. the presence of 3 plumose setae on the endopod of the pleopod 3 in the first ones (versus inarmed), short claws and dactylus on the pereopods in the marine species (versus dactylus and claws somewhat long), presence of pectinated elements on the maxilla 2 (versus absence).

However, as to this latter feature, we recently collected two new species from subterranean freshwaters of Algeria (*M. karamani* and *M. zibani* Pesce and Tete, in press) which are characterized by pectinated elements on the inner arthrite of the maxilla 2 as well as by pectinated spines on the outer endite of the maxilla 1. Moreover, *M. raffaellae*, too, shows features of both freshwater and marine species, such as a 5-segmented antennula, endopod of pleopod 3 without plumose setae, etc.

In conclusion, all these facts raise some doubts about the opportunity to assign a discriminative value to the characteristics proposed for separating the marine *Microcharon* from the freshwater species; in reality the only difference between these groups is, as far as we know to date, the unequal length of the claws and

the dactylus of the pereopods, which are shorter in the marine species and longer in the freshwater hypogean species in which, as in other subterranean crustaceans, they constitute a remarkable adaptative feature (possibly related to the nature of the bottom sediment).

RÉSUMÉ

Description de *Microcharon raffaellae* n.sp., nouveau Microparasellide des eaux souterraines d'Iran.

La nouvelle espèce se rapproche de *M. kirghisicus* et de *M. phreaticus* par la présence d'une sétation des soies de la maxille 2, par la constitution des antennules et par son pléopode 3 glabre.

M. raffaellae n.sp. se distingue des autres espèces dulçaquicoles par la morphologie du pléopode 1 du mâle, la morphologie des maxilles 2 et par la constitution des antennes 1.

Le genre *Microcharon* est décrit pour la première fois des eaux souterraines d'Iran.

BIBLIOGRAPHY

- BOCQUET, C., 1970. Sur un nouveau Microparasellide marin des sables de Roscoff, *Microcharon monniti* n.sp. (Isopodes Asellotes). *C. r. heb. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 271 : 85-87.
- COINEAU, N., 1968. Contribution à l'étude de la faune interstitielle. Isopodes et Amphipodes. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris, n. s., sér. A, Zool.*, 55 (3) : 1-71.
- COINEAU, N., 1971. Les Isopodes interstitiels. Documents sur leur écologie et leur biologie. *Mém. Mus. natl Hist. nat., n. s., Sér. A*, 114 : 1-170.
- COINEAU, N. & L. BOTOSANEANU, 1973. Isopodes interstitiels. In : Résultats des expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba, 1 : 191-220. Bucarest, Acad. R.S.R. éd.
- JANKOWSKAYA, A. J., 1964. Relict Crustaceans of coastal bottom waters of the Lake Issyk Kul (North Tien-Shan). *Russk. Zool. Zh.*, 43 (7) : 975-986.
- KARAMAN, St., 1933. Beitrage zur Kenntnis der Isopoden-Familie Microparasellidae. *Mitt. Höhl.-u. Karstforsch.* : 42-44.

PESCE, G.L. & P. TETE', 1978. Microparasellides d'Algerie (Crustacea : Isopoda). *Rev. Zool. Afr.*, **92** (4) : 992-1002.

STOCK, J. H., 1977. Microparasellidae (Isopoda, Asellota) from Bonaire. *Stud. Fauna Curacao other Caribb. Isl.*, **168** : 69-91.

Reçu le 4 juillet 1978.

OVOVIVIPARITY
IN *SALAMANDRA SALAMANDRA* (L.)
(AMPHIBIA, URODELA) FROM NORTHERN ISRAEL

by M.R. WARBURG, G. DEGANI & I. WARBURG
Biology Dept., Technion, Haifa

ABSTRACT

1. Larvae were born alive, singly or in small batches, generally wrapped in their embryonic sac.
2. The duration of spawning was 1-4 days, numbers of larvae ranged between 30-200 per batch.
3. Larvae weighed 0.13-0.40 g when born and were 2.5-4.0 cm long; an exponential relationship was found between length and weight of the newly born larvae.
4. Number of larvae per batch and their dimensions were compared in three populations.

I. — INTRODUCTION

In Europe various subspecies of *Salamandra* are found from Spain north to Poland and Russia and south to Turkey. In the Middle East this salamander reaches south to the northern parts of Israel where it occurs in three disjunct localities. The northern population is located in the upper Galil extending to Mt. Hermon. The main population is found in the central and western Galil and the southernmost location is on Mt. Carmel.

The local subspecies is *Salamandra salamandra salamandra* (L.) (EISELT, 1958). Its adults are rarely found and then only during a very limited period at the onset of winter (DEGANI & WARBURG, 1978). They breed in ponds and pools and sometimes in springs or streams, starting with the first rains (end of November), sometimes until mid winter. However, in permanent springs larvae can be found throughout the year (WARBURG *et al.*, 1979). In Europe they breed from March through summer (JOLY, 1968), rarely do they breed in autumn. These larvae spend winter under ice (GASCHE, 1942).

The way larvae are born was first described in detail by SZABO (1959), a more recent account is given by GREVEN (1976). The number of larvae per batch varies with both altitude and latitude. GASCHE (1939) mentions a variation ranging between 10-70 larvae per batch.

In the present study ovoviviparity is described for the first time in the local subspecies. The larvae in each batch were measured and weighed, comparing three populations from different localities and habitats.

II. — MATERIALS AND METHODS

Adult (females) salamanders were collected at the beginning of winter (1974, 1975, 1977) in three localities: Mt. Carmel, and in Sasa and Hammama spring in the central Galil. Females were allowed to bear their young in aquaria containing soil with some water. The newly born larvae were counted at intervals and measured. A sample was dried carefully with moist filter paper, measured on mm paper, and weighed with a Mettler H 315 balance of ± 0.1 mg accuracy. A total of 22 larva batches was thus studied. The statistical significance was tested by standard deviation and t-test.

III. — RESULTS

Most larvae were born during the period between November and January. A few batches of newly born tadpoles may sometimes be found already in August or as late as April (Fig. 1).

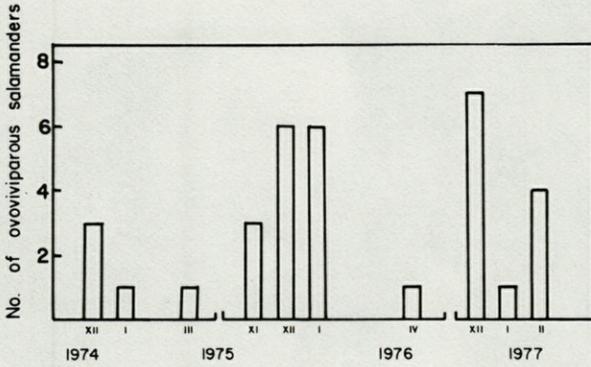


FIG. 1. — Number of ovoviparous salamanders found throughout the year on Mt. Meron.

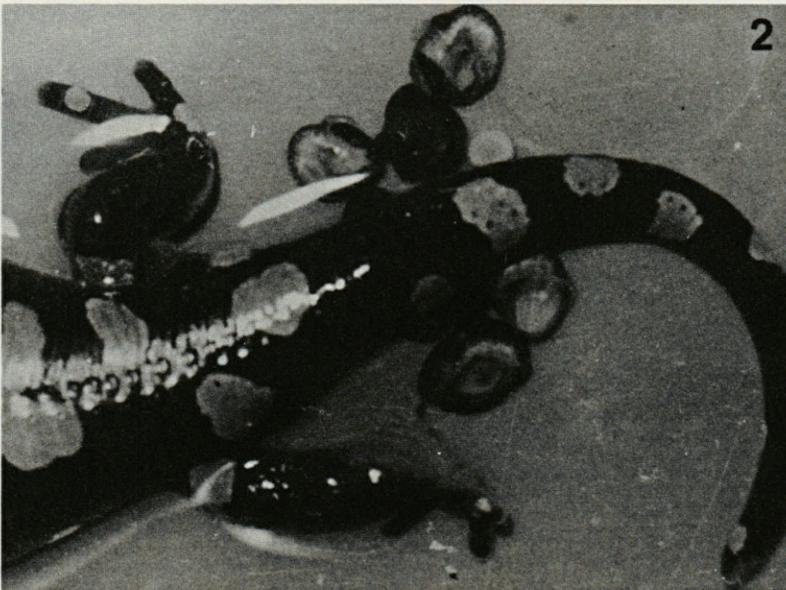


FIG. 2. — Adult female giving birth to larvae still enclosed in their embryonic sac.

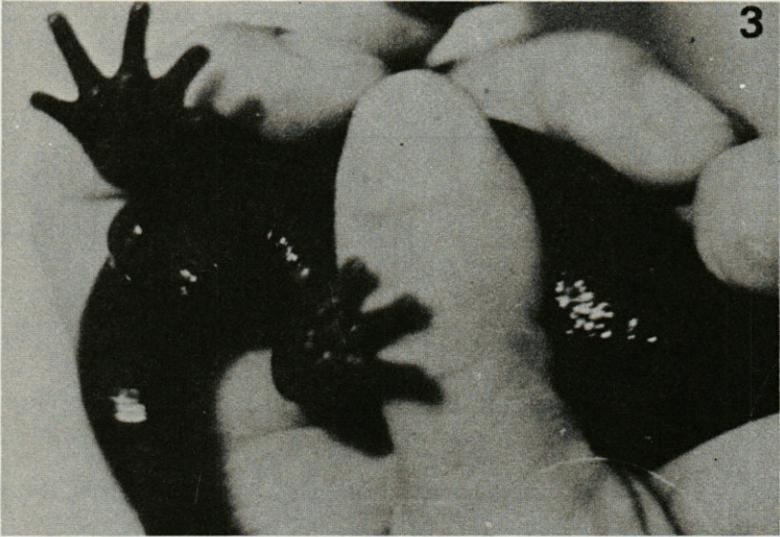


FIG. 3. — A larva born wrapped in its embryonic sac.

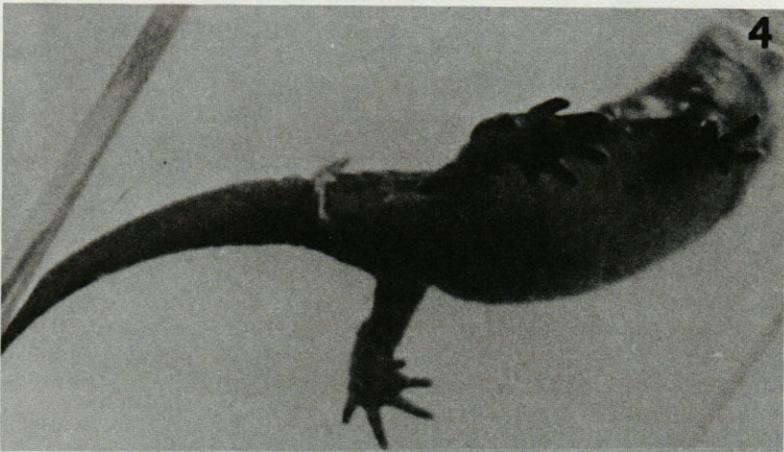


FIG. 4. — A larva born without embryonic sac.

When laying her batch, the female's hind part was submerged in water and, whenever possible, her front part was on dry ground (Fig. 2). Some females were observed swimming while laying their batches. In Israel, *S. salamandra* is mostly ovoviviparous but can be viviparous as well. Most larvae emerged singly or in groups (Fig. 2). Sometimes they were still wrapped in their embryonic sac (Fig. 3). Occasionally larvae were seen to be born alive (viviparous) emerging free of the embryonic sac (Fig. 4).

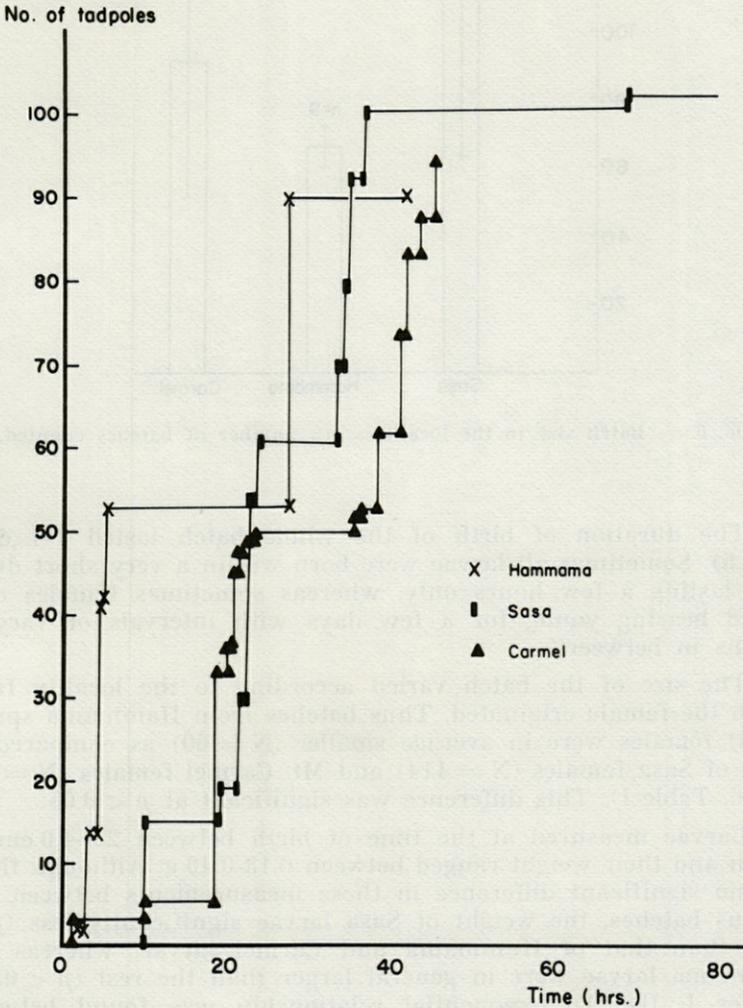


FIG. 5. — Rate of ovoviviparity.

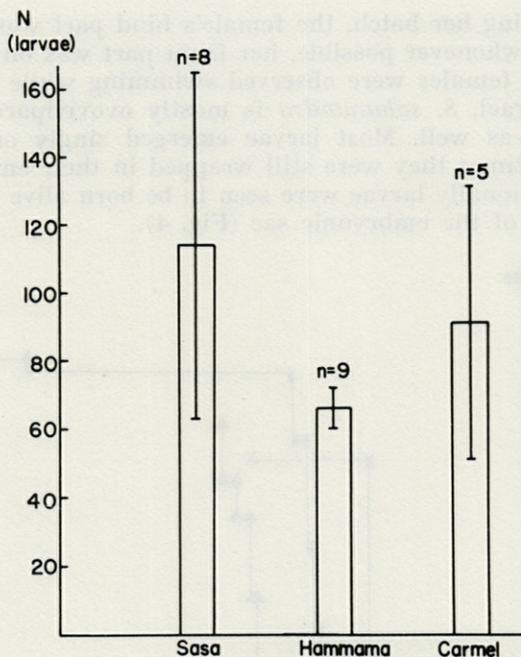


FIG. 6. — Batch size in the localities. *n*: number of batches counted.

The duration of birth of the whole batch lasted 1-4 days (Fig. 5). Sometimes all larvae were born within a very short duration, lasting a few hours only, whereas sometimes females continued bearing young for a few days with intervals of varying lengths in between.

The size of the batch varied according to the locality from which the female originated. Thus batches from Hammama spring (Galil) females were in average smaller ($N = 60$) as compared to those of Sasa females ($N = 114$) and Mt. Carmel females ($N = 91$) (Fig 6, Table I). This difference was significant at $p < 0.05$.

Larvae measured at the time of birth between 2.5-4.0 cm in length and their weight ranged between 0.13-0.40 g. Although there was no significant difference in these measurements between the various batches, the weight of Sasa larvae significantly less ($p < 0.05$) than that of Hammama and Carmel larvae, whereas the Hammama larvae were in general larger than the rest ($p < 0.05$) (Tables I, II). An exponential relationship was found between larval length and weight at the time of birth (Fig. 7).

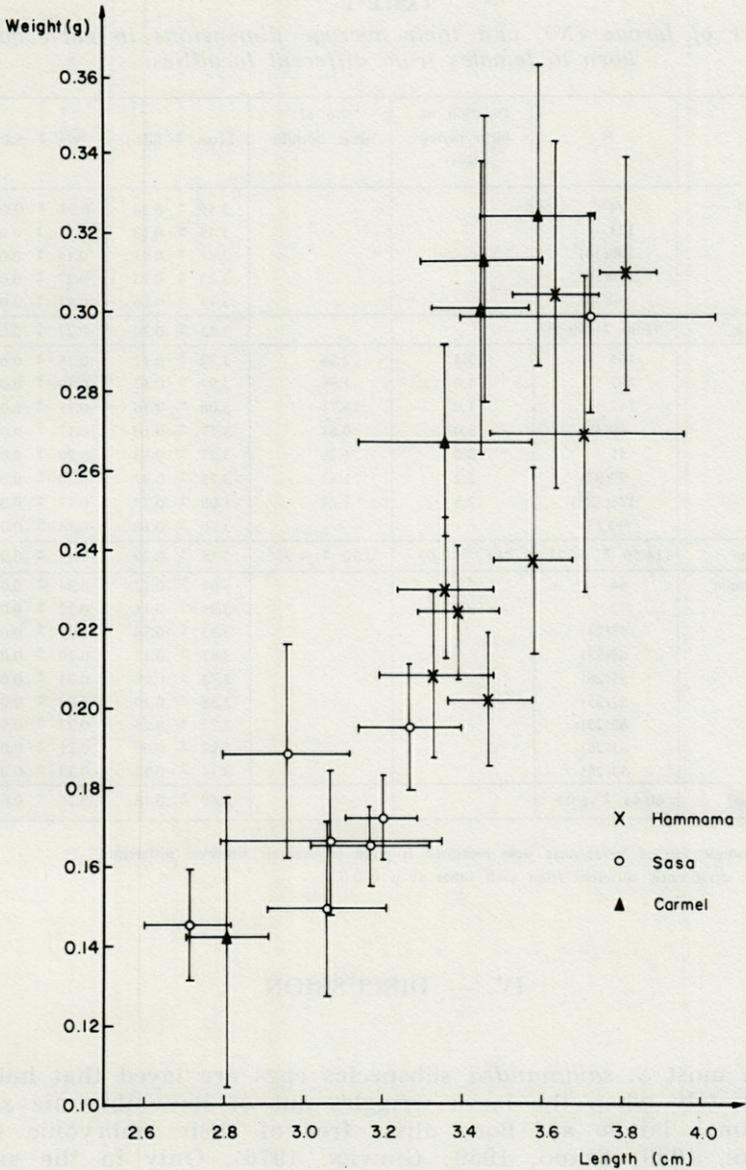


FIG. 7. — Weight as a function of length in newborn larvae. The calculated formula of the curve is : $W = 0.14^{0.84L}$ $r^2 = 0.76$

TABLE I

Number of larvae (N), and their average dimensions in each batch born to females from different localities.

	\bar{N}	Duration of birth period (days)	No of larvae born/hr	\bar{L} (cm \pm S.D.)	\bar{W} (g \pm S.D.)
Carmel	74			3.59 \pm 0.14	0.32 \pm 0.04
	121			3.45 \pm 0.13	0.31 \pm 0.04
	100(30)			2.81 \pm 0.11	0.14 \pm 0.03
	130(30)			3.33 \pm 0.23	0.27 \pm 0.03
	30(30)			3.45 \pm 0.16	0.31 \pm 0.04
Average	91.00 \pm 40.35			3.33 \pm 0.30	0.27 \pm 0.08
Sasa	164	3.5	2.26	2.72 \pm 0.11	0.15 \pm 0.02
	193	4.0	1.96	2.97 \pm 0.17	0.19 \pm 0.03
	142	1.0	14.71	3.06 \pm 0.16	0.15 \pm 0.02
	49(38)	3.0	0.61	3.17 \pm 0.10	0.17 \pm 0.01
	51	2.0	1.36	3.27 \pm 0.13	0.20 \pm 0.02
	99(97)	2.2	1.83	3.73 \pm 0.32	0.30 \pm 0.03
	128(125)	2.5	1.74	3.08 \pm 0.29	0.17 \pm 0.02
	90(25)	- -	- - -	3.20 \pm 0.10	0.18 \pm 0.01
	Average	114.50 \pm 51.71	2.61 \pm 1.00	3.50 \pm 4.97	3.15 \pm 0.29
Hammama	64			3.64 \pm 0.12	0.34 \pm 0.04
	72			3.39 \pm 0.11	0.32 \pm 0.02
	55(24)			3.33 \pm 0.14	0.21 \pm 0.02
	65(25)			3.47 \pm 0.11	0.20 \pm 0.02
	55(26)			3.73 \pm 0.08	0.31 \pm 0.03
	57(25)			3.58 \pm 0.10	0.24 \pm 0.02
	62(25)			3.71 \pm 0.25	0.27 \pm 0.04
	61(25)			3.22 \pm 0.09	0.21 \pm 0.01
	53(25)			3.34 \pm 0.12	0.23 \pm 0.02
Average	60.44 \pm 6.09			3.49 \pm 0.18	0.25 \pm 0.05

The sample size of larvae that were measured is given in brackets wherever different. \bar{N} are significantly different from each other at $p < 0.05$.

IV. — DISCUSSION

In most *S. salamandra* subspecies eggs are laid that hatch immediately when the larva wriggles out of its embryonic sac. Sometimes larvae are born alive, free of their embryonic sac (GASCHE, 1939; SZABO, 1959; GREVEN, 1976). Only in the subspecies (*S.s. almaris* and *S.s. bernardezi*) larvae managed to complete an intra-uterine metamorphosis which results in postmetamorphic birth of juveniles (FACHBACH, 1969). This phenomenon is known to take place in the Alps salamander (*Salamandra atra*)

TABLE II

Comparison between the average dimensions of larvae in batches born to females of different populations.

Locality of population	Average of \bar{W} (g \pm S.D.)	Locality of population	Average of \bar{W} (g \pm S.D.)
Galil	0.22 \pm 0.06	Carmel	0.27 \pm 0.08
Sasa (*)	0.19 \pm 0.05	Carmel	0.27 \pm 0.08
Hammama	0.25 \pm 0.05	Carmel	0.27 \pm 0.08
Sasa (*)	0.19 \pm 0.05	Hammama	0.25 \pm 0.05
	Average of \bar{L} (cm \pm S.D.)		Average of \bar{L} (cm \pm S.D.)
Galil	3.35 \pm 0.30	Carmel	3.33 \pm 0.30
Sasa	3.15 \pm 0.29	Carmel	3.33 \pm 0.30
Hammama	3.49 \pm 0.18	Carmel	3.33 \pm 0.30
Sasa (*)	3.15 \pm 0.29	Hammama	3.49 \pm 0.18

(*) $p < 0.05$. All others n.s.

No. of larvae measured : Sasa 705 ; Hammama 311 ; Carmel 285 ;
Galil 1016

No. of oviparing females : Sasa 8 ; Hammama 9 ; Carmel 5 ;
Galil 17.

(VILTER & VILTER, 1960). Apparently this phenomenon is connected with a short reproductive season at high altitudes. Both subspecies as well as the latter species are found at altitudes of 2 000 m or more (FACHBACH, 1969). Furthermore, at such altitudes females bear young once every two years (GASSER & JOLY, 1972), the number of juveniles in each batch being smaller than usual (5-8 in *S.s. bernardezi* and 15-18 in *S.s. almaris*). They are also of a larger size than larvae of other subspecies (110-147 mm in length) (FACHBACH, 1969). The smaller number of larvae and their comparatively large size can be a result of intra-uterine oophagy (JOLY, 1968) where larvae feed on remnants of eggs and partially developed larvae (FACHBACH, 1969). In a previous study we found evidence of post-birth cannibalism taking place immediately after birth (WARBURG *et al.*, 1979).

So far there is no written record of the rate at which larvae were born. SZABO (1959) described only that larvae were born at large intervals. In the present study this period was found to range between 1-4 days when larvae were born at intervals, several larvae each time. The total number of larvae per batch was counted, but this is probably (at least in some cases) only a conservative estimate as the female might have started laying before having been caught.

The number of larvae per batch is considerably larger in the local subspecies (30-193), as compared with the European subspecies (up to 70), but generally between 10-25 (SZABO, 1959). The difference in number of larvae per batch between the three localities studied here is significant ($p < 0.05$). Females originating at Hammama springs have the smallest number of larvae per batch (60). This finding may be explained by the fact that Hammama spring adults were somewhat smaller in size (DEGANI & WARBURG, 1978).

Similar observations (on plethodontids) by BRUCE (1975) have shown that clutch size increased as a function of body size in *Pseudotriton ruber*, or as a function of length in *Bolitoglossa rosstrata* (HOUCK, 1977).

The dimensions of newly born larvae were studied by SZABO (1959) who found that length ranged between 22,5-33,5 mm (Av. 29 mm), and by JOLY (1968) who found their length ranged between 25-33 mm and their weight 0.10-0.17 g. In the present study for the first time a detailed account is given of both dimensions (length varying between 25-40 mm, and weight 0.13-0.40 g). These larvae are somewhat larger than their European counterparts. We do not know of similar detailed accounts of sizable samples where larva dimensions at birth have been compared between different populations. The difference in both length and weight between larvae born to Sasa females, and the other two localities was found to be significant.

RÉSUMÉ

1. Les larves naissent vivantes, seules ou en petits lots généralement enveloppées de leur sac embryonnaire.
2. La durée des naissances est de 1 à 4 jours, le nombre de larves allant de 30 à 200 par émission.
3. Les larves pèsent 0,13 à 0,40 g à la naissance et ont de 2,5 à 4 cm de long; une relation exponentielle a été mise en évidence entre la longueur et le poids des larves nouveau-nées.
4. Le nombre de larves par lots et leurs dimensions sont comparées chez les 3 populations.

REFERENCES

- BRUCE, R. C., 1975. Reproductive biology of the Mud salamander, *Pseudotriton montanus* in Western Carolina. *Copeia*, 1975 : 129-137.
- DEGANI, G. & M.R. WARBURG, 1978. Population structure and seasonal activity of the adult *Salamandra salamandra* in Israël. *J. Herpetol.*, 12 : 437-444.
- EISELT, J., 1958. Der Feuersalamander *Salamandra salamandra* (L.), Beiträge zu einer taxonomischen Synthese. *Abh. Ber. Naturk. Vorges.*, 10 : 77-155.
- FACHBACH, G., 1969. Zur Evolution der Embryonal bzw. Larvalentwicklung bei *Salamandra*. *Z. Zool. Syst. Evolutionforsch*, 7 : 128-145.
- GASCHE, P., 1939. Beitrag zur kenntnis der Entwicklung von *Salamandra salamandra* L. mit besonderer Berücksichtigung des Winterphase, der Metamorphose und des Verhaltens der Schilddrüse (Glandula thyreoidea). *Rev. Suisse Zool.*, 46 : 403-548.
- GASCHE, P., 1942. Beeinflussung der Larvenablage von *Salamandra salamandra* L. *Verh. Natur. forrch. Ges. Basel*, 53 : 246-264.
- GASSER, F. & J. M. J. JOLY, 1972. Existence d'un cycle sexuel biennal chez la femelle de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber (Urodèle, Salamandridae) à différentes altitudes dans les Pyrénées Centrales. Influence des facteurs génétiques et climatiques. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 14 : 427-444.
- GREVEN, H., 1976. Notizen zum Geburtsvorgang beim Feuersalamander *Salamandra salamandra* (L.). *Salamandra*, 12 : 87-93.
- HOUCK, L. D., 1977. Reproductive biology of a neotropical salamander *Bolitoglossa rostrata*. *Copeia*, 1977 : 70-83.
- JOLY, J., 1968. Données écologiques sur la Salamandre Tachetée *Salamandra salamandra* (L.) *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 10 : 301-366.
- SZABO, I., 1959. Contributions à l'écologie de la Salamandre Tachetée (*Salamandra salamandra*). *Vertebr. Hung.*, 1 : 35-48.
- VILTER, V. & A. VILTER, 1960. Sur la gestation de la salamandre noire des Alpes. *La Salamandra atra* Laur. *C. r. Séanc. Soc. Biol. Fil.*, 154 : 290-294.
- WARBURG, M.R., G. DEGANI & I. WARBURG, 1979. Growth and population structure of *Salamandra salamandra* (L.) larvae in different limnological conditions. *Hydrobiologia*, 64 : 147-155.

Reçu le 4 septembre 1978.

LES POPULATIONS D'ORTHOPTÈRES DU MARAIS DE LOUMET (PYRÉNÉES ARIÉGEOISES) ÉTUDE ÉCOLOGIQUE ET BIOCÉNOTIQUE

par Bernard DEFAUT
Aynat, 09400 Tarascon

ABSTRACT

In Loumet area, the groups of Orthoptera vary in parallel with the groups of vegetation.

In the humid biotops in the bottom of the valley (peat-bog, swampy meadow and humid meadows), groups with *Mecostethus grossus*, *Metrioptera buyssoni*, *Metrioptera roeseli*, *Euthystira brachyptera*, in the order of decreasing hygrophily.

In the biotops on the shady side of the mountain (Rhododendron dominated formation, heathward-involving grassland with *Vaccinium myrtillus*), groups with *Pholidoptera griseoptera*, *Chorthippus longicornis*, *Omocestus viridulus*, in the order of decreasing sciaphily.

In the biotops of the sunny side of the mountain (heathes with *Pteridium aquilinum* and heathes with *Calluna vulgaris* and *Genista pilosa*), groups with *Ephippiger ephippiger*, *Metrioptera buyssoni*, *Glyptobothrus apricarius*, *Euthystira brachyptera*, in the order of decreasing heliophily.

AVANT-PROPOS

La méthode d'étude des groupements d'Orthoptères, mise au point et utilisée à Loumet, est exposée en détail dans le *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* (DEFAUT, 1978).

Le travail de terrain a duré 3 saisons, de 1975 à 1977, avec des relevés biocénétiques en 1976 et en 1977. Le hasard a voulu que ces deux dernières années précisément soient l'une et l'autre exceptionnelles, la première chaude et sèche, la seconde fraîche et humide, du moins pendant les périodes d'été; les résultats sont d'autant plus significatifs. Malheureusement je ne dispose que d'un petit nombre de relevés utilisables pour 1976, et en 1977 j'ai commencé les relevés après la période optimale d'un certain nombre d'espèces importantes, comme on le verra plus loin (j'étais gêné par le pourcentage de larves trop élevé). Néanmoins les premiers résultats méritent quand même d'être publiés, surtout à titre d'exemple, et aussi parce que je n'ai pas l'intention de poursuivre davantage cette étude à Loumet; telle qu'elle est, elle constitue une introduction au travail beaucoup plus général que j'envisage à l'échelle des Pyrénées ariégeoises.

Dans la publication exposant la méthodologie, le terme « biocénose » est employé au sens restrictif de « synusie ». Je le remplace ici par le terme « peuplement », plus exact que « biocénose » et plus maniable que « synusie ».

J'utilise parfois dans le même sens les termes « groupement » et « population ».

INTRODUCTION

Le « marais de Loumet » est situé dans le massif des Trois-Seigneurs, sur le flanc nord du Pic de la Journalade et du Cap de la Dosse. Traversé du sud-ouest vers le nord-est par le ruisseau de Loumet, il occupe une plateforme de cinq hectares au fond d'une vallée glaciaire, entre 1 160 et 1 170 m. J'ai inclus dans cette étude le début des deux versants, jusqu'à une altitude (conventionnelle) de 1 200 m.

La plateforme de fond de vallée porte de petites tourbières probablement résiduelles (elles constituent la zone 1), des prairies marécageuses (zone 2), des prairies humides (zone 3), localement en voie d'évolution vers la lande (zones 3' et 3'').

Le versant de rive gauche est en pente de 20 à 25° vers le sud-est dans le secteur amont, et vers le sud dans le secteur aval. Il est colonisé par des landes denses à Fougère-aigle (zone 5 a) ou à Genêt poilu (zone 5 b); mais à l'ouest un bois dense de Bouleaux et Noisetiers s'est établi sur un éboulis de gros blocs (zone 6). Vers la mi-septembre la durée d'ensoleillement de ce versant est de 10 à 11 heures par jour.

Le versant de rive droite est en pente de 40 à 45° en direction du nord à nord-nord-ouest. Il porte des éboulis de gros blocs, en partie stabilisés par des bois clairs et des bouquets d'arbustes (zone 7 a), et très localement colonisés par une rhodoraie (zone 7 b). Vers l'ouest apparaît une prairie de composition intermédiaire avec la rhodoraie, en pente douce vers le nord (0 à 20°) et que j'appellerai « prairie landicole » (zone 4). Vers la mi-septembre la durée d'ensoleillement de ce versant n'est que de 6 heures par jour.

LA FLORE

I) CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Sur 95 espèces inventoriées, essentiellement en été, la flore de Loumet est marquée par la prédominance, en pourcentage calculé à partir des coefficients biogéographiques, des éléments eurasiatiques (y compris centreuropéens, sudeuropéens et eurosibériens) [3], des éléments boréaux (paléoboréaux et circumboréaux) [4] et, dans une moindre mesure, des éléments cosmopolites (ou subcosmopolites) [1] et des éléments atlantiques (euatlantiques, subatlantiques et ibéroatlantiques) [2]. Les éléments ibériques [6], pyrénéens [7] et orophytes [8] sont accessoires, et les éléments circumméditerranéens [5] accidentels (les chiffres entre crochets se retrouvent en marge du tableau I en face des plantes correspondantes, et sur les abscisses de la figure 2. La définition des aires géographiques et la nomenclature floristique sont celles de FOURNIER, 1961).

Si l'on considère le nombre d'espèces présentes dans chaque groupe biogéographique on aboutit à une conclusion globalement analogue; cependant il n'y a pas toujours parallélisme entre l'amplitude du pourcentage biogéographique et celle de la diversité spécifique, comme le montre la figure 1.

Remarquons encore que la diversité biogéographique (nombre de groupes biogéographiques) et la diversité spécifique sont maximales dans les zones 3 et 4.

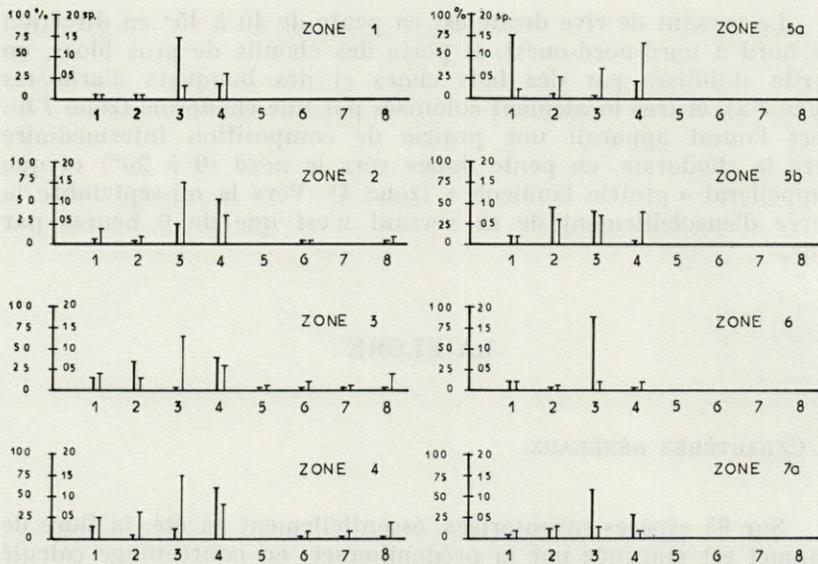


FIG. 1. — Composition biogéographique et diversité spécifique des zones de végétation. 1 : plantes cosmopolites; 2 : plantes atlantiques; 3 : plantes eurasiatiques; 4 : plantes boréales; 5 : plantes circumméditerranéennes; 6 : plantes ibériques; 7 : plantes pyrénéennes; 8 : plantes orophiles. En trait épais : pourcentage; en trait mince : nombre d'espèces.

II) LES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX (1).

Le tableau I donne la composition des divers groupements végétaux et la carte botanique (Fig. 2) en montre la répartition; elle a été levée directement sur le terrain, sans matériel topographique.

Zone 1. Tourbière à Sphaignes. Elle jalonne le cours d'un ruisseau. Dans les couloirs inondés le recouvrement des espèces principales devient : *Juncus silvaticus* 3, *Caltha palustris* 2, *Mentha arvensis* 1.

(1) Postérieurement au dépôt de ce manuscrit j'ai pris connaissance du récent travail de M. M. GRUBER : La végétation des Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales. Thèse de doctorat, Aix-Marseille III, 305 p., 16 fig., 60 tabl., 1978. J'ai pu alors identifier sans peine quelques-unes des associations végétales de Loumet :

Zones 2 et 3 : *Pedicularo mixtae* - *Molinietum caeruleae* Gruber 1978.

Zone 5 a : *Prunello pyrenaicae* - *Sarothamnetum scoparii* Suspl. 1942.

Zone 5 b : *Helictotricho sulcati* - *Callunetum vulgaris* Gruber 1978.

Au pied du versant sud s'individualisent deux petites tourbières à Sphaignes et Hypnacées, avec *Sphagnum* sp. 5, *Hypnum* sp. 2, *Juncus silvaticus* 1, *Potentilla tormentilla* 1.

Zone 2. Prairie marécageuse à *Juncus silvaticus* et *Agrostis alba*. Elle enveloppe largement la tourbière. Localement, dans des sous-zones plus humides, le Jonc silvatique croît en peuplement très serré et se couche en masse.

Zone 3. Prairie humide à *Agrostis alba*, *Deschampsia caespitosa*, *Avena sulcata* et *Holcus mollis*. Les légères dépressions du sol favorisent *Deschampsia* et les petites buttes *Agrostis*. Elle occupe principalement les îles délimitées par les bras du ruisseau de Loumet, mieux drainées que les stations précédentes.

En bordure du versant exposé au nord, la prairie humide est plus ou moins envahie par des plantes de l'ombrée, *Vaccinium myrtillus* et *Rhododendron ferrugineum* notamment (zone 3').

Inversement, à proximité du versant exposé au sud la prairie est contaminée par des plantes de la soulane, avec *Calluna vulgaris* 1 à 2, *Genista pilosa* 1, *Sarothamnus scoparius* 1; elle l'est aussi par *Vaccinium myrtillus* 1, espèce d'ombrée, mais le *Rhododendron* manque tout à fait. L'évolution de la prairie humide se fait donc ici bien davantage en direction de la lande 5 b que de la prairie landicole 4. J'en ai fait la zone 3''.

Zone 4. Prairie landicole à *Agrostis alba*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa* et *Festuca fallax*. Localement les touffes de Myrtille et Callune s'espacent, réalisant ainsi un biotope intermédiaire avec la zone 3. La Callune y domine nettement la Myrtille.

Zone 5 a. Lande dense à *Pteridium aquilinum*, *Poa pratensis* et *Agrostis alba*. Le recouvrement de la Fougère-aigle atteint souvent 100 %.

Zone 5 b. Lande dense à *Genista pilosa* et *Calluna vulgaris*. Le Genêt poilu est le plus souvent mélangé avec la Callune; mais il est parfois dominant, ou bien mêlé de *Sarothamnus scoparius*.

Zone 6. Bois serré à *Corylus avellana* et *Betula verrucosa*.

Zone 7 a. Eboulis de blocs instables, localement stabilisé par un bois clair à *Corylus avellana*, *Betula verrucosa*, *Sambucus racemosa* et *Salix atrocinerea*.

Zone 7 b. Rhodoraie à *Rhododendron ferrugineum* et *Vaccinium myrtillus*. Elle colonise massivement l'éboulis instable précédent. Je n'ai pas séparé cette zone de la précédente sur la carte botanique, à cause de sa trop faible extension.

TABLEAU 1

Abondance-dominance des espèces végétales dans les différentes zones.
Les chiffres en marge renvoient aux indications biogéographiques
du paragraphe « Caractères généraux ».

ALTITUDE (m)	1160		1160-1170		1160-1200				
			WNW-ENE		SSE	S	SE	N-NNW	
			0-20°	10-25°	20°	20-25°	40-45°		
EXPOSITION									
PENTE									
SOL	Argile ligneuse avec lentilles de graviers		Argile sableuse avec graviers et cailloux roulés		Argile sableuse et sable argileux avec cailloutis et blocaille hétérométriques		Blocaille instable		
GROUPEMENTS VEGETAUX	1	2	3	4	5a	5b	6	7a	7b
<i>Sphagnum</i> sp.	4	+							
3 <i>Juncus sylvaticus</i> Reich	2	3(à 5)		+					
4 <i>Caltha palustris</i> L.	1								
4 <i>Mentha arvensis</i> L.	1								
4 <i>Agrostis alba</i> L.	1	3(à 2)	4(à 3)	3 à 4	3	+			
1 <i>Deschampsia caespitosa</i> P.B.		1	2(à 3)						
3 <i>Potentilla tormentilla</i> Neck.		1 à 2	1	+	+	1			
4 <i>Poa pratensis</i> L.		1 à 2	+	+	3 à 4	+			
2 <i>Avena sulcata</i> Gay			2(à 3)	1	1	1			
2 <i>Holcus mollis</i> L.		+	2	+	1	+			
4 <i>Vaccinium myrtillus</i> L.				} 3(1 à 4)			2	1	3
3 <i>Caltha vulgaris</i> L.						+	3		+
1 <i>Deschampsia flexuosa</i> (L.)			+	2					
4 <i>Festuca rubra</i> L., S./E. <i>fallax</i> Thuill.				2	1				
4 <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.		+	+	1		+			
2 <i>Sarothamnus scoparius</i> Wim.				+	+	1		+	
1 <i>Polystichum filix-mas</i> Roth.				+			3	+	
1 <i>Pteridium aquilinum</i> (L.)				+	5	1		+	
3 <i>Hypericum maculatum</i> Crantz.		+	+	+	1	1			
3 <i>Poa trivialis</i> L.					1	+			
2 <i>Teucrium scorodonia</i> L.					1	1			
4 <i>Viola rupestris</i> Schmidt					1	1		+	
3 <i>Viola canina</i> L.					1	1			
2 <i>Genista pilosa</i> L.				+	+	3			
3 <i>Corylus avellana</i> L.				+			5	2	
3 <i>Berula verrucosa</i> Ehrh.							2	1	
4 <i>Blechnum spicant</i> Roth.							1		
<i>Rubus</i> sp.				+			1	1	
4 <i>Sambucus racemosa</i> L.				+	+			1	
2 <i>Salix atrocinerea</i> Brot.							+	1	
8 <i>Rhododendron ferrugineum</i> L.				+					3
3 <i>Galium palustre</i> L.	+	+							
3 <i>Ranunculus flammula</i> L.	+	+							
4 <i>Parnassia palustris</i> L.	+	+							
2 <i>Carex verticillatum</i> Koch.	+	+	+						
4 <i>Juncus conglomeratus</i>	+	+	+						
1 <i>Carex goodenoughi</i> Gay	+	+	+						
4 <i>Festuca rubra</i> L.	+	+	+		+	+			

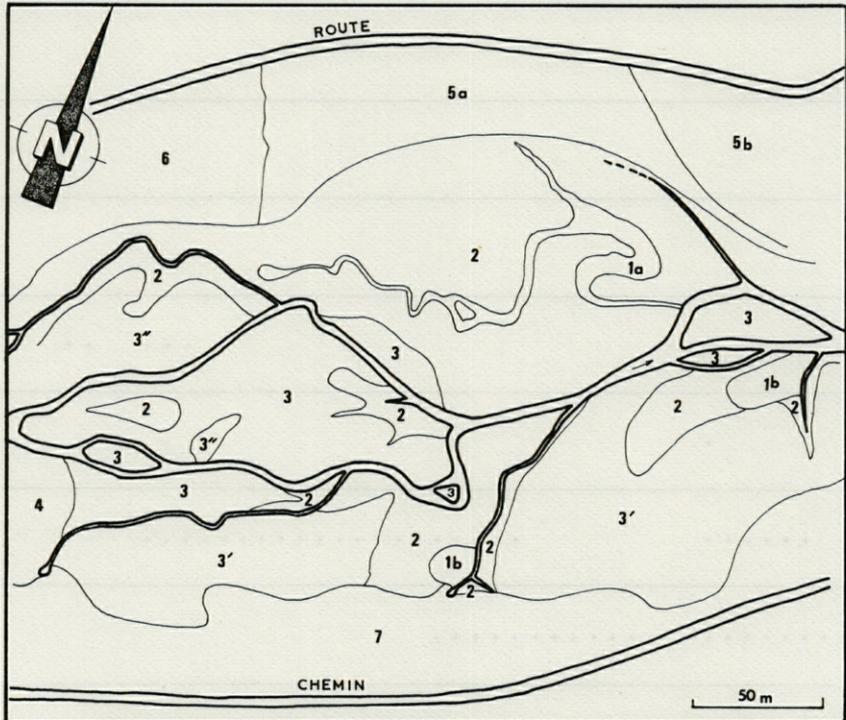


FIG. 2. — Carte des zones de végétation; zone 1 a : tourbière à Sphaignes; zone 1 b : tourbière à Sphaignes et Hypnacées; zone 2 : prairie marécageuse à *Juncus silvaticus* et *Agrostis alba*; zone 3 : prairie humide à *Agrostis alba*, *Deschampsia caespitosa*, *Avena sulcata* et *Holcus mollis*; zone 3' : prairie humide identique à la zone 3 avec en outre *Vaccinium myrtillus* et *Rhododendron ferrugineum*; zone 3'' : prairie humide identique à la zone 3 avec en outre *Calluna vulgaris*, *Genista pilosa*, *Sarothamnus scoparius* et *Vaccinium myrtillus*; zone 4 : prairie landicole à *Agrostis alba*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa* et *Festuca fallax*; zone 5 a : lande dense à *Pteridium aquilinum*, *Poa pratensis* et *Agrostis alba*; zone 5 b : lande dense à *Genista pilosa* et *Calluna vulgaris*; zone 6 : bois dense à *Corylus avellana* et *Betula verrucosa*; zone 7 : éboulis instable, rhodoraie et bois clair à *Corylus avellana*, *Betula verrucosa* et *Salix atrocinerea*.

LA FAUNE D'ORTHOPTÈRES

I) SYSTÉMATIQUE.

Liste des espèces rencontrées à Loumet (la nomenclature et l'ordre des espèces sont ceux de CHOPARD, 1951).

Tettigonidoidea.

Leptophyes punctatissima (Bosc.)
Homorocoryphus nitidulus (Scop.)
Tettigonia cantans (Fuessly)
Pholidoptera griseoptera (de Geer)
Metrioptera buyssoni (Saulcy)
Metrioptera roeseli (Hag.)
Decticus verrucivorus (Serv.)
Ephippiger ephippiger (Fieb.)
Callicrania monticola (Serv.)

Acridoidea.

Tetrix vittata (Zett.)
Podisma alpina (Koll.)
Aiolopus strepens (Lat.)
Mecostethus grossus (L.)
Chrysochraon dispar (Germ.)
Euthystira brachyptera (Ocsk.)
Stenobothrus stigmaticus (Ramb.)
Omocestus viridulus (L.)
Stauroderus scalaris (Fisch.)
Glyptobothrus apricarius (L.)
Chorthippus longicornis (Lat.)
Arcyptera fusca (Pall.)

II) CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

Sur les 21 espèces recensées à Loumet 5 paraissent ubiquistes (1), 6 ont une répartition « boréoalpine » en France (elles sont communes dans les plaines du nord et dans les montagnes méridionales (2), 2 sont à affinités méridionales plus ou moins nettes (3) et 8 sont des espèces d'altitude (4); parmi celles-ci, 2 sont endémiques pyrénéennes ou pyrénéo-cantabriques (les deux premières de la liste infrapaginale).

Deux espèces méritent une mention particulière :

- (1) *D. verrucivorus*, *E. ephippiger*, *T. vittata*, *S. stigmaticus*, *C. longicornis*.
- (2) *P. griseoptera*, *M. roeseli*, *C. dispar*, *O. viridulus*, *L. punctatissima*.
- (3) *H. nitidulus*, *A. strepens*.
- (4) *M. buyssoni*, *C. monticola*, *T. cantans*, *P. alpina*, *E. brachyptera*, *S. scalaris*, *G. apricarius*, *A. fusca*.

M. buyssoni. A ma connaissance cet Insecte n'avait été signalé jusque-là que dans la Haute-Garonne (près de St-Béat et près de Bagnères-de-Luchon). Il est commun à Loumet dans divers biotopes et c'est le premier Orthoptère diurne à striduler, dès les premiers rayons du soleil, malgré la rosée.

J'ai retrouvé cette espèce en abondance au Col de Portet-d'Aspet et vers Conflens, ce qui laisse présumer qu'elle ne doit pas être rare, dans les Pyrénées ariégeoises au moins.

C. monticola. Cette espèce pyrénéo-cantabrique, découverte en France près de Bagnères-de-Bigorre, a été ensuite capturée par MARTY (1969) au col de Peyressourde (près de Bagnères-de-Luchon, vers 1 500 m). Dans la thèse de MARTY (1968) l'aire figurée comme écologiquement possible pour *C. monticola* s'arrête à 60 km à l'ouest du marais de Loumet. A Loumet l'espèce n'est pas rare, sans être très abondante nulle part; elle fréquente aussi bien le versant sud que le versant nord et le fond de vallée. Le chant, très caractéristique, se fait entendre en fin d'après-midi et se prolonge pendant la nuit.

J'ai noté l'existence de la Callicranie dans la vallée du Saurat, à 2,5 km au nord du marais de Loumet; son extension pyrénéenne reste à préciser.

III) PARTICULARITÉS MORPHOLOGIQUES DE QUELQUES ESPÈCES.

P. griseoptera : il y a deux formes.

Les exemplaires de la pente exposée au sud sont de teinte générale brun-grisâtre (au lieu de gris cendré pour le type) avec une bande claire bien marquée au bas des lobes latéraux du pronotum (alors que chez le type les lobes latéraux sont uniformément noirâtres). Les exemplaires de la pente exposée au nord ont la même teinte générale brun-grisâtre; mais sur les lobes latéraux du pronotum la teinte noirâtre est réduite à deux taches très étroites, contiguës l'une au bord antérieur, l'autre au bord postérieur.

M. buyssoni. Les exemplaires de Loumet ont la coloration attribuée normalement au type d'une espèce voisine, *M. brachyptera* (L.), notamment la teinte verte du pronotum et du dessus de la tête, et les deux bandes noires de la tête. Mais la forme des cerques et celles des titillateurs ne laisse aucun doute sur l'appartenance spécifique (à noter cependant que l'angle formé par le titillateur est beaucoup plus fermé (45° environ) que sur la figure de la « Faune de France »).

E. ephippiger. Les tergites abdominaux du mâle sont noirs, bordés postérieurement de vert clair; ceux de la femelle sont soit

colorés comme chez le mâle, soit gris-vert, avec une bordure postérieure vert clair et parfois une bordure antérieure noire. Hors de Loumet j'ai remarqué cette coloration chez les *Ephippiger* du massif de l'Arize, dans la région d'Aynat; tandis que les mâles du Plade-l'Isard, commune d'Auzat, sont colorés différemment.

M. grossus. A côté du type il existe une variété femelle assez commune, de taille plus forte (40 mm), avec le champ postérieur des ailes jaune, la bande claire des élytres jaune vif, et l'insertion des lobes latéraux du pronotum jaune vif.

C. dispar. Le mâle a le corps d'un vert presque aussi brillant que celui de l'espèce suivante; certains exemplaires sont plus ternes et nuancés de bleu, ou bien de brun. La coloration du corps de la femelle est uniforme mais variable: rouge violacé, brun-jaune ou verdâtre. La femelle mesure 30 à 33 mm, contre 23 à 26 mm pour le type. J'ai capturé un exemplaire femelle de la rare forme *platyptera* (Ocsk.) dans la prairie marécageuse; le corps ne mesurait que 27 mm.

E. brachyptera. La coloration du mâle me paraît invariable alors que chez la femelle les élytres sont soit roses, soit hyalins et la face externe des fémurs postérieurs est soit rose, soit jaune brunâtre. J'ai capturé un exemplaire femelle de la rarissime forme *homoptera* (Eversm.), dans la lande à genêt poilu.

O. viridulus. Les mâles ont constamment le dessus du corps gris (tête, pronotum et champ postérieur des élytres), alors que chez le type il est d'un vert franc (le type existe en Ariège: je l'ai noté au « Prat d'Albis », commune de Prayols).

C. longicornis. Les mâles ont tous la coloration de la forme *viridis* Rubt.

Chez les femelles j'ai noté trois formes: la forme *viridis*, qui est la plus courante, la forme *hyalolateralis* Rubt., et une troisième qui se distingue de cette dernière par la couleur grise (et non verte) des côtés de la tête et du pronotum, et la couleur jaune à rouge (et non verte) du dessus des fémurs postérieurs.

IV) LES PEUPELEMENTS.

Les structures de peuplement établies en 1977 sont toujours des « structures corrigées » parce que basées sur la densité maximale des espèces telle qu'elle résulte de plusieurs comptages effectués au cours de la saison. Par contre, pour les structures établies en 1976 il ne s'agit parfois que de « structures directes », corres-

pendant à un relevé unique et n'ayant donc de signification que par rapport à une date précise.

D'autre part je n'ai pas calculé les « coefficients de variation spécifiques » car j'estime qu'il m'aurait fallu disposer d'au moins 3 points de comparaison par espèce, pris en période optimale dans le même peuplement.

Enfin je rappelle que la « densité horaire spécifique » est le nombre d'individus rencontrés au bout d'une heure de comptage et que la « densité horaire du peuplement » est la somme de toutes les densités horaires spécifiques du peuplement ou, si l'on préfère,

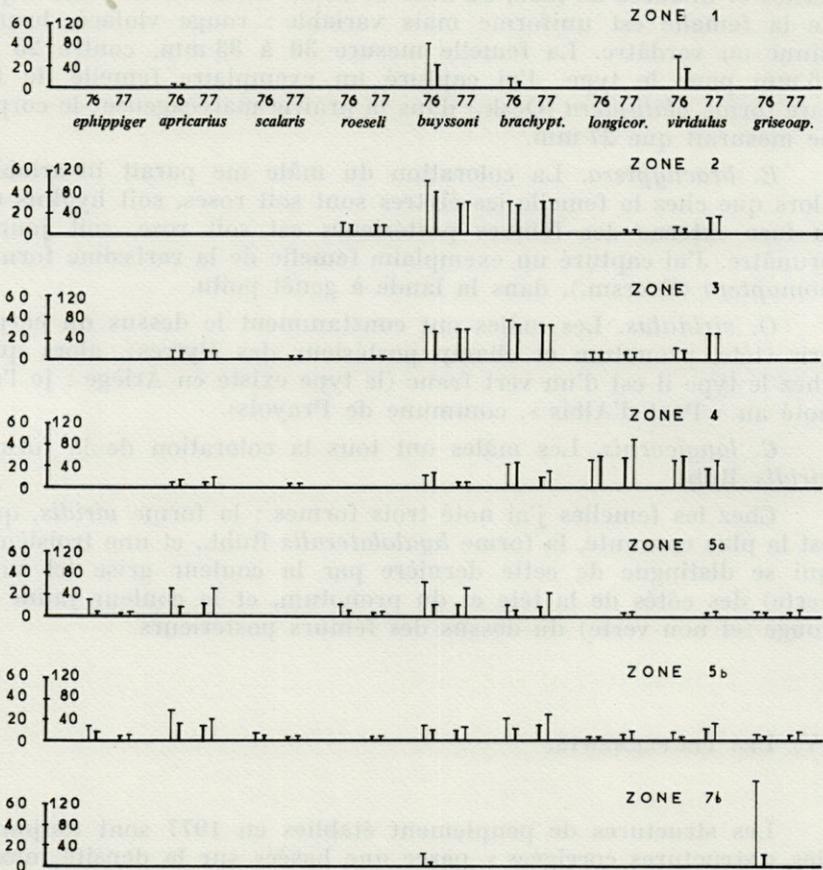


FIG. 3. — Répartition des principales espèces d'Orthoptères dans les zones de végétation. En trait épais : pourcentage spécifique; en trait mince : densité horaire spécifique.

le nombre d'individus totalisés après une heure de comptage, toutes espèces confondues.

Toutes ces définitions sont exposées en détail et discutées dans DEFAUT, 1978.

1) Structures de peuplement en 1976 et en 1977.

— Zone 1 : tourbière à Sphaignes et tourbière à Sphaignes et Hyacinthacées, en fond de vallée.

Structure directe de peuplement du 19-09-1976. L'exiguïté du biotope et, par conséquent, le petit nombre d'Insectes qui s'y tient, n'ont permis qu'un seul relevé que je donne à titre indicatif.

Le relevé du 19-09-1976 totalise 78 individus :

	Pourcentages spécifiques	Densités horaires spécifiques
<i>M. buyssoni</i>	41	42
<i>O. viridulus</i>	28	29
<i>M. grossus</i>	23	24
<i>E. brachyptera</i>	6	7
<i>C. dispar</i>	2	1
<i>G. apricarius</i>		1
Densité horaire de peuplement		104

C'est dans ce peuplement que *M. grossus* atteint ses valeurs maximales. *M. grossus* est le seul Orthoptère à fréquenter de façon régulière les flaques et les couloirs d'eau libre de la tourbière. *C. dispar* et *G. apricarius* sont certainement accidentels.

— Zone 2 : prairie marécageuse à *Juncus silvaticus* et *Agrostis alba*, en fond de vallée.

Structures de peuplement directe et corrigée établies à partir de deux relevés en date du 19-09-1976 et de quatre relevés effectués entre le 10-09-1977 et le 30-10-1977.

M. Buyssoni et *E. brachyptera* dominent nettement ce peuplement. Par rapport au peuplement précédent il faut remarquer, outre la poussée de *E. brachyptera*, la diminution sensible de *M. grossus* et l'apparition de *M. roeseli* et de *C. longicornis*. En septembre 1976 j'ai noté que la densité de *M. buyssoni* augmentait dans les sous-zones les plus humides, à jonc silvatique quasi exclusif et que le pourcentage cumulé *M. buyssoni* + *E. brachyptera* le plus élevé correspondait également aux sous-zones les plus humides (96 %); enfin j'ai remarqué que le pourcentage de *M. buyssoni*

	Pourcentages spécifiques		Densités horaires spécifiques	
	1976	1977	1976	1977
<i>M. buyssoni</i>	51	31	78	56
<i>E. brachyptera</i>	30	33	47	60
<i>O. viridulus</i>	5	16	8	28
<i>M. roeseli</i>	9	8	15	15
<i>C. dispar</i>	2	6	3	10
<i>M. grossus</i>	2	4	4	8
<i>C. longicornis</i>		2		3
<i>G. apricarius</i>		—		—
<i>T. cantans</i>		—		—
<i>D. verrucivorus</i>		—		—
<i>E. ephippiger</i>	1	—	1	—
<i>C. monticola</i>		—		—
<i>T. vittata</i>		—		—
<i>St. scalaris</i>		—		—
<i>H. nitidulus</i>		—		—
Densité horaire de peuplement			156	180

variait beaucoup plus (extrêmes = 44 et 67) que celui de *E. brachyptera* (extrêmes = 29 et 41).

Il y a peu de différence entre les chiffres de 1976 et ceux de 1977. C'est *M. buyssoni* qui a le plus varié, l'année 1977 fraîche et humide l'ayant défavorisé, au profit d'*O. viridulus* surtout.

— Zone 3 : prairie humide à *Agrostis alba*, *Deschampsia caespitosa*, *Avena sulcata* et *Holcus mollis*, en fond de vallée.

	Pourcentages spécifiques		Densités horaires spécifiques	
	1976	1977	1976	1977
<i>E. brachyptera</i>	36	32	64	64
<i>M. buyssoni</i>	31	28	54	56
<i>O. viridulus</i>	9	23	15	47
<i>G. apricarius</i>	7	5	13	9
<i>C. longicornis</i>	5	5	9	9
<i>P. alpina</i>	5	1	8	2
<i>C. dispar</i>	4	2	7	5
<i>M. roeseli</i>	1	2	1	5
<i>H. nitidulus</i>		—	—	—
<i>T. vittata</i>		—	—	—
<i>D. verrucivorus</i>		—	—	—
<i>E. ephippiger</i>	1	—	—	—
<i>St. scalaris</i>		1	—	2
<i>C. monticola</i>		—	—	—
<i>T. cantans</i>		1	—	2
<i>S. stigmaticus</i>		—	—	—
Densité horaire de peuplement			171	201

Structures corrigées établies à partir de deux relevés en 1976 (09 et 19 septembre) et de cinq relevés en 1977 (du 08 septembre au 12 octobre), dans la zone 3 type.

Ce peuplement est proche du précédent. Il s'en distingue par l'apparition de *G. apricarius* et la disparition de *M. grossus*. Les chiffres de 1977 sont très semblables à ceux de 1976 sauf pour *O. viridulus* qui a progressé en 1977, comme dans le peuplement précédent.

Variations de la structure de peuplement de la prairie humide dans les zones 3' et 3''.

— Zone 3' : tableau des d.h.sp. (et d.h.b.) et comparaison avec la zone 3 type et la zone 4. Les relevés utilisés ont été effectués les 18 et 19 septembre 1976.

	Zones		
	3 type	3'	4
<i>E. brachyptera</i>	64	60	26
<i>C. longicornis</i>	4	25	45
<i>M. buyssoni</i>	54	17	16
<i>O. viridulus</i>	5	11	43
<i>C. dispar</i>	7	7	3
<i>G. apricarius</i>	13	4	11
<i>T. cantans</i>	—	3	2
<i>C. monticola</i>	—	—	—
<i>P. alpina</i>	8	1	18
<i>M. roeseli</i>	1	—	—
<i>St. scalaris</i>	—	—	2
Densité horaire de peuplement	156	128	166

La zone 3' est plus proche de la zone 3 type que de la zone 4 par la d.h.sp. d'*O. viridulus* et surtout par celle de *E. brachyptera*. Elle se rapproche néanmoins de la zone 4 par les d.h.sp. de *M. buyssoni* et *C. longicornis*.

— Zone 3'' : tableau des d.h.sp. (et d.h.p.) et comparaison avec la zone 3 type et la zone 5 b. Relevés des 11 et 12 octobre 1977.

Cette zone 3'' est apparentée à la zone 3 type par sa d.h.p. et par la d.h.sp. de *E. brachyptera*. Elle se distingue encore de la zone 5 b par l'absence de *P. griseoptera*, *St. scalaris*, et *E. ephippiger* mais s'en rapproche par les d.h.sp. d'*O. viridulus*, *M. buyssoni* et surtout *G. apricarius*.

A noter la forte d.h.sp. de *M. roeseli* qui lui est propre.

— Zone 4 : prairie landicole à *Agrostis alba*, *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa* et *Festuca fallax*, en ombre.

	Zones		
	3 type	3''	5b
<i>E. brachyptera</i>	23	29	24
<i>G. apricarius</i>	10	27	20
<i>O. viridulus</i>	26	17	4
<i>M. buyssoni</i>	28	15	15
<i>M. roeseli</i>	3	13	—
<i>C. longicornis</i>	4	4	4
<i>C. dispar</i>	5	4	9
<i>P. alpina</i>	} 2	} 2	—
<i>S. stigmaticus</i>			—
<i>T. cantans</i>	1	—	—
<i>P. griseoptera</i>	—	—	8
<i>St. scalaris</i>	—	—	1
<i>E. ephippiger</i>	—	—	5
Densité horaire de peuplement	102	111	90

Structures corrigées établies à partir de trois relevés en 1976 (du 09 au 18 septembre) et de deux relevés en 1977 (les 08 septembre et 12 octobre).

	Pourcentages spécifiques		Densités horaires spécifiques	
	1976	1977	1976	1977
<i>C. longicornis</i>	24	43	56	52
<i>O. viridulus</i>	24	24	57	29
<i>E. brachyptera</i>	20	14	44	16
<i>M. buyssoni</i>	11	5	25	7
<i>P. alpina</i>	9	1	22	1
<i>G. apricarius</i>	5	8	11	9
<i>C. dispar</i>	3	4	7	4
<i>C. monticola</i>	1	—	3	—
<i>St. scalaris</i>		1	2	1
<i>T. cantans</i>		—	2	—
<i>D. verrucivorus</i>	} 3	—	2	—
<i>E. ephippiger</i>		—	1	—
<i>A. strepens</i>		—	—	—
Densité horaire de peuplement			232	119

Ce peuplement est très distinct des deux précédents : il est dominé par *O. viridulus* et surtout par *C. longicornis* qui y atteint son maximum. *M. buyssoni* y a par contre son minimum, si l'on excepte les zones 7 par ailleurs très spéciales. La densité horaire du peuplement a diminué de moitié en 1977 par rapport à 1976. La diminution concerne 4 des espèces principales mais la densité de l'espèce dominante paraît stable (*C. longicornis*). La forte valeur de la densité de peuplement en 1976 peut être liée à l'exposition

assez défavorable du terrain : pente de 0 à 20° vers l'est-nord-est. L'année 1976, exceptionnellement chaude et sèche, aurait eu un effet particulièrement bénéfique sur les populations de ce biotope.

— Zone 5 a : lande à *Pteridium aquilinum*, *Poa pratensis* et *Agrostis alba*, en soulane.

Structures directe (1976) et corrigée (1977) établies à partir d'un relevé en 1976 (18 septembre) et de deux relevés en 1977 (11 septembre et 12 octobre).

	Pourcentages spécifiques		Densités horaires spécifiques	
	1976	1977	1976	1977
<i>M. buyssoni</i>	30	24	17	20
<i>G. apricarius</i>	24	25	14	21
<i>E. brachyptera</i>	10	19	6	16
<i>C. dispar</i>	7	15	4	13
<i>E. ephippiger</i>	16	5	9	4
<i>P. griseoptera</i>	2	3	1	3
<i>T. cantans</i>	2	3	1	3
<i>M. roeseli</i>	9	}	5	1
<i>C. longicornis</i>	—		—	1
<i>O. viridulus</i>	—		—	1
<i>C. monticola</i>	—		2	2
Densité horaire de peuplement			57	85

Malgré de sensibles différences pour certaines espèces entre 1976 et 1977 (liées en partie au petit nombre de relevés ?) ce peuplement est très distinct des précédents et bien caractérisé : *E. ephippiger* et surtout *G. apricarius* atteignent des valeurs importantes; ils ont leur maximum dans ce peuplement et dans le suivant qui en est très proche botaniquement.

— Zone 5 b : lande à *Genista pilosa* et *Calluna vulgaris*, en soulane. Structures directe (1976) et corrigée (1977) établies à partir de deux relevés en 1976 (18 septembre) et de quatre relevés en 1977 (du 10 septembre au 30 octobre).

Comme le précédent, auquel il est nettement apparenté, ce peuplement est surtout caractérisé par l'abondance absolue ou relative de *G. apricarius* et *E. ephippiger*; mais le pourcentage de *M. buyssoni* est ici affaibli, au profit de *E. brachyptera*, *O. viridulus* et surtout *St. scalaris* qui y trouve son maximum. J'ai remarqué que la densité de *G. apricarius*, *E. ephippiger* et de *E. brachyptera* augmente sensiblement dans les sous-zones où la Callune cède la place au Sarothamne.

	Pourcentages spécifiques		Densités horaires spécifiques	
	1976	1977	1976	1977
<i>G. apricarius</i>	26	20	23	26
<i>E. brachyptera</i>	17	23	14	30
<i>M. buyssoni</i>	16	12	14	15
<i>O. viridulus</i>	5	15	5	20
<i>E. ephippiger</i>	17	5	15	7
<i>P. griseoptera</i>	3	6	3	8
<i>C. dispar</i>	2	7	2	9
<i>C. longicornis</i>	2	7	2	9
<i>St. scalaris</i>	7	2	6	2
<i>T. cantans</i>		1		1
<i>C. monticola</i>		—		—
<i>M. roeseli</i>	} 5	2	} 4	2
<i>P. alpina</i>		—		—
<i>A. strepens</i>		—		—
<i>L. punctatissima</i>		—		—
Densité horaire de peuplement			88	129

— Zone 6 : bois dense à *Corylus avellana* et *Betula verrucosa*, en soulane. Ce biotope est vide d'Orthoptères, certainement à cause du manque de lumière.

— Zone 7 a : éboulis instable et bois clair à *Corylus avellana*, *Betula verrucosa*, *Sambucus racemosa* et *Salix atrocinerea*, en ombrée. Je n'y ai rencontré que *P. griseoptera*, et en tout petit nombre.

— Zone 7 b : rhodoraie à *R. ferrugineum* et *V. myrtillus*, en ombrée. A *P. griseoptera* s'ajoutent 4 espèces qui arrivent à totaliser 10 à 20 % : *M. buyssoni*, *C. dispar*, *P. alpina*, *T. cantans*. La densité y reste extrêmement faible (10 à 20 individus par heure).

— Comparaison des d.h. de peuplement corrigées dans les différentes zones.

Zones	1976	1977
3	170	201
2	156	180
5b	112	129
4	232	119
1	104	—
5a	57	85
7	≈ 15	—

On constate que les biotopes physionomiquement « ouverts » (prairies et prairie landicole) sont plus riches que les biotopes « fermés » (lande basse à *Callune* et *Genêt poilu* et surtout lande haute à *Fougère-aigle*). Mais l'exposition intervient pour corriger

cette relation; ainsi la prairie landicole, exposée au nord-nord-est, est normalement un peu moins riche que la lande basse à Callune et Genêt poilu, exposée plein sud (en ce qui concerne la forte augmentation enregistrée en 1976 pour la prairie landicole une explication a été envisagée antérieurement). Enfin l'hygrométrie édaphique intervient aussi, et la tourbière est nettement moins riche que la prairie marécageuse, elle-même un peu moins riche que la prairie humide.

2) Evolution saisonnière des structures de peuplement en 1977.

A l'inverse de la d.h. spécifique, qui est une caractéristique spécifique directe, le pourcentage d'une espèce dans un peuplement est fonction de toutes les densités spécifiques, et si une seule de celles-ci varie tous les pourcentages sont modifiés; c'est pourquoi la courbe de pourcentage est généralement plus complexe que la courbe de densité correspondante.

Sur la figure 4, j'ai mis en parallèle les courbes de d.h. spécifique et de pourcentage spécifique des espèces principales dans les zones 2, 3 et 5 b, en 1977 (je n'ai pas tracé les courbes pour les autres zones par insuffisance de données).

De l'examen de ces courbes il ressort essentiellement que la structure de peuplement varie très sensiblement selon l'époque où l'on opère le relevé (je manque malheureusement de données pour le mois d'août), ce qui justifie la notion de « structure corrigée ». Cependant, pour la période considérée ici (début septembre à fin octobre 1977), quelques caractéristiques de peuplement restent bien marquées; en particulier le pourcentage de certaines espèces reste relativement élevé : *M. buyssoni* dans les zones 2 et 3, *C. longicornis* en zone 4, *G. apricarius* en zone 5 b.

A noter encore que les densités décroissent moins vite en soulane qu'en ombrée et en fond de vallée.

Il est vraisemblable que, en fin de saison, des individus se déplacent vers les parties les mieux exposées de la plateforme de fond de vallée, c'est-à-dire vers le nord, en s'éloignant de l'ombre portée par le versant d'ombrée. Ainsi, dès le 11 octobre la densité horaire de peuplement de la zone 2 varie du simple (34) au triple (94) entre la partie centrale et la périphérie septentrionale.

De tels déplacements pourraient expliquer l'augmentation de densité horaire spécifique d'*E. brachyptera* entre le 11 septembre et le 12 octobre 1977 en zone 5 a (respectivement 4 et 16); mais ce n'est pas certain car *E. brachyptera* est en légère régression entre ces dates dans la zone 5 b (30 et 24).

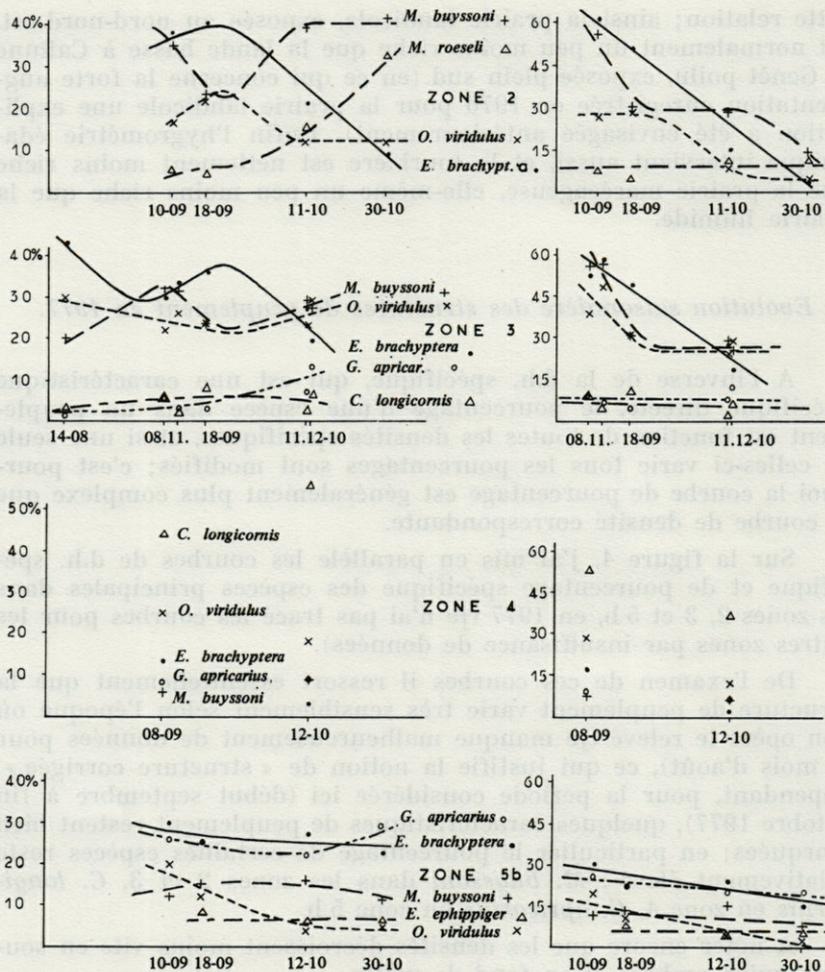


FIG. 4. — Evolution saisonnière des pourcentages et des densités de quelques Orthoptères en 1977. A gauche : pourcentages spécifiques; à droite : densités horaires spécifiques.

La figure 5 représente les variations saisonnières des densités horaires biocénétiques en 1977. On remarquera principalement que dans les biotopes en fond de vallée (zones 2 et 3) et en ombrée (zone 4) l'optimum est situé avant le 10 septembre et qu'à partir de cette date au moins la densité horaire décroît très rapidement, alors que pour les peuplements en soulane la densité horaire paraît stationnaire jusqu'en mi-octobre au moins (zone 5 a) ou décroît

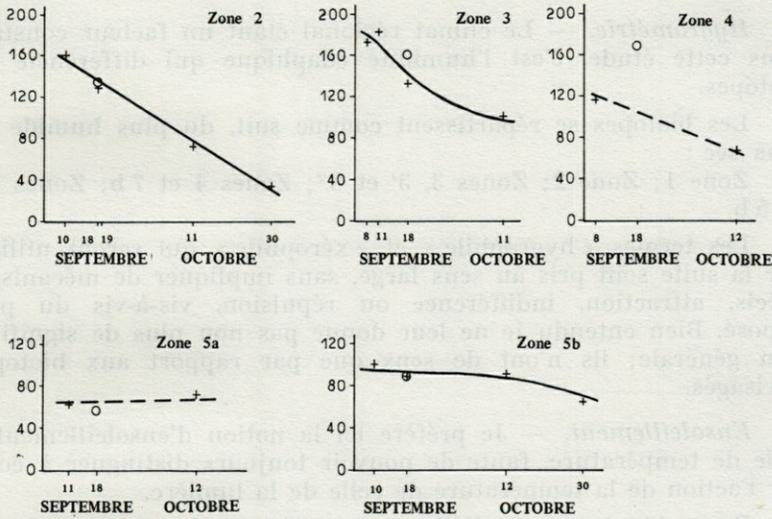


FIG. 5. — Evolution saisonnière de la densité des peuplements d'Orthoptères en 1977. Les croix concernent les densités horaires corrigées des peuplements de 1977 et les cercles celles de 1976.

lentement (zone 5 b). Cette différence se retrouve au niveau des espèces principales; elle est liée certainement à la diminution d'ensoleillement beaucoup plus rapide en fond de vallée et en ombre qu'en soulane.

V) ECOLOGIE DES ESPÈCES.

Relativement à leur fréquence à Loumet j'ai distingué trois grands groupes d'Orthoptères : les espèces principales, présentes tous les ans et atteignant dans les biotopes favorables une densité horaire au moins égale à 10, les espèces accessoires, présentes tous les ans mais en petite quantité, et les espèces accidentelles, instables à Loumet, présentes seulement certaines années.

J'ai réalisé un étalonnage des biotopes selon les facteurs hygrométrie et ensoleillement, en me basant principalement sur la flore pour le premier et sur la durée d'ensoleillement pour le second. Cette méthode est assez empirique et j'insiste sur le fait que l'écart entre les indices (numérotés respectivement de 1 à 5 et de 1 à 6) n'est certainement pas identique pour tous.

Hygrométrie. — Le climat régional étant un facteur constant dans cette étude, c'est l'humidité édaphique qui différencie les biotopes.

Les biotopes se répartissent comme suit, du plus humide au plus sec :

Zone 1; Zone 2; Zones 3, 3' et 3''; Zones 4 et 7 b; Zones 5 a et 5 b.

Les termes « hygrophile » et « xérophile » qui seront utilisés par la suite sont pris au sens large, sans impliquer de mécanisme précis, attraction, indifférence ou répulsion, vis-à-vis du pôle opposé. Bien entendu je ne leur donne pas non plus de signification générale; ils n'ont de sens que par rapport aux biotopes envisagés.

Ensoleillement. — Je préfère ici la notion d'ensoleillement à celle de température, faute de pouvoir toujours distinguer à coup sûr l'action de la température de celle de la lumière.

Pour obtenir un parallélisme avec l'échelle hygrométrique j'ai classé les biotopes du moins ensoleillé au plus ensoleillé (une augmentation d'ensoleillement conduit plutôt vers l'assèchement).

Zone 7 b; Zone 4; Zone 3'; Zones 1, 2 et 3; Zones 2 et 3''; Zones 5 a et 5 b.

A propos de l'emploi des termes « héliophile » et « sciaphile » je formule les mêmes réserves que précédemment. Je rappelle que dans cette étude le facteur « ensoleillement » contient les deux notions de lumière et de température et donc que le terme « héliophile » signifie aussi « thermophile », et le terme « sciaphile » signifie aussi « cryophile ».

Pour les principales espèces (exclusivement) j'ai utilisé un diagramme à 2 vecteurs : x pour une humidité décroissante ou xérophilie, et h pour un ensoleillement croissant ou héliophilie. La présence de l'espèce en 1977 dans un biotope est figurée par une croix et l'optimum par une croix dans un cercle (Fig. 6).

L'éventail des combinaisons humidité/ensoleillement rencontrées au travers des biotopes de Loumet est bien maigre; elles s'appuient sur un étalonnage non rigoureusement quantifié; aussi les conclusions qui seront exprimées doivent-elles être considérées comme des hypothèses de travail demandant à être vérifiées en d'autres lieux.

Concernant l'allure de la végétation enfin, j'ai distingué la prairie (zones 1, 2, 3, 3' et 3''), la lande basse et dense (40 à 80 cm; zone 5 b et 7 b), la lande basse et ouverte (zone 4) et la lande haute et dense (120 à 200 cm; zone 5 a).

A) *Espèces principales.*1) *Ephippiger ephippiger* (Fieb.).

E. ephippiger n'est présent que dans les deux biotopes de soulane (zones 5 a et 5 b). Sur le terrain j'ai constaté l'extrême sensibilité des individus à l'intensité du rayonnement solaire (DEFAUT, 1978), ce qui permet de penser que L'Ephippigère est plus héliophile que xérophile. Il manifeste aussi une certaine préférence pour la lande basse par rapport à la lande haute (malheureusement, à Loumet il n'y a pas de prairie en soulane); et à l'intérieur même de la lande basse, sa densité augmente sensiblement là où croît le Sarothamne. La densité horaire (d.h.) est restée stationnaire en septembre et octobre 1977.

E. ephippiger est donc très héliophile, voire xérophile. L'allure de la strate végétale détermine son optimum.

2) *Glyptobothrus apricarius* (Hag.).

Ses biotopes sont, par ordre de préférence, d'abord les zones 3'', 5 a et 5 b, avec une d.h. voisine de 25, puis les zones 3, 3' et 4, avec une d.h. voisine de 10. La d.h. reste à peu près stationnaire en septembre et octobre 1977. L'espèce paraît très tolérante en ce qui concerne l'ensoleillement puisqu'elle n'est absente que de l'ombrée à forte pente (zones 7), mais elle l'est moins en ce qui concerne l'humidité puisqu'elle ne pénètre pas dans la prairie marécageuse et dans la tourbière. L'optimum est obtenu à des niveaux élevés d'ensoleillement. La hauteur de la strate végétale n'influe pas et *G. apricarius* atteint l'optimum dans chacun des 3 types.

En conclusion *G. apricarius* est une espèce tolérante et modérément xérophile en ce qui concerne sa distribution sur les échelles hygrométrique et héliométrique. Elle est modérément héliophile quant à son optimum.

3) *Metrioptera roeseli* (Hag.).

Ses biotopes préférés sont d'abord les zones 2 et 3'', avec une d.h. voisine de 15, puis les zones 3, 5 a et 5 b, avec une d.h. inférieure ou égale à 5. Les optima indiqués sont en réalité peu marqués et peut-être illusoire. La densité horaire paraît stationnaire dans tous les biotopes en septembre et octobre 1977, voire en légère augmentation. La répartition des biotopes peut suggérer que cette

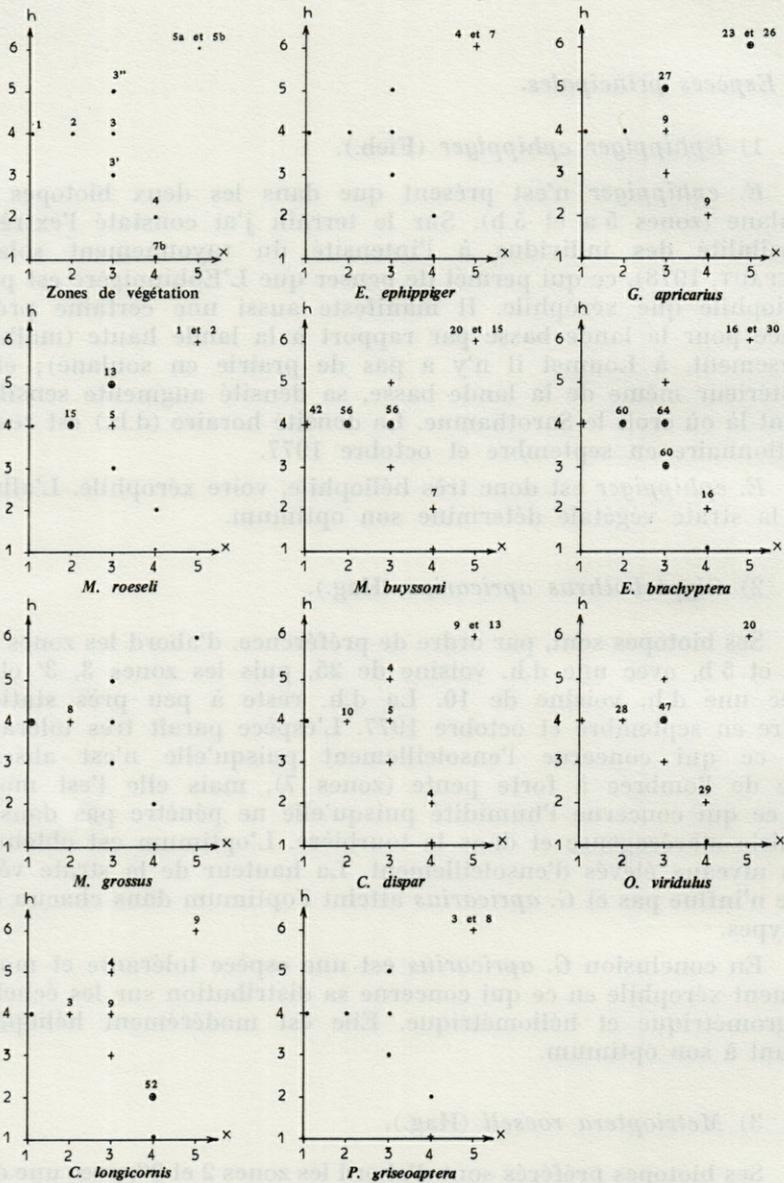


FIG. 6. — Répartition des principales espèces d'Orthoptères en fonction de l'humidité et de l'ensoleillement. Abscisse, x : humidité (xérophilie croissant dans le sens de la flèche). Ordonnée, h : ensoleillement (héliophilie croissant dans le sens de la flèche). Les croix indiquent les zones où l'espèce est présente et les cercles celles où elle atteint son optimum. Les chiffres correspondent aux densités horaires maximales de 1977.

espèce accepte une diminution d'hygrométrie à condition qu'elle soit compensée par un accroissement de l'ensoleillement. En tous cas l'espèce apparaît nettement hygrophile et nettement héliophile.

4) *Metrioptera buyssoni* (Saulcy).

Ses biotopes préférés sont d'abord les zones 2 et 3 (et 3'' ?), avec une d.h. voisine de 55 (mais qui a approché 80 en 1976 dans la zone 2), puis la zone 1 (avec une d.h. voisine de 40 en 1976), ensuite les zones 3, 3', 4, 5 a et 5 b, avec une d.h. voisine de 15, et enfin la zone 7 b avec une d.h. très basse, inférieure à 5 (le chiffre indiqué sur la figure 7 pour la zone 3'' est anormalement bas, à cause de l'époque tardive du relevé : voir aussi la figure 4). La répartition des optima principaux et secondaires, qui sont très accusés, implique une nette hygrophilie. La d.h. décroît plus rapidement dans les biotopes en fond de vallée, en septembre et octobre 1977 (malgré un palier entre le 20 septembre et le 15 octobre), que dans ceux de soulane; cela prouve une certaine héliophilie. Sur le terrain j'ai remarqué à son comportement que *M. buyssoni* était nettement héliophile (DEFAUT, 1978).

Ainsi l'espèce apparaît extrêmement tolérante et nettement héliophile quant à sa distribution, et très hygrophile pour son optimum.

5) *Euthystira brachyptera* (Ocsk.).

Ses biotopes préférés sont d'abord les zones 2, 3, 3' (et 3'' ?), avec une d.h. voisine de 60 (mais 47 seulement en 1976 pour la zone 2), ensuite la zone 5 b avec une d.h. de 30 (mais diminuée de moitié en 1976), et enfin les zones 1, 4 et 5 a avec une d.h. voisine de 15 (diminuée de moitié en 1976). (Le chiffre indiqué sur la figure 7 pour la zone 3'' n'est pas significatif car l'époque du relevé est trop tardive pour cette espèce). Cette large distribution révèle une grande tolérance, mais la position des optima indique une nette hygrophilie, laquelle ne peut qu'être confirmée par la diminution sensible des d.h. en 1976, année chaude et sèche, par rapport à 1977.

E. brachyptera est donc une espèce très tolérante et plutôt héliophile pour sa distribution, et nettement hygrophile pour son optimum.

6) *Mecostethus grossus* (L.).

Son cantonnement dans les deux biotopes les plus humides (zones 1 et 2) et la position de son optimum dans le plus humide

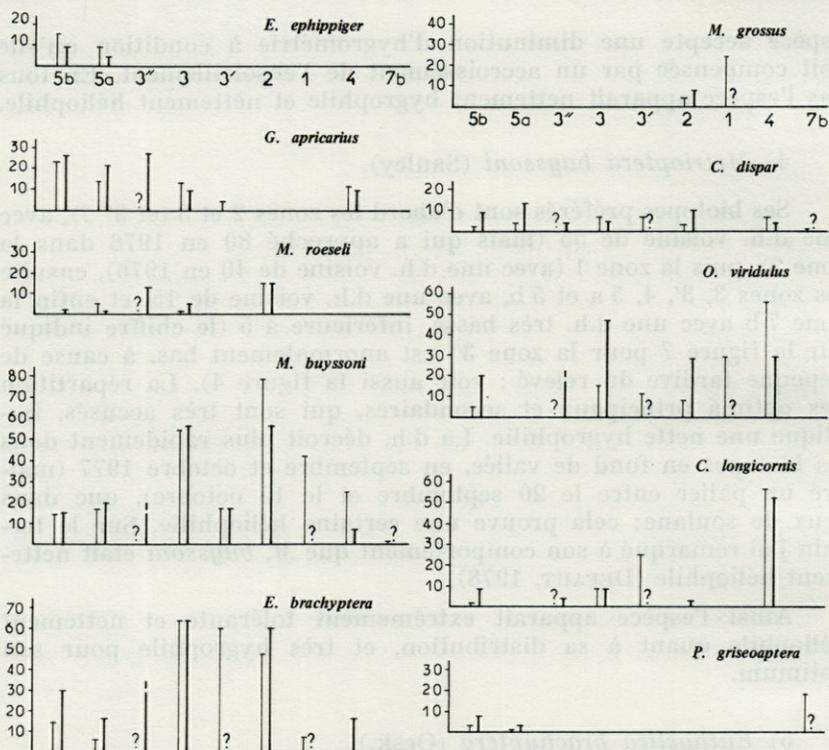


FIG. 7. — Densités horaires maximales des principales espèces d'Orthoptères dans les zones de végétation. Trait épais : densité maximale de 1977; trait mince : densité maximale de 1976.

des deux (zone 1) indiquent chez cette espèce une hygrophilie extrême.

Il est admis classiquement que *M. grossus* est indifférent aux autres facteurs écologiques (DREUX, 1962).

7) *Chrysochraon dispar* (Germ.).

Le *Chrysochraon* manque dans la tourbière (ou n'y est qu'accidentel), mais il est présent dans tous les autres biotopes, avec une d.h. toujours inférieure à 15 et souvent même à 10 (ce qui le rapproche des espèces « accessoires »).

C. dispar est donc très tolérant mais ne s'épanouit nulle part à Loumet.

8) *Omocestus viridulus* (L.).

Ses biotopes préférés en 1977 sont d'abord la zone 3, avec une d.h. de 47, puis les zones 2 et 4 (et 1 ?), avec une d.h. proche de 30, et enfin la zone 5 b (et la zone 3' ?), avec une d.h. voisine de 20. Mais en 1976, année chaude et sèche, la d.h. était optimale en zone 4, avec une valeur de 56, tandis qu'elle n'était que de 15 dans la zone 3. On peut faire à ce sujet une remarque. Si en 1976 le décalage s'était produit en vue d'obtenir une compensation hygrométrique, la zone 3' aurait eu une densité intermédiaire entre celle de la zone 1 (d.h. = 29) et celle de la zone 4 (d.h. = 56), ou au moins égale à la plus basse; or elle a été bien plus faible (11). Réciproquement, s'il s'agissait d'une compensation en ensoleillement la densité de la zone 3' aurait été intermédiaire entre celles de la zone 3 (d.h. = 15) et celle de la zone 4 (d.h. = 56), ou au moins égale à la plus faible, ce qui est effectivement le cas, à peu de chose près (d.h. = 11).

Il faudrait donc admettre la primauté du facteur ensoleillement sur le facteur hygrométrie, et l'espèce devrait être considérée comme sciaphile. Toutefois je ne méconnais pas la fragilité de cette démonstration appuyée par un seul exemple.

La d.h. décroît sensiblement en septembre et octobre 1977, mais de façon variable selon les biotopes (Fig. 4) et sans qu'une signification écologique bien nette s'en dégage.

En conclusion, *O. viridulus* est une espèce très tolérante pour sa distribution, mais elle serait plutôt sciaphile pour son optimum.

9) *Chorthippus longicornis* (Lat.).

Ses biotopes sont d'abord la zone 4, avec une d.h. voisine de 50, puis la zone 3' avec une d.h. voisine de 25, et enfin les zones 2, 3, 3'' et 5 b, avec une d.h. inférieure à 10. L'espèce est donc largement distribuée, mais elle est absente des milieux qui sont extrêmes quant à l'humidité (zone 1) et l'ensoleillement (zones 7), voire la hauteur de la strate végétale (zone 5 a). La d.h. décroît en septembre et octobre 1977 en ombrée (zone 4); elle est stationnaire en fond de vallée (zone 3) et semble augmenter un peu en soulane (zone 5 b), ce qui indiquerait une certaine héliophilie; cependant la disproportion entre le chiffre optimal et les autres chiffres rend bien aléatoire une telle conclusion. Tout au contraire la progression régulière des chiffres de 1976 selon le vecteur ensoleillement indique une certaine sciaphilie : 2 dans la zone 5 b, 9 dans la zone 3, 25 dans la zone 3' et 56 dans la zone 4.

C. longicornis paraît donc tolérant pour sa distribution et plutôt sciaphile pour son optimum, mais celui-ci peut être essentiellement conditionné par l'allure de la végétation (lande basse et ouverte).

10) *Pholidoptera griseoptera* (de Geer).

P. griseoptera vit sur les fortes pentes de l'ombrée (zones 7 a et 7 b) et en soulane (zones 5 a et 5 b); il fait totalement défaut sur la pente douce de l'ombrée (zone 4) et dans les biotopes de fond de vallée (zones 1, 2, 3, 3' et 3''). Au premier abord cette répartition est surprenante; mais en soulane le Pholidoptère vit en dessous de la masse végétale, dense et continue, que constituent la lande basse (zone 5 b) et la lande haute (zone 5 a). Il échappe ainsi à l'ensoleillement direct du versant (remarquons à ce propos qu'il se soustrait davantage à la luminosité qu'à la température).

L'absence de cette espèce dans la zone 4, qui est de même degré hygrothermique que les zones 7 mais un peu mieux ensoleillée, confirme sa sciaphilie.

P. griseoptera est donc une espèce très sciaphile, qui recherche les versants d'ombrée mais qui retrouve jusqu'en soulane des biotopes convenables à l'abri d'une végétation suffisamment dense. La différence de coloration entre les individus de l'ombrée et ceux de la soulane, déjà signalée p. 268, pourrait traduire la divergence de température ou d'humidité entre ces deux versants.

Il est piquant de souligner que des espèces aux exigences écologiques aussi nettement opposées que *P. griseoptera* et *E. ephippiger* arrivent à cohabiter régulièrement au même endroit.

B) *Espèces accessoires.*

Decticus verrucivorus (Serv.)

Quelques individus dans les zones 3, 4, 5 a et 5 b.

Leptophyes punctatissima (Bosc.)

Cette espèce arboricole a des allures discrètes et passe facilement inaperçue. Je ne l'ai observée qu'en soulane (zone 5 b).

Tettigonia cantans (Fuessly)

A Loumet on la trouve sur les arbres et les arbrisseaux, parfois sur les *Cirsium palustre* (zones 2, 3, 3', 4, 5 a et 5 b).

Stauroderus scalaris (Fisch.)

Espèce orophile rencontrée régulièrement en soulane (zone 5 b), parfois aussi en fond de vallée (zone 3) et en ombrée (zone 4).

Podisma alpina (Koll.)

Espèce orophile également, largement distribuée à Loumet (zones 3, 3', 3'', 4, 5 b et 7 b). J'ai remarqué que *P. alpina* était bien plus abondant dans la zone 4 en 1976 qu'en 1977; sa d.h. y a été respectivement de 22 et de 1.

Callicrania monticola (Serv.)

Espèce pyrénéo-cantabrique, mais dont la répartition géographique est insuffisamment connue. A Loumet elle existe sur les deux versants et en fond de vallée :

— en soulane (zones 5 a et 5 b) elle semble liée à la présence d'arbrisseaux et de Sarothamnes, plantes qui dépassent en hauteur le reste de la végétation;

— en fond de vallée elle existe dans les zones 2 et 3'' où elle marque une nette prédilection pour le Cirse palustre;

— en ombrée, dans la zone 4 et là elle semble plutôt liée aux fougères. C'est dans ce biotope qu'elle est la plus abondante.

Cette espèce m'a paru sensiblement plus nombreuse à Loumet en 1975 que pendant les deux années suivantes.

En remontant la vallée de Loumet je l'ai encore rencontrée au lieu-dit « Estailères », à 1 420 m, près du ruisseau, sur des Cirses palustres.

C) *Espèces accidentelles.**Tetrix vittata* (Zett.)*Homorocoryphus nitidulus* (Scop.)*Stenobothrus stigmaticus* (Ramb.)

J'ai trouvé quelques exemplaires de ces trois espèces dans les prairies humides de fond de vallée, respectivement en 1975, 1976 et 1977.

Arcyptera fusca (Pall.)

1975 : quelques individus de cette espèce orophile au sommet de la zone 5 b, un peu en-dessous de la route. Recherchée en vain en 1976 et en 1977.

Aiolopus strepens (Lat.)

Espèce réputée thermophile et que je n'ai observée à Loumet qu'en 1976, année chaude et sèche (zones 3', 4 et 5 b).

CONCLUSION

Dans le marais de Loumet les groupements d'Orthoptères varient parallèlement aux groupements végétaux. Cela résulte probablement d'une sensibilité comparable vis-à-vis de l'hygrométrie et de l'ensoleillement, facteurs qui semblent essentiels aux Orthoptères.

Il reste à contrôler et à préciser ce parallélisme en multipliant les observations dans les milieux les plus divers. On peut déjà prévoir qu'il sera d'autant moins accusé que la hiérarchie des facteurs écologiques sera plus dissemblable chez les plantes et chez les Orthoptères.

Je tiens à remercier M. P. DREUX, Professeur à l'Ecole Normale Supérieure de Paris, et M. P. CASSAGNAU, Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse, pour l'excellent accueil qu'il m'ont réservé et pour les conseils que j'en ai reçus. Je remercie également M. M. KERGULEN, Maître de recherches à l'I.N.R.A., qui a bien voulu examiner mes Fétuques.

RÉSUMÉ

A Loumet les groupements d'Orthoptères varient parallèlement aux groupements végétaux.

Dans les biotopes humides en fond de vallée (tourbière, prairie marécageuse et prairie humide), groupements à *Mecostethus grossus*, *Metrioptera buyssoni*, *Metrioptera roeseli*, *Euthystira brachyptera*, par ordre décroissant d'hygrophilie.

Dans les biotopes d'ombrée (rhodoraie, prairie landicole à myrtille), groupements à *Pholidoptera griseoptera*, *Chorthippus longicornis*, *Omocestus viridulus*, par ordre décroissant de sciaophilie.

Dans les biotopes de soulane (lande à Fougère-aigle, lande à Callune et Genêt poilu), groupements à *Ephippiger ephippiger*, *Metrioptera buyssoni*, *Glyptobothrus apriciarius*, *Euthystira brachyptera*, par ordre décroissant d'héliophilie.

BIBLIOGRAPHIE

- CHOPARD, L., 1951. Orthoptéroïdes. *Faune Fr.*, 56. Paris, Lechevallier ed., 359 p.
- DEFAUT, B., 1978. Réflexion méthodologique sur l'étude écologique et biocénotique des Orthoptères. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 114 (1-2) : 7-16.
- FOURNIER, 1961. Les quatre Flores de France. Paris, Lechevallier éd. 1 105 p.
- MARTY, 1968. Recherches écologiques et biochimiques sur les Orthoptères des Pyrénées. *Thèse Doc. Etat, Toulouse*, n° 326, 419 p.
- MARTY, R., 1968. Aspect biologique et moléculaire de l'écologie des Orthoptères des Pyrénées. *Vie Milieu*, 19 (2 C) : 363-436.
- MARTY, R., 1969. Ecologie et biocénotique des Orthoptères des Pyrénées. *Vie Milieu*, 20 (1 C) : 65-170.

Reçu le 23 juin 1978.

**ÉTUDE PHYTO-ÉCOLOGIQUE
DES MILIEUX LITTORAUX SALÉS EN LANGUEDOC
ET EN CAMARGUE
IV. DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION
CONCLUSIONS GÉNÉRALES**

par Jean-Jacques CORRE

*Laboratoire de systématique et écologie méditerranéennes
Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonet,
34000 Montpellier, France*

ABSTRACT

The variability of climatic factors acts upon the main characteristics of the edaphic environment. The environmental unpredictability resulting from this situation leads to modifications in the equilibrium of plant communities. It is in those years where climatic characteristics strongly deviate from the mean that the climatic pattern is particularly important for the status of the vegetation.

INTRODUCTION

L'étude que nous avons entreprise dans des articles précédents (CORRE, 1976-1977, 1978) ne tient pas compte des possibilités d'évolution de la végétation au cours du temps. Nous avons montré, dans la première partie (CORRE, 1976), que les facteurs écologiques dominants (eau, sels solubles) qui, dans ces milieux, régissent la composition du tapis végétal sont étroitement liés aux fluctuations des conditions climatiques. On peut donc s'attendre à ce

que d'une année sur l'autre, la variabilité du climat, particulièrement accusée en région méditerranéenne, induit des transformations du couvert végétal.

1. — DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION

1.1. MÉTHODES D'ÉTUDES.

Dans une communauté biologique en évolution, les éléments qui se modifient sont de plusieurs sortes. ODUM (1969) en a dressé une liste. En nous limitant à la communauté végétale, nous nous intéresserons surtout à la composition spécifique et à la structure.

L'étude de la composition floristique prendra en compte l'évolution de la liste floristique des espèces présentes, ainsi qu'une évaluation de leur importance dans la communauté. Nous l'exprimerons au moyen des fréquences relatives. Les observations ont été faites selon la méthode du relevé linéaire (GODRON, 1966 b) (CORRE, 1961-1962 et 1970). Les fréquences relatives correspondent au pourcentage de présence d'une espèce dans un nombre donné de segments contigus.

La structure d'une communauté végétale et ses variations au cours du temps peuvent être mises en évidence de plusieurs manières, GREIG-SMITH (1952) préconise l'étude de la variance dans des carrés contigus disposés le long d'une ligne. D'après cette méthode, l'auteur définit le caractère aléatoire, régulier ou contagieux de la répartition des espèces. En regroupant les carrés deux par deux, il peut évaluer la taille et la netteté des agrégats. BRERETON (1971) a appliqué ces conceptions, pour construire un modèle d'évolution de la structure de la végétation, au cours des premiers stades de colonisation de la frange côtière, dans la zone de balancement des marées. Il a montré ainsi, qu'après une phase pionnière, où la distribution des individus est aléatoire, il se forme des agrégats dont la taille augmente et la netteté diminue avec le temps. Lorsque plusieurs espèces entrent en concurrence le schéma d'évolution se modifie. La taille des agrégats se réduit, par suite d'une délimitation plus rigoureuse des niches écologiques. De plus, si chaque espèce, par action sur le milieu, améliore, là où elle est implantée, ses conditions de vie, la structure redevient plus nette.

Une autre méthode, permettant la mise en évidence de la structure, a été élaborée par GODRON (1966 a et b). D'après elle, on peut calculer, le long d'une ligne échantillonnée par segments,

unités de surface ou de volume contigus, et de nombre S , la quantité d'information liée à la répartition d'une espèce de fréquence A

$$I_A = \log_2 C \frac{A}{S} = \log_2 \frac{S!}{A!(S-A)!}$$

Cette quantité est nulle lorsque $A = 0$ ou S , c'est-à-dire lorsque l'espèce est présente ou absente sur tous les segments de la ligne. Celle-ci est alors parfaitement homogène. A l'opposé, la quantité I_A est maximale pour $A = S/2$.

Pour n espèces, la quantité d'information recueillie devient :

$$I_T = I_A + I_B + \dots + I_J$$

A, B, \dots, J représentent les n espèces inventoriées.

I_T sera d'autant plus petit que la végétation sera plus homogène, si l'on admet, avec RAUNKIAER (1918), qu'une communauté végétale est d'autant plus homogène que le pourcentage d'espèces ayant une fréquence voisine de 50 % est plus réduit. Par cette méthode, il est possible de délimiter le long d'une ligne Z où une espèce A présente une répartition hétérogène, deux unités X et Y ayant une plus grande homogénéité (GODRON, 1972). La position optimale de la limite sera atteinte lorsque l'information (I_{AX} et I_{AY}) relative à l'espèce A dans les segments X et Y sera minimale. L'information I_A relative à l'espèce, sur l'ensemble de la ligne, restant constante, on peut calculer une valeur I_R telle que

$$I_R = I_A - (I_{AX} + I_{AY})$$

ait une valeur maximale.

La mise en œuvre de la méthode consiste à déplacer la limite entre les deux unités supposées, de segments en segments, d'un bout à l'autre de la ligne et à calculer les différentes valeurs de I_R . La valeur maximale correspondra à la limite optimale cherchée.

Il n'y aurait qu'une limite optimale si l'espèce se localisait préférentiellement à l'une ou l'autre des extrémités de la ligne. En fait c'est rarement le cas et il est possible de mettre en évidence plusieurs « pics » qui délimitent les éléments de la mosaïque dessinée par l'espèce.

Dans une ligne comprenant plusieurs espèces, on peut calculer les différentes valeurs de I_R pour chacune d'entre elles. En faisant la moyenne arithmétique de I_R pour l'ensemble des espèces, à chaque position de la césure, on peut tracer une courbe qui présente une série de pics mettant en évidence la structure de la végétation sur la ligne et permettant de délimiter des unités qui auront le maximum d'homogénéité.

La valeur de I_R est fonction a priori de la position de la césure. Pour pallier cet inconvénient, GODRON et BACCOU (1975) prévo-

nisent le calcul de l'espérance mathématique I'_R en fonction de cette position. On représente alors le rapport

$$I_R \text{ calculé} / I'_R \text{ « espéré ».}$$

Cette modification a comme principal avantage de mieux faire ressortir les pics qui se manifestent en début ou en fin de ligne et de rendre comparables les valeurs de I_R correspondant aux différents « pics ». Elle n'influe pas sur leur position.

A défaut d'un programme de calcul adapté à nos données, nous avons utilisé une version antérieure qui ne tient pas compte, sans inconvénient majeur, de la modification proposée par GODRON et BACCOU. Toutefois, pour faire apparaître les césures de début et de fin de ligne, nous avons découpé cette dernière en segments et nous les avons traités séparément, selon la première version de la méthode.

1.2. RÉSULTATS.

Sur le plan descriptif, on pourra schématiquement distinguer une structure verticale et une structure horizontale. La structure verticale est fonction de la répartition en strates de la végétation. Dans les milieux que nous avons étudiés, elle joue un rôle secondaire, aussi nous la négligerons. Par contre, la structure horizontale joue un rôle plus important puisqu'elle peut servir à caractériser des unités de végétation (CORRE).

Selon la taille des éléments structuraux, on distingue une macrohétérogénéité et une microhétérogénéité. La macrohétérogénéité répond, en général, à des différences floristiques importantes au sein de l'ensemble végétal. La microhétérogénéité répond plutôt à des particularités dans la répartition des individus, à l'intérieur du groupement.

Sur le plan fonctionnel, la structure peut avoir une origine autogène : elle est liée au mode de développement et de dispersion des espèces, ou avoir une origine allogène. Dans ce dernier cas, elle est en relation avec la structure du milieu.

Nous avons réalisé des observations sur quatre stations : trois en Camargue et une en Languedoc. Nous présenterons ici les résultats obtenus sur les deux plus anciennes : au bord d'un étang en Camargue, sur sol limono-argileux, (Salin de Badon) et un complexe dunaire en Languedoc, (la Figueirasse).

Pour évaluer les changements subis par la végétation, nous avons, en premier lieu, exprimé pour les parties vivantes, les varia-

tions de fréquences relatives par « poste d'observation » (1), en été et en automne, puis vérifié leurs conséquences sur la structure de la végétation et, en particulier, sur les limites des faciès. Les résultats en sont donnés sur les figures 1 et 2, pour Salin de Badon et les figures 3 et 4, pour la Figueirasse.

1.2.1. Variations de la composition floristique.

1.2.1.1. Exemple d'un d'étang temporaire sur sol limono-argileux (Salin de Badon).

La végétation appartient au groupement à *Salicornia radicans* (*Salicornietum radicans*) et présente plusieurs faciès. Nous les avons décrits (CORRE, 1977 b, Tab. I) pour l'été 1968. Leurs limites, à cette époque, sont représentées sur la Fig. 2.

Pendant la durée des observations (de septembre 1966 à septembre 1973) les conditions climatiques, déduites des données du poste météorologique de la Tour du Valat, et particulièrement la pluviosité, ont varié. Après deux années relativement sèches 1966-1967 et 1967-1968, est venue une série d'années humides (CORRE, 1976, Fig. 3 d), le maximum se situant en 1969. La répartition saisonnière des pluies n'est pas régulière, le maximum de précipitations pouvant se situer soit en début (automne-hiver) soit en fin de saison froide (hiver-printemps).

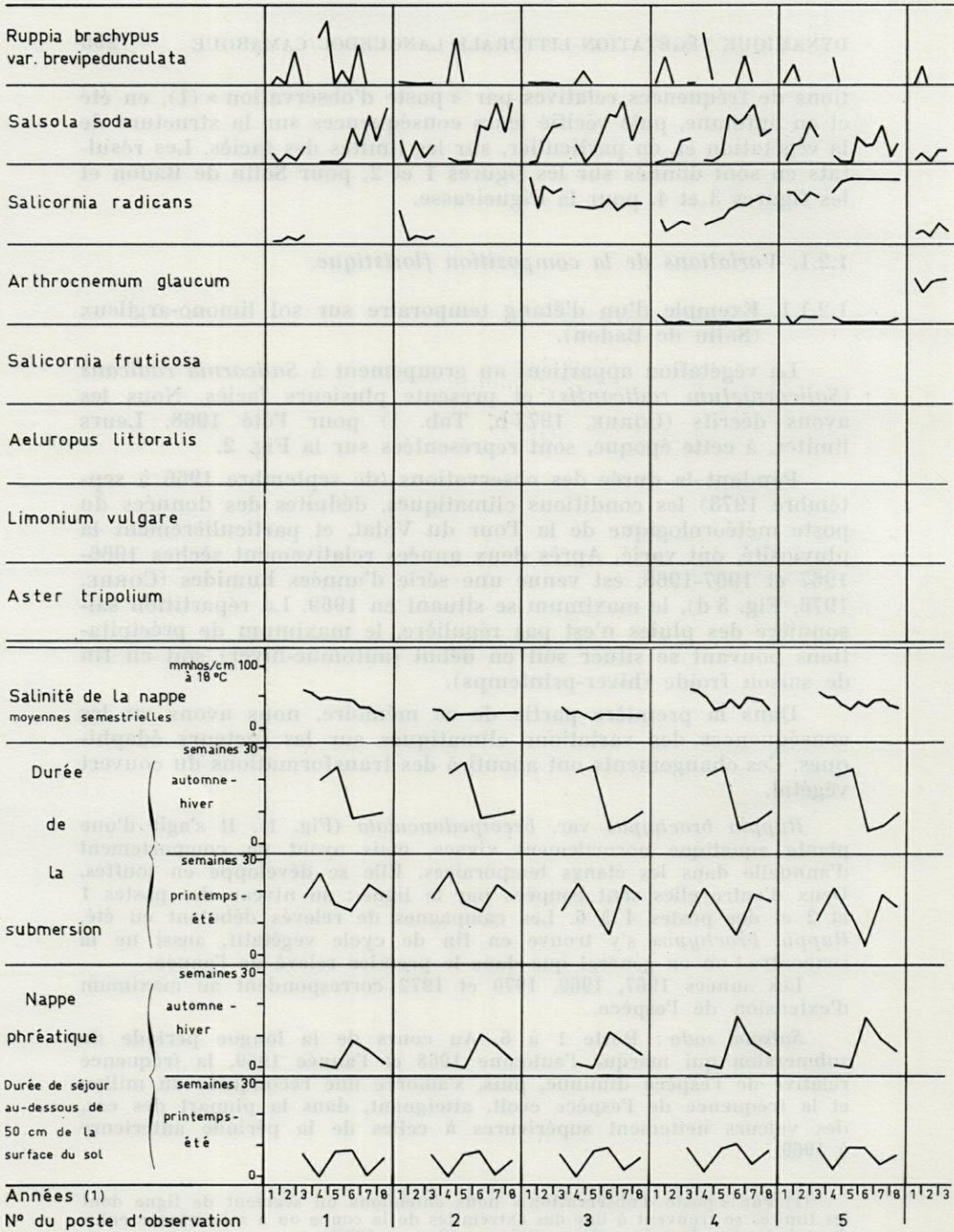
Dans la première partie de ce mémoire, nous avons vu les conséquences des variations climatiques sur les facteurs édaphiques. Ces changements ont abouti à des transformations du couvert végétal.

Ruppia brachypus var. *brevipedunculata* (Fig. 1). Il s'agit d'une plante aquatique normalement vivace, mais ayant un comportement d'annuelle dans les étangs temporaires. Elle se développe en touffes. Deux d'entre elles sont coupées par la ligne : au niveau des postes 1 et 2 et des postes 4 à 6. Les campagnes de relevés débutant en été, *Ruppia brachypus* s'y trouve en fin de cycle végétatif, aussi ne la rencontre-t-on en général que dans le premier relevé de l'année.

Les années 1967, 1969, 1970 et 1972 correspondent au maximum d'extension de l'espèce.

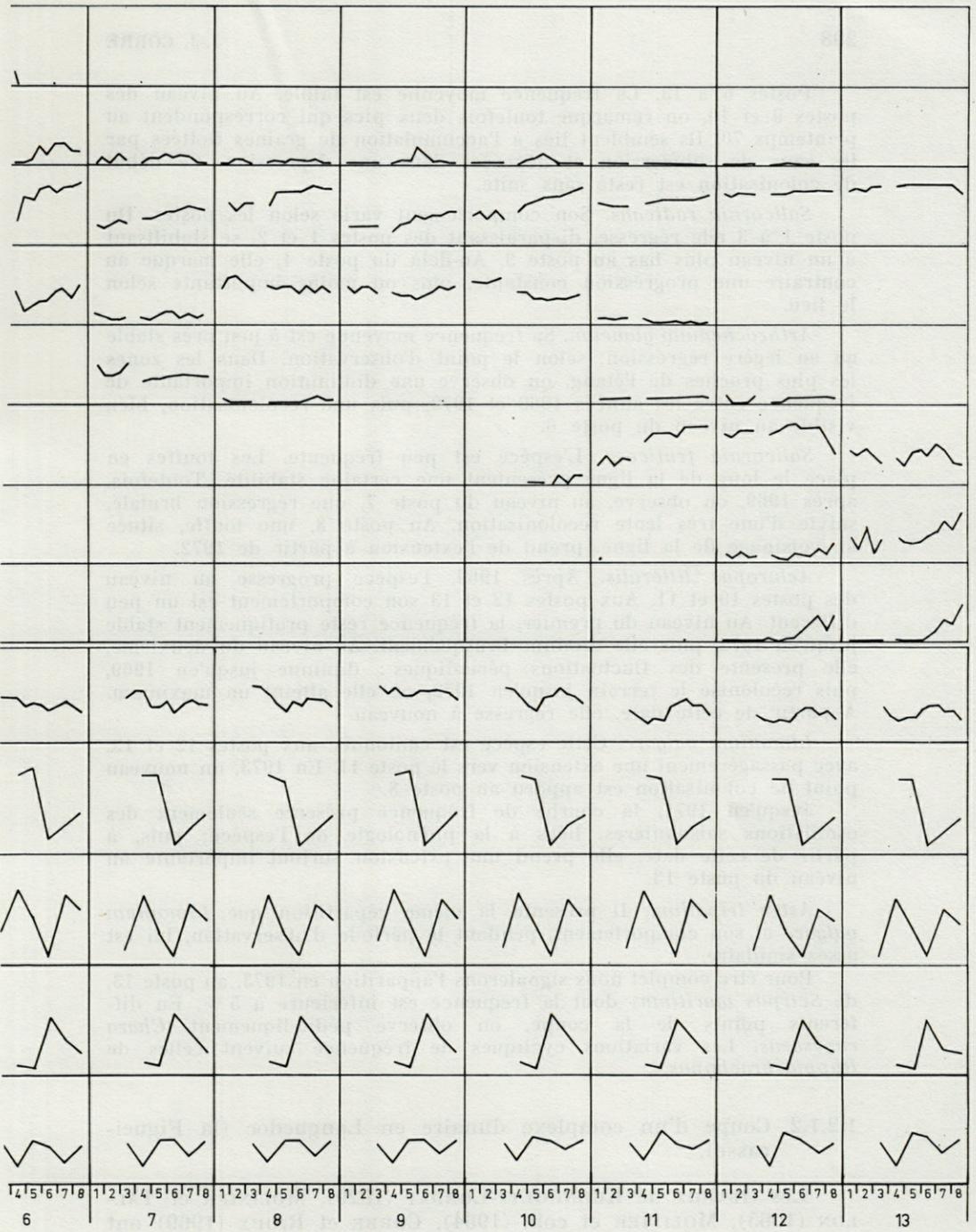
Salsola soda : Poste 1 à 6. Au cours de la longue période de submersion qui marque l'automne 1968 et l'année 1969, la fréquence relative de l'espèce diminue, puis, s'amorce une reconquête du milieu et la fréquence de l'espèce croît, atteignant, dans la plupart des cas, des valeurs nettement supérieures à celles de la période antérieure à 1969.

(1) Par « poste d'observation » nous entendons un segment de ligne dont les limites se trouvent à une des extrémités de la coupe ou à mi-distance entre deux batteries de tubes piézométriques (CORRE, 1976).



(1) Les années sont représentées par les chiffres : 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8.

1 : 1966 2 : 1967 3 : 1968 4 : 1969



5 : 1970 6 : 1971 7 : 1972 8 : 1973.

FIG. 1. — Variations de fréquence des espèces et fluctuation des conditions de milieu, à Salin de Badon.

Postes 6 à 13. La fréquence moyenne est faible. Au niveau des postes 9 et 10, on remarque toutefois deux pics qui correspondent au printemps 70. Ils semblent liés à l'accumulation de graines flottées par les eaux de submersion et déposées dans une dépression. Ce début de colonisation est resté sans suite.

Salicornia radicans. Son comportement varie selon les postes. Du poste 1 à 3 elle régresse, disparaissant des postes 1 et 2, se stabilisant à un niveau plus bas au poste 3. Au-delà du poste 4, elle marque au contraire une progression constante, plus ou moins importante selon le lieu.

Arthrocnemum glaucum. Sa fréquence moyenne est à peu près stable ou en légère régression, selon le point d'observation. Dans les zones les plus proches de l'étang, on observe une diminution importante de fréquence entre les années 1969 et 1970, puis une recolonisation, bien visible au niveau du poste 6.

Salicornia fruticosa. L'espèce est peu fréquente. Les touffes en place le long de la ligne présentent une certaine stabilité. Toutefois, après 1969, on observe, au niveau du poste 7, une régression brutale, suivie d'une très lente recolonisation. Au poste 8, une touffe, située au voisinage de la ligne, prend de l'extension à partir de 1972.

Aeluropus littoralis. Après 1969, l'espèce progresse au niveau des postes 10 et 11. Aux postes 12 et 13 son comportement est un peu différent. Au niveau du premier, la fréquence reste pratiquement stable jusqu'en 1972, puis elle diminue brusquement. Au niveau du deuxième, elle présente des fluctuations périodiques : diminue jusqu'en 1969, puis recolonise le terrain jusqu'en 1972, où elle atteint un maximum. A partir de cette date, elle régresse à nouveau.

Limonium vulgare. Cette espèce est cantonnée aux postes 12 et 13, avec passagèrement une extension vers le poste 11. En 1973, un nouveau point de colonisation est apparu au poste 8.

Jusqu'en 1971, la courbe de fréquence présente seulement des oscillations saisonnières, liées à la phénologie de l'espèce; puis, à partir de cette date, elle prend une extension surtout importante au niveau du poste 13.

Aster tripolium. Il présente la même répartition que *Limonium vulgare* et son comportement, pendant la période d'observation, lui est assez similaire.

Pour être complet nous signalerons l'apparition en 1973, au poste 13, de *Scirpus maritimus* dont la fréquence est inférieure à 5 %. En différents points de la coupe, on observe périodiquement *Chara canescens*. Les variations cycliques de fréquence suivent celles de *Ruppia brachypus*.

1.2.1.2. Coupe d'un complexe dunaire en Languedoc (la Figueirasse).

Les travaux de KUHNHOLTZ-LORDAT (1929), MOLINIER et TALLON (1965), MOLINIER et coll. (1964), CORRE et RIOUX (1969) ont

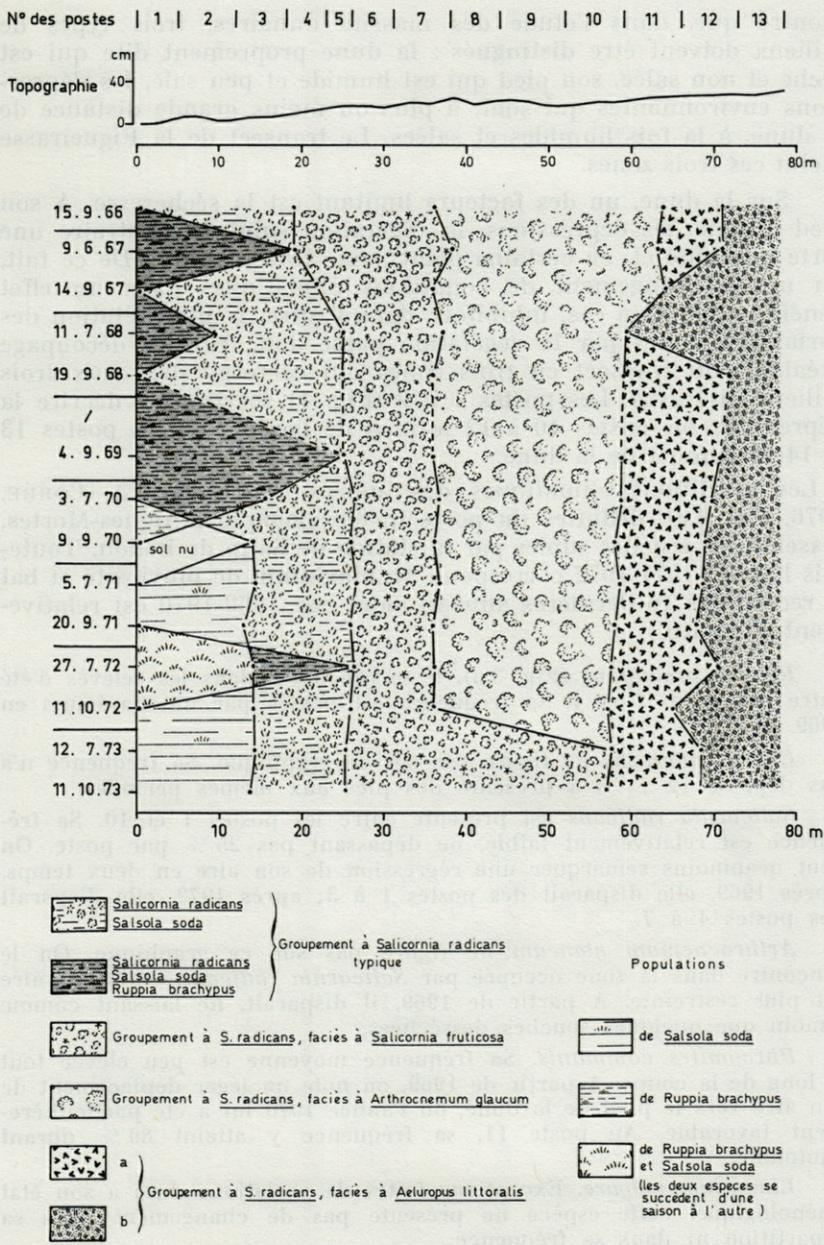


FIG. 2. — Variations des limites de groupements à Salin de Badon.

montré que, dans l'étude des massifs dunaires, trois types de milieux doivent être distingués : la dune proprement dite qui est sèche et non salée, son pied qui est humide et peu salé, les dépressions environnantes qui sont, à plus ou moins grande distance de la dune, à la fois humides et salées. Le transect de la Figueirasse inclut ces trois zones.

Sur la dune, un des facteurs limitant est la sécheresse. A son pied et dans les dépressions, la végétation subit au contraire une forte humidité et, en certains points, une forte salinité. De ce fait, un même changement de conditions climatiques aura un effet bénéfique dans un cas, inhibiteur dans l'autre. L'interprétation des variations subies par la végétation passe donc par un découpage préalable du transect en trois zones qui correspondent aux trois milieux ci-dessus. Les postes 1 à 9 (Fig. 4) serviront à décrire la dépression, les postes 10 à 12 le pied de la dune et les postes 13 et 14 le sommet de la dune.

Les conditions climatiques des années 1967 et 1973 (CORRE, 1976, Fig. 3 c), déduites du poste météorologique d'Aigues-Mortes, ressemblent à celles subies par la station de Salin de Badon. Toutefois l'année 1971-1972 correspond au maximum de pluviosité et bat le record des 16 dernières années, alors que 1969-1970 est relativement plus sec.

Ruppia brachypus (Fig. 3 a). Il se rencontre dans les relevés d'été entre les postes 1 et 4. Sa fréquence est passée par un maximum en 1969 et 1972.

Chara canescens ne figure pas sur ce graphique. Sa fréquence n'a pas dépassé 12 %. Il a présenté des pics aux mêmes périodes.

Salicornia radicans est présente entre les postes 1 et 10. Sa fréquence est relativement faible, ne dépassant pas 25 % par poste. On peut néanmoins remarquer une régression de son aire en deux temps. Après 1969, elle disparaît des postes 1 à 3; après 1972, elle disparaît des postes 4 à 7.

Arthrocnemum glaucum ne figure pas sur ce graphique. On le rencontre dans la zone occupée par *Salicornia radicans*, mais son aire est plus restreinte. A partir de 1969, il disparaît, ne laissant comme témoin que quelques souches desséchées.

Phragmites communis. Sa fréquence moyenne est peu élevée tout le long de la coupe. A partir de 1969, on note un léger déplacement de son aire vers le pied de la dune, où l'année 1970 lui a été particulièrement favorable. Au poste 11, sa fréquence y atteint 80 % durant l'automne.

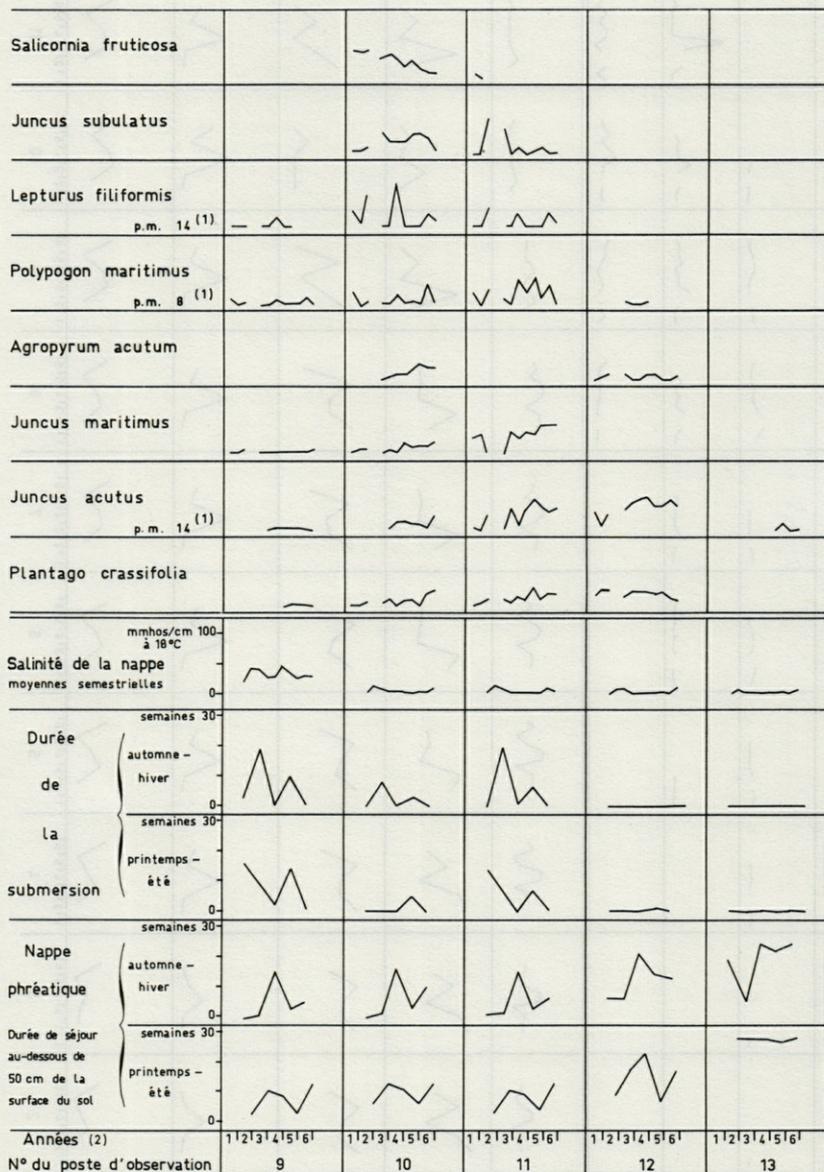
Limonium vulgare. Exceptions faites de variations dues à son état phénologique, cette espèce ne présente pas de changement dans sa répartition ni dans sa fréquence.

Phragmites communis et *Limonium vulgare* font la transition entre la baisse et le pied de la dune. A ces deux espèces il faut ajouter



(1) Les années sont représentées par les chiffres : 1, 2, 3, 4, 5, 6. 1 : 1968 2 : 1969 3 : 1970 4 : 1971 5 : 1972 6 : 1973

Fig. 3 a. — Variations de fréquence des espèces et fluctuation des conditions de milieu, à la Figueirasse.



(1) p.m. 14 : l'espèce figure de façon épisodique dans une autre station dont le numéro est spécifié. La fréquence relative y est inférieure à 5%.

(2) Les années sont représentées par les chiffres : 1, 2, 3, 4, 5, 6. 1 : 1968 2 : 1969 3 : 1970 4 : 1971 5 : 1972 6 : 1973.

FIG. 3 b. — Variations de fréquence des espèces et fluctuation des conditions de milieu, à la Figueirasse (suite).

Suaeda maritima et *Limonium bellidifolium*. Leur fréquence relative est trop basse pour donner lieu à une interprétation poste par poste, mais l'étude de leur fréquence absolue, cumulée sur toute leur aire, du poste 6 ou poste 10, montre d'années en années, des variations qui méritent notre attention. Sur le tableau I, on peut distinguer 3 pics de fréquence : en 1968, de 1970 à 1971 et en 1973.

TABLEAU I

Variations de fréquence absolue de *Limonium bellidifolium* et *Suaeda flexilis* le long du transect de la Figueirasse.

	5/68	9/68	7/69	6/70	9/70	7/71	9/71	7/72	10/72	7/73	10/73
<i>Limonium bellidifolium</i>	0	2	0	0	1	4	2	0	1	6	3
<i>Suaeda flexilis</i>	2	10	0	0	5	5	5	1	0	0	12

Les espèces qui occupent le pied de la dune sont représentées sur la figure 3 b. Ce sont :

Salicornia fruticosa. Sa fréquence a diminué tout au long de la période d'observation.

Juncus subulatus. Les années 1969-70 et 1972 correspondent à son maximum d'extension.

Lepturus filiformis et *Polypogon maritimus* sont deux espèces annuelles, présentant des variations de fréquence périodiques très accusées, en partie liées à leur cycle phénologique. Leur développement a été gêné à deux époques (sauf au poste 1 pour *Polypogon maritimus*), ce qui se traduit par une fréquence réduite en 1970 et 1972.

Agropyrum acutum. Il progresse au niveau du poste 10. Au poste 12, il fluctue autour d'une valeur moyenne stable. L'automne 1970 et le printemps 1972 correspondent au maximum de régression. Chacune de ces périodes est suivie d'une phase de reconquête.

Juncus maritimus et *Juncus acutus* progressent, tout en présentant des fluctuations passagères dont certaines sont liées au cycle phénologique. Chez *Juncus acutus* l'augmentation de fréquence s'accompagne d'un élargissement de son aire.

Plantago crassifolia. Chez cette espèce on observe une augmentation de fréquence, sauf au niveau du poste 12 où elle est stable.

Sur la figure 3 c nous avons représenté les caractéristiques propres à deux groupes d'espèces. Le premier est constitué par *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, *Centaurium umbellatum*, *Crepis bulbosa*, *Odontites lutea*, *Chlora imperfoliata* et *Scirpus romanus*. Il caractérise aussi bien le pied que le sommet de la dune. Le deuxième groupe comprend *Helichrysum stoechas*, *Phleum arenarium* et *Ammophila arenaria*. Il se localise au flanc et au sommet de la dune.

Parmi les espèces du premier groupe, il est nécessaire de réserver une place à part pour *Scirpus romanus* et pour *Chlora imperfoliata*.

La position de la première, au pied de la dune, correspond à une extension de son aire, à partir de 1970. La seconde est en régression et ne se trouve plus, en 1973, qu'aux postes 11 et 14.

Les cinq autres espèces (*Oenothera biennis*, *Daucus carota*, *Centaureum umbellatum*, *Crepis bulbosa*, *Odontites lutea*) régressent au pied de la dune en 1969 ou 1972 et colonisent par contre, le point le plus élevé (poste 13). La fréquence de chacune d'entre elles varie beaucoup selon les saisons et l'année. Au sommet de la dune, l'année 1972 paraît leur être assez favorable. Au pied, il semble que ce soit plutôt l'année 1971 et pour certaines 1968. A mi-pente (poste 12) *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, *Odontites lutea* trouvent leur meilleur développement en 1971, tandis que *Centaureum umbellatum* et *Crepis bulbosa* sont plus fréquents en 1972.

Dans le deuxième groupe, *Ammophila arenaria* et *Phleum arenarium* sont en régression. *Saccharum ravennae* et *Helichrysum stoechas* fluctuent autour d'une valeur de fréquence moyenne stable. A la fin de l'été 1970, elles régressent, puis reconquièrent le terrain perdu.

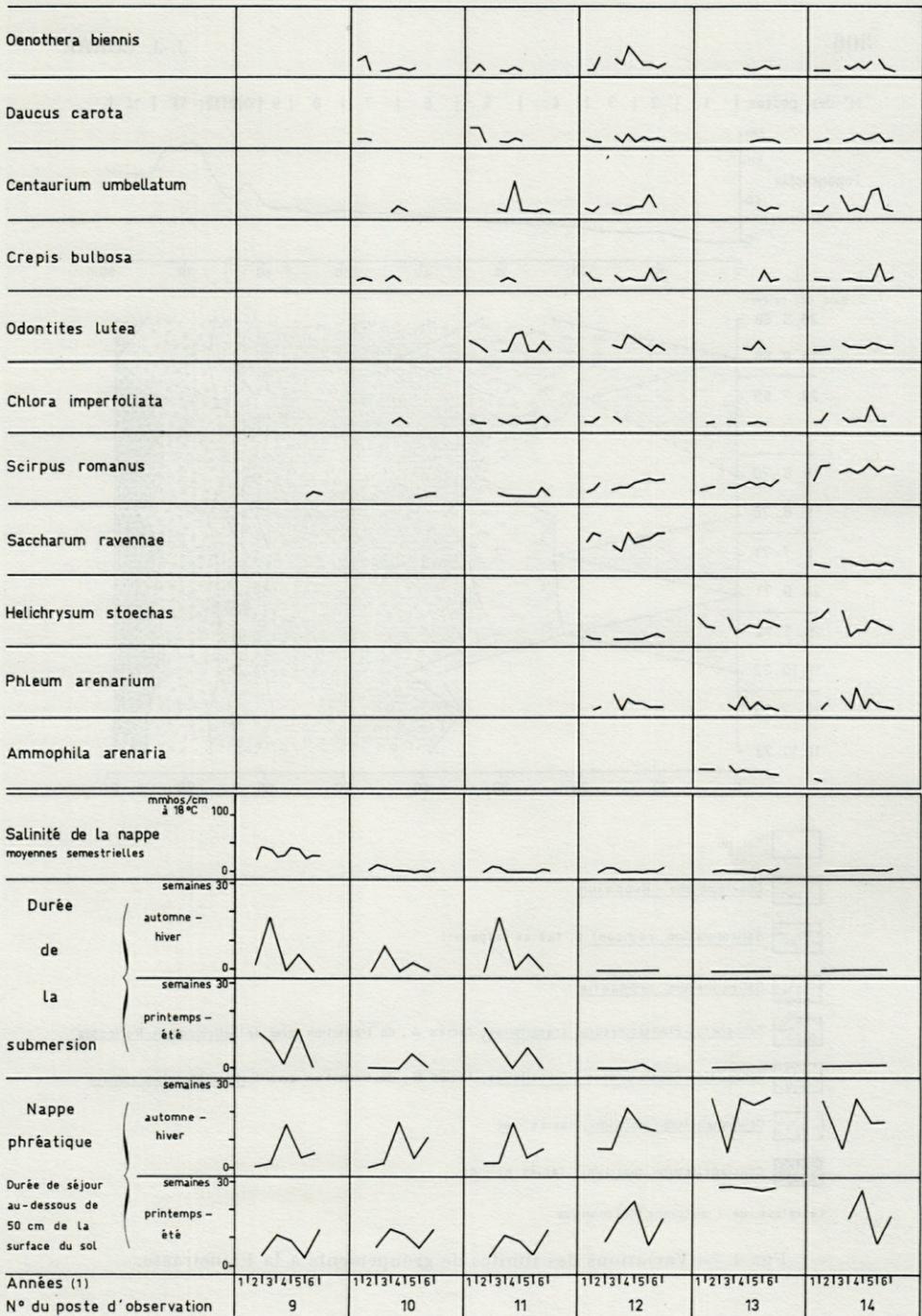
1.2.1.3. Conclusions sur les variations de composition floristique.

A la suite de ce cycle d'observations nous avons pu aboutir aux premières constatations suivantes.

a) Il est possible de classer les espèces en différents groupes selon le mode de variations de leur répartition ou de leur fréquence. Pour certaines les variations sont cycliques, pour d'autres elles sont monotones pendant la période d'observation. Les variations monotones correspondent selon leur sens, soit à une colonisation du milieu par une espèce nouvelle pour la station, soit à une élimination progressive. Nous ne devons cependant pas oublier que le caractère monotone peut n'être qu'apparent et cacher un cycle de période supérieure à celle des observations.

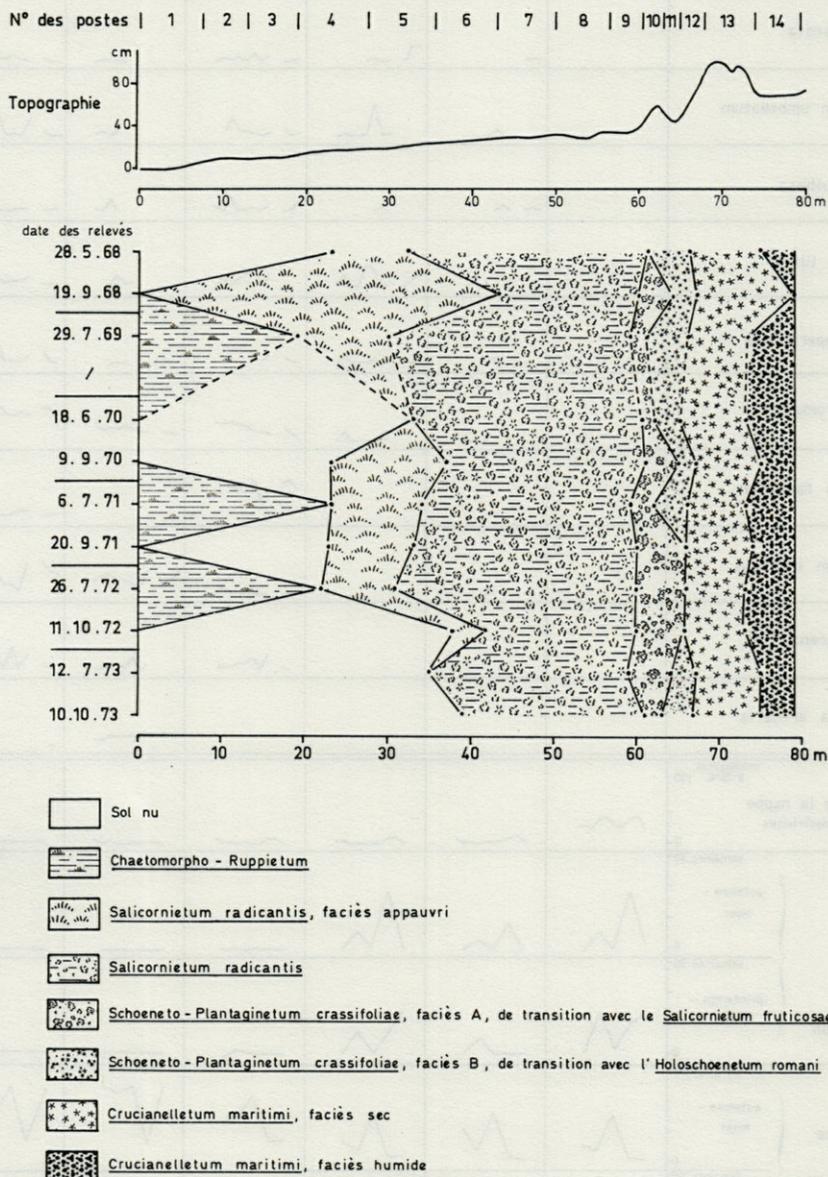
Parmi les espèces ayant présenté des variations cycliques, nous pouvons citer : *Ruppia brachypus*, *Salsola soda*, *Lepturus filiformis*, *Helichrysum stoechas*, *Saccharum ravennae*, etc. Parmi celles qui manifestent des variations monotones, certaines régressent. Ce sont, à la Figueirasse : *Salicornia radicans*, *Arthrocnemum glaucum*, *Salicornia fruticosa*, *Ammophila arenaria*, *Phleum arenarium*. D'autres marquent une progression plus ou moins nette. Tel est le cas de *Scirpus romanus*, *Juncus acutus* et *Juncus maritimus*, à la Figueirasse, *Aeluropus littoralis*, *Statice limonium* et *Aster tripolium*, à Salin de Badon.

Il est intéressant de noter, qu'à l'occasion d'une variation du milieu, une identité de comportement peut se manifester chez plusieurs espèces de la biocoenose, ce qui fournit un argument supplémentaire à la notion de groupe écologique. L'exemple d'*Oenothera biennis*, *Daucus carota*, *Centaureum umbellatum*, *Crepis bulbosa* et *Odontites lutea* est typique à cet égard.



(1) Les années sont représentées par les chiffres : 1:1968 2:1969 3:1970 4:1971 5:1972 6:1973

FIG. 3 c. — Variations de fréquence des espèces et fluctuation des conditions de milieu, à la Figuerasse (suite).



Le relevé de l'automne 1969 manque.

FIG. 4. — Variations des limites de groupements à la Figueirasse.

b) Bien que ce type de milieu soit considéré comme azonal, l'évolution de la communauté végétale est guidée par le climat. Par exemple, à Salin de Badon, la stabilité ou même la régression d'*Arthrocnemum glaucum*, espèce caractéristique des milieux à très forte salure, l'apparition de nouveaux points de colonisation pour certaines espèces moins tolérantes (ou résistantes) vis-à-vis du sel, telles qu'*Aeluropus litoralis*, *Limonium vulgare* ou *Salicornia fruticosa*, dans des zones où *Arthrocnemum glaucum* était seul présent, doivent être mises en parallèle avec la diminution générale des salinités. Elle se traduit par un nivellement de leurs valeurs, conséquence probable de la plus forte pluviosité observée depuis 1969.

Les valeurs maximales des fréquences absolues de *Suaeda flexilis* et de *Limonium bellidifolium* sont également à mettre en corrélation avec les caractéristiques climatiques propres aux années 1968, 1970, 1971 et 1973 qui furent relativement plus sèches, ce qui détermina une moindre submersion.

Les variations observées dans le couvert végétal sont souvent fonction de la station considérée. Par exemple, à Salin de Badon, *Salicornia radicans* régresse sur une partie de la coupe (postes 1 à 3) et progresse sur l'autre (postes 4 à 13). A la Figueirasse : *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, *Centaureum umbellatum*, *Crepis bulbosa* disparaissent au pied de la dune, alors qu'ils colonisent son sommet. Ce déplacement de leur aire de répartition peut être considéré comme une conséquence des fluctuations des conditions climatiques. En effet, au bas de la dune, dans un milieu où prévaut l'excès d'humidité, les années sèches leur sont favorables (1968, 1971), alors qu'en années humides elles se réfugient sur le sommet de la dune devenu moins xérique. La colonisation du sommet par *Odontites lutea* et la disparition de *Chlora imperfoliata* au pied de la dune est un phénomène du même genre.

c) Pour comprendre le comportement de certaines espèces, il est nécessaire de tenir compte du synchronisme entre les cycles mésologiques saisonniers et le rythme phénologique des espèces. Les cycles de submersion nous ont fourni plusieurs exemples qui illustrent cette règle. Ainsi, *Ruppia brachypus* a une fréquence d'autant plus élevée que la submersion printanière est plus prolongée. A la Figueirasse, bien que les années 1968-1969 et 1969-1970 aient des durées de submersions annuelles comparables, la fréquence de *Ruppia brachypus* est plus importante en 1968-1969, où la submersion printanière était plus longue. En 1971-1972, les mêmes conditions se retrouvent au printemps et la fréquence de cette espèce présente un nouveau pic. Il n'en est cependant pas toujours ainsi. A Salin de Badon, la fréquence de *Ruppia brachypus* est, en 1970, pour certains postes, supérieure à celle de 1969 bien que la submersion printanière soit de plus courte durée. Ceci

est une conséquence des conditions locales de submersion qui régnèrent pendant l'été de 1969 et ont permis à l'espèce de passer le cap critique de cette saison, à l'état de vie active. Elle a alors retrouvé son statut de vivace, ce qui l'a considérablement avantagée.

Phragmites communis est par contre plus favorablement influencé par les submersions automnales. Sa fréquence la plus élevée se situe à la Figueirasse, après l'automne 1969, alors que la submersion de 1972, mieux répartie tout au long de la saison froide, a été sans action appréciable.

Enfin, au pied de la dune de la Figueirasse, *Polypogon maritimus* et surtout *Lepturus filiformis* voient leurs peuplements réduits par les submersions, surtout lorsqu'elles se situent en automne car leurs jeunes plantules sont détruites lorsqu'elles sont recouvertes par l'eau.

d) Les années dont les caractéristiques climatiques diffèrent beaucoup de la moyenne jouent un rôle important sur le devenir de la végétation. Les conditions momentanées qui se manifestent alors agissent directement ou indirectement sur le végétal.

A Salin de Badon, la disparition de *Salicornia radicans* dans les parties les plus basses de la coupe, en 1969, la diminution de fréquence de *Salicornia fruticosa* et d'*Arthrocnemum glaucum* la même année, sont des exemples typiques de l'action directe des submersions prolongées de 1969. A la Figueirasse, ce sont également les très fortes submersions de 1969 et 1972 qui ont amené la régression de *Salicornia radicans* et d'*Arthrocnemum glaucum*.

En ce qui concerne les actions indirectes, nous nous référons à un travail d'HELWANI (1971) sur l'activité biologique du sol au niveau de la coupe de terrain de Salin de Badon. Il y montre qu'en 1970, à la suite de l'hécatombe de coquillages qui suivit le retour à des conditions hydriques plus habituelles, l'activité micro-biologique a été exceptionnellement forte dans la partie basse du transect. Il s'ensuivit un enrichissement du substrat en substances azotées qui a profité à la végétation et en particulier à *Salsola soda* dont le développement est plus vigoureux à partir de cette époque.

e) Les changements dans les conditions de milieu entraînent une modification des conditions de concurrence entre espèces. La diminution de fréquence d'*Aeluropus littoralis* aux postes 12 et 13 et l'augmentation dans le même temps de celle d'*Aster tripolium* et de *Limonium vulgare* paraissent bien en être la conséquence. Les mêmes relations peuvent être invoquées à la Figueirasse entre *Salicornia fruticosa* et *Agropyrum acutum*, cette dernière prenant la place de la Salicorne.

L'augmentation de fréquence des Joncs semble avoir un effet bénéfique sur *Plantago crassifolia*. Cette action est indirecte : les joncs protégeant le plantain qui est très pâturé par les lapins.

1.2.2. Variations de structure de la végétation.

Sur les figures 2 et 4, nous avons représenté les limites des unités de végétation telles qu'elles ressortent de la détermination des « limites optimales » (GODRON, 1972).

1.2.2.1. Pour Salin de Badon.

Les résultats les plus marquants sont :

— la réduction d'étendue du faciès typique du *Salicornietum radicans*, à partir de 1969, et son remplacement par une population de *Salsola soda* que relaie saisonnièrement une population de *Ruppia brachypus* var. *brevipedunculata*;

— la réduction d'étendue jusqu'en 1968 du faciès à *Salicornia fruticosa* puis, à nouveau son extension, à partir de 1972, par atténuation des différences avec le faciès voisin à *Arthrocnemum glaucum*;

— la progression du faciès à *Aeluropus littoralis* aux dépens de celui à *Arthrocnemum glaucum*.

1.2.2.2. Pour la Figueirasse.

Du fond de la dépression vers le sommet de la dune, on peut mettre en évidence un certain nombre d'unités. Nous en avons établi la diagnose dans une communication au Congrès international sur les dunes (CORRE, 1971).

— La limite inférieure du *Salicornietum radicans*, faciès appauvri, correspond à la limite d'extension de *Salicornia radicans*. Les variations d'étendue que subit ce faciès sont la conséquence des périodes de submersion de 1969 et 1972.

— Les limites d'extension de *Phragmites communis* et de *Suaeda flexilis*, ainsi qu'une différence de structure de la population de *Salicornia radicans*, déterminent la limite entre les deux faciès du *Salicornietum radicans*. Cette coupure présente des fluctuations qui sont à l'image de celles des populations qui servent à définir ces deux unités de végétation.

— La situation du *Schoeneto-Plantaginetum crassifoliae* le long de la coupe est à peu près stable, mais l'étendue prise par l'un ou l'autre de ses faciès varie. Le faciès A l'emporte sur le faciès B lorsque la salinité augmente.

— Les deux faciès du *Crucianelletum maritimi* ont également une limite stable hormis l'éclipse, à la fin de l'été 1968 du faciès humide, due à une faible pluviosité annuelle.

1.2.2.3. Conclusion.

La structure que nous venons de décrire, tant à la Figueirasse qu'à Salin de Badon, correspond à des différences du milieu extérieur, aussi est-elle à considérer comme allogène.

Les limites entre unités de végétation varient d'autant moins que les facteurs qui déterminent la structure du milieu sont stables et que la communauté est plus riche en espèces, particulièrement en vivaces.

A la Figueirasse, la structure du milieu est déterminée par la topographie. Dans la dépression, les unités de végétation sont définies à partir d'un petit nombre d'espèces. De plus, elles sont soumises à des durées de submersion très dépendantes des conditions climatiques de l'année, ce qui explique la variabilité de leurs limites. Au niveau de la dune, les conditions de milieu sont liées à un relief bien marqué permettant une meilleure individualisation des milieux. Le modelé dunaire est resté, tout au long de la période d'observation à peu près constant, aussi les fluctuations spatiales du *Crucianelletum maritimae* et du *Schoeneto-Plantaginetum crassifoliae* sont-elles plus atténuées que celles du *Salicornietum radicans*, d'autant que le nombre d'espèces y est plus important. Les caractéristiques climatiques annuelles, agissant sur les conditions d'aridité au sommet de la dune ou sur l'importance des écoulements d'eau douce ou peu salée à son pied, amènent par contre, des fluctuations plus importantes de la limite des faciès.

A Salin de Badon, les unités de végétation sont toutes floristiquement pauvres. La structure de la végétation traduit des conditions de milieu liées d'une part à la diversité des nappes phréatiques, conséquence de l'hétérogénéité sédimentologique de la station, d'autre part des conditions de surface (submersion) liées à la topographie. Dans la partie amont de la coupe, les caractéristiques de la nappe constituent le principal facteur limitant. Les variations observées sont dues d'une part à la tendance vers un nivellement des salinités par adoucissement du milieu, d'autre part à la pauvreté spécifique des unités de végétation, ce qui fait qu'un petit nombre d'espèces peut en modifier considérablement les caractéristiques. Dans la partie basse de la coupe, l'effet des conditions de surface domine. Comme pour la dépression à la Figueirasse, la topographie étant peu accusée et le nombre d'espèces réduit, la répartition des communautés varie avec une grande amplitude, au gré des conditions climatiques de l'année.

En résumé, l'étude dans le temps montre que la biocoenose peut présenter des fluctuations de composition floristique et qu'elle se comporte comme un système ouvert échangeant des espèces avec les communautés voisines.

Un « instantané » du tapis végétal fixe les différentes phases de cette évolution que l'on retrouve dans les tableaux d'association. Ceci explique le flou qui apparaît dans les diagnoses et le grand nombre de faciès, variantes ou sous-associations de transition. On peut alors se demander si, dans certains cas, « l'association » ne doit pas être considérée comme cet ensemble de subdivisions. Chacune d'entre elle ne représenterait qu'un des aspects de l'association, au cours de variations passagères du milieu.

2. — CONCLUSIONS GÉNÉRALES A L'ÉTUDE DES MILIEUX LITTORAUX SALÉS EN LANGUEDOC ET EN CAMARGUE

Ce travail a eu pour but de décrire sur des bases floristiques et écologiques, la structure et l'évolution de biocoenoses végétales dans les milieux salés du Languedoc et de Camargue. Les méthodes employées permettent de justifier de nouvelles affinités entre groupements végétaux et de mettre en évidence les facteurs ayant une importance majeure dans leur répartition et leur évolution.

Résumant les correspondances et les subordinations entre unités climatiques et unités de végétation, EMBERGER (1971) écrivait : « Guidée par de tels principes, la géographie botanique devient une science rationnelle. Les véritables homologues peuvent être dégagées, car on est conduit à ne comparer que ce qui est vraiment comparable, à unir ce qui est réellement apparenté, sans que l'on soit égaré par la diversité floristique. C'est, en effet, la conformité plus ou moins grande des milieux qui est le critère permettant de faire des rapprochements phytogéographiques rationnels et de grouper l'ensemble des faits en un corps de doctrine unique ». Cette conception reste valable même si le climat n'est pas le facteur discriminant. La recherche de ce « corps de doctrine unique » a été le fil conducteur de notre travail. Elle suppose l'établissement d'une hiérarchie des facteurs jouant un rôle sur la répartition de la végétation. La mise en évidence des groupes écologiques et des espèces indicatrices a eu pour but de favoriser cette approche.

Les enganes, les prés salés, les roselières, les prairies humides, faiblement salées sont les principales unités de végétation qui bordent les étangs littoraux. Chacune possède une individualité écologique liée à des caractéristiques édaphiques propres. Des ensembles de groupes écologiques ou d'espèces indicatrices les traduisent. Aux enganes correspondent les écailles de salinité 1 à 3, aux prés salés l'écaille 5, aux prairies humides, faiblement salées l'écaille 6, aux roselières l'écaille 4 (CORRE, 1977 (a), Tabl. XI). Entre chacune de ces unités existent des liaisons qui se matérialisent par des groupes écologiques ou des espèces indicatrices de transition. Le groupe à *Agropyrum elongatum* marque un passage entre les enganes et les prés salés. Entre les enganes, les prés salés et les roselières se situe le groupe à *Aeluropus littoralis* et, parmi les espèces indicatrices, *Juncus maritimus*, *Atriplex hastata*, *Limonium vulgare*. Entre les prés salés et les roselières, nous avons : *Agrostis maritima* et le groupe à *Althaea officinalis*. Enfin, entre les prés salés et les prairies humides, faiblement salées nous trouvons le groupe à *Daucus carota*.

A une échelle plus grande apparaissent les groupements qui correspondent à une combinaison originale des groupes écologiques et d'espèces indicatrices. Chaque groupement traduit une particularité du milieu. Là aussi des liaisons existent entre groupements. Elles se manifestent par des groupes ou des espèces communes.

Ce sont ces nouvelles bases de classification qui nous ont amené à revoir certaines affinités entre associations végétales et à proposer de nouvelles subdivisions.

La constitution d'un groupe écologique n'est valable que dans certaines limites. Tous les auteurs qui ont employé la notion de groupe écologique reconnaissent sa valeur « régionale ». Cela tient à l'hétérogénéité des populations d'une même espèce ou à des différences régionales de facteurs limitants abiotiques ou biotiques.

Une autre limite à la définition du groupe tient à l'échelle d'échantillonnage. Pour établir des groupes, nous avons toujours comparé des échantillons prélevés sur l'aire minimale de l'individu de phytocoenose, ce qui nous a conduit à comparer entre elles des « stations », au sens écologique du terme. Nous avons ainsi mis l'accent sur des similitudes ou des différences de milieu. Si nous étudions la végétation avec une unité d'échantillonnage de plus petite taille, par exemple, le segment de lecture de certaines de nos coupes (10 cm), nous mettrons en évidence, d'un segment à l'autre, non plus tellement des différences de biotopes, qu'un mode de distribution des individus, lié à leur morphologie, à leur mode de reproduction ou de dispersion. Le sujet étudié et les faits mis en

évidence sont totalement différents et il est bien normal qu'on ne puisse décrire des groupes écologiques en comparant des échantillons aussi petits.

La structure de la végétation littorale ne peut être entièrement comprise par une analyse statique. L'examen de son évolution permet de mettre en évidence le rôle, généralement indirect, joué par le climat. Deux éléments doivent être pris en compte :

— les cycles pluviothermiques pluriannuels qui orientent l'évolution et dont la concordance avec les cycles phénologiques détermine les possibilités de vie des espèces;

— les années exceptionnelles qui bouleversent la structure des écosystèmes et de ce fait les rajeunissent sans cesse.

Les modifications de composition floristique déterminées par ces fluctuations climatiques nous conduisent à penser que « l'association » doit être définie en prenant en considération cet aspect de la dynamique de la végétation. Bien des variantes, faciès ou sous-associations correspondraient alors à l'expression floristique des oscillations passagères d'un type de milieu qu'elle caractérise.

RÉSUMÉ

La variabilité des conditions climatiques agit sur les caractéristiques du milieu édaphique. L'instabilité du milieu qui en résulte provoque des modifications de l'équilibre des biocoenoses végétales. Les données dont les caractéristiques climatiques s'écartent fortement de la moyenne jouent un rôle particulièrement important sur le devenir de la végétation.

BIBLIOGRAPHIE

- BRERETON, A.J., 1971. The structure of the species populations in the initial stages of salt-marsh succession. *J. Ecol.* (G. B.), **59** (2) : 321-338.
- CORRE, J. J., 1961 et 1962. Une zone de terrains salés en bordure de l'étang de Mauguio. Etude du milieu et de la végétation. *Bull. Serv. Carte phytogéogr.*, série B, **6** (2) : 105-151 et **7** (1) : 9-48.
- CORRE, J. J., 1970. La méthode des « transects » dans l'étude de la végétation littorale. *Bull. Acad. Soc. lorraine sci.*, **9** (1) : 59-79.
- CORRE, J. J., 1971. Etude d'un massif dunaire le long du littoral méditerranéen. Structure et dynamique du milieu et de la végétation. Coll. phytosocio. I. Dunes. Paris, Cramer éd. : 201-24.
- CORRE, J. J., 1976. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. I. Caractéristiques du milieu. *Vie Milieu*, **26** (2 c) : 179-245.

- CORRE, J.J., 1977 (a). Ibid. II. Groupes écologiques du bord des lagunes languedociennes. *Vie Milieu*, 27 (1 c) : 1-49.
- CORRE, J.J., 1977 (b). Ibid. III. Groupements végétaux du bord des lagunes languedociennes. 1^{re} partie : les enganes. *Vie Milieu*, 27 (2 c) : 177-213.
- CORRE, J.J., 1978. Ibid. III. Groupements végétaux du bord des lagunes languedociennes. 2^e partie : près salés, roselières. *Vie Milieu*, 28-29 (1 c) : 123-150.
- CORRE, J. J. & J. A. RIOUX, 1969. Recherches phytoécologiques sur les milieux psammiques du littoral méditerranéen français. *Oecol. Plant.*, 4 (2) : 177-194.
- EMBERGER, L., 1971. Travaux de botanique et d'écologie. Masson et Cie, Paris, 520 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, Univ. Montpellier*, 67 p. ronéo.
- GODRON, M., 1972. Echantillonnage linéaire et cartographie. *Invest. Pesq.*, 36 (1) : 171-174.
- GODRON, M. & A. M. BACCOU, 1975. Sur les limites « optimales » séparant deux fractions d'une biocénose. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E (Ecologie), 8 (1) : 317-324.
- GREIG-SMITH, P., 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of the plant communities. *Ann. Bot. (Lond.) N. S.*, 16 : 293-316.
- HELWANI, H., 1971. Contribution à l'étude de l'activité biologique des sols salés littoraux. *Thèse de docteur-ingénieur, Montpellier, C.N.R.S.* n° A. O. 5930 : 89 p.
- KUHNHOLTZ-LORDAT, G., 1929. Essai de géographie botanique sur les dunes du Golfe du Lion. Les Presses universitaires de France, Paris, 307 p.
- MOLINIER, R. & G. TALLON, 1965. Etudes botaniques en Camargue. I. La Camargue pays de dunes. II. Vers la forêt en Camargue. *Terre Vie*, 1-2 : 1-192.
- MOLINIER R., J. VIANO, C. LEFORESTIER & J. P. DEVAUX, 1964. Etudes phytosociologiques et écologiques en Camargue et sur le plan du Bourg. *Ann. Fac. Sci. Mars.*, 36 : 1-100.
- ODUM, E. P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science N. Y.*, 164 : 262-270.
- RAUNKIAER, C., 1918. Recherches statistiques sur les formations végétales. *K. Dan. Vidensk. Selsk. Biol. Meddel.*, 1 : 3.

Reçu le 7 juillet 1978

ANALYSES D'OUVRAGES

KULLMANN, E. & H. STERN, 1975. *Leben am seidenen Faden - Die rätselvolle Welt der Spinnen*. (La vie au bout d'un fil de soie, le monde mystérieux des Araignées). Bertelsmann Verlag München, 300 p. avec 170 fig. dont 80 en couleur.

ISBN 3-570-00597-6

Prix : 98,— DM

Les Araignées sont des animaux laids, leurs toiles gênent la ménagères, on les trouve répugnantes et on les poursuit. Pourtant les Araignées sont des animaux utiles. Dans un hôpital du Transvaal où les mouches et les moustiques étaient devenus insensibles aux insecticides chimiques, on a constaté, après introduction d'une Araignée constructrice de toiles, une régression d'environ 90 % des mouches et moustiques.

KULLMANN et STERN ont entrepris l'effort d'écrire un grand livre sur les Araignées. Un risque ? Pour être le premier dans son genre, c'est une réussite. Elle est due à la collaboration exceptionnelle du scientifique KULLMANN qui apporte ses excellentes photos sur la vie des araignées, et du journaliste STERN dont le style brillant, connu et apprécié d'un large public, confère une note toute particulière à ce livre. Une série de photos prises au microscope électronique à balayage et illustrant l'ultrastructure morphologique des Araignées ainsi que des toiles sont particulièrement impressionnantes. Certaines espèces possèdent, sur une surface extrêmement réduite, jusqu'à 50 000 filières dont chacune produit un fil de 0,00002 mm (0,02 μm) ! Ce sont là des ordres de grandeur dont FABRE n'aurait même pas osé rêver. La variété des toiles est remarquable et les spécialisations dans la capture des proies sont tout aussi étonnantes (p. 65-104). Le venin des araignées sert également à la prédation (p. 105-111). Comme partout dans le règne animal, on trouve aussi chez les araignées des couleurs d'avertissement et de camouflage (p. 112-127) dont elles se servent, selon leur mode de vie social et spécifique, pour attirer l'attention ou pour se cacher.

Le comportement reproducteur (p. 157-184) est fort intéressant. Chez la plupart des espèces, les mâles sont minuscules et risquent d'être dévorés pendant ou aussitôt après l'accouplement. Comme chez les Empididae (Diptera), les mâles de nombreuses espèces ont développé un comportement très particulier. En effet, pendant la parade nuptiale, ils offrent en « cadeau » à leurs femelles des animaux de proie que celles-ci sucent pendant l'accouplement, détournant ainsi l'attention.

Un grand nombre d'espèces africaines et asiatiques mènent une vie sociale dans de grandes toiles collectives et de nombreux individus collaborent à la capture des proies. Chez certaines espèces, il est même possible d'échanger la couvée; les jeunes sont soignés par la mère étrangère comme sa propre progéniture. Lorsqu'on met expérimentalement les jeunes de deux espèces dans la même toile, on observe alors une coopération à la prédation.

L'auteur ne parle pas des parasites des Araignées.

A la fin du livre, une partie systématique (p. 245-296) permet de se familiariser avec la morphologie, l'anatomie et l'évolution de ces animaux. Le volume est complété par une bibliographie qui comprend aussi tous les travaux importants en langue française.

Armin HEYMER.

EIBL-EIBESFELDT, I., 1976. Menschenforschung auf neuen Wegen - Die naturwissenschaftliche Beurteilung kultureller Verhaltensweisen. (Voies nouvelles dans la recherche sur l'Homme. Analyse éthologique de nos comportements culturels). Fritz Molden Verlag Wien, 288 p. avec 486 fig. dont 81 en couleurs.

ISBN-3-217-10622-4.

Prix : 48,— DM.

Nous savons depuis longtemps que l'Homme n'est pas uniquement marqué par l'influence culturelle ainsi que certains behavioristes obstinés n'ont cessé de l'affirmer. Nous (les Hommes) sommes dotés d'un répertoire de comportements qui constituent un héritage phylogénétique solidement ancré dans notre génotype. Un grand nombre de nos normes esthétiques et éthiques sont programmées (cf. EIBL-EIBESFELDT, Der vorprogrammierte Mensch - Das Ererbte als bestimmender Faktor im menschlichen Verhalten. - Edition française : L'Homme programmé - L'inné, facteur déterminant du comportement humain, Flammarion Paris).

L'auteur a étudié pendant ces quinze dernières années le comportement de l'Homme en comparant différentes cultures entre elles. Il a visité des peuples qui, échappant à l'influence de la civilisation occidentale, vivent encore dans les traditions anciennes. Le présent livre parle des Boshimans dans le Kalahari; des Tasaday, tribu cavernicole découverte récemment dans l'île de Mindanao; des Yanomami du Venezuela; des Eipo, planteurs néolithiques vivant dans les montagnes de l'Irian Occidental; et des Himba, peuple pasteur de l'Afrique du Sud-Ouest, sans oublier les facettes d'une haute culture sur l'île de Bali. Il analyse l'héritage commun de tous les Hommes et la superstructure culturelle. Les différences apparentes entre les groupes d'Hommes qui se manifestent dans le langage, l'habillement, les coutumes et les stratégies de survie ont pu faire penser que les comportements de l'Homme seraient uniquement déterminés par l'apprentissage et qu'à la naissance, il serait une « tabula rasa ». Les résultats de l'éthologie comparée ont profondément modifié cette conception; ils ont pu démontrer que l'Homme dispose, lui aussi, de comportements innés et

universaux, donc communs à tous les Hommes. Cette découverte révèle inévitablement des aspects tout à fait nouveaux dans l'observation et la compréhension de nous-mêmes.

Armin HEYMER.

TISCHLER, W., 1977. Grundriss der Humanparasitologie. (Précis de Parasitologie Humaine). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart et New York, 189 pp., 76 fig., 6 tableaux. ISBN 3-437-20171-9. Prix : 19,80 DM.

La deuxième édition de ce livre qui a fait ses preuves, a été entièrement revue, remaniée et élargie, notamment dans le domaine de la physiologie. Les agents pathogènes transmis par des porteurs autres que des Arthropodes ont été nouvellement intégrés de sorte que, dépassant le cadre précédent du livre, la totalité des virus, bactéries et champignons parasites de l'Homme et intéressant le domaine médical se trouvent maintenant réunis et caractérisés.

Le livre est surtout destiné aux étudiants en médecine et en biologie. La constitution anatomique des parasites n'est traitée que dans la mesure où elle est indispensable à la compréhension des phénomènes pathologiques. Les parasites et les maladies qui possèdent encore de nos jours une importance mondiale telles que la bilharziose, la filariose, l'ancylostomatose, le paludisme, la leishmaniose et la maladie du sommeil sont traitées plus largement. D'autres qui ont été des fléaux universels autrefois, comme la peste, le typhus ou la fièvre jaune, sont citées surtout dans la partie générale.

La bibliographie ne comprend que des publications d'ordre général qui sont groupées sous des aspects zoologiques : Microorganismes et virus, Helminthes, Acariens, Insectes.

Armin HEYMER.

HANKE, W., K. HAMDORF, E. HORN & C. SCHLIEPER, 1977. Praktikum der Zoophysiology. (Précis de Zoophysiology). Gustav Fischer Verlag Stuttgart et New York, 350 pp. avec 226 fig. et 39 tabl. ISBN 3-437-20166-2. Prix : 39 DM.

Le « Précis de Zoophysiology » publié en 1939 par SCHLIEPER est maintenant disponible dans sa 4^e édition élargie, complètement remise à jour et à laquelle trois jeunes auteurs ont apporté des contributions nouvelles. Sur les 10 chapitres principaux, SCHLIEPER s'est chargé de la partie « Régime osmominal » et « Excrétion ». La plus grande partie de la nouvelle édition comprenant les chapitres « Physiologie du métabolisme », « Sang et circulation », « Physiologie des systèmes endocriniens » ainsi que « Changements de couleur » a été rédigée par W. HANKE qui s'est aussi occupé de la révision et de la coordination de l'ensemble du livre. Les chapitres « Physiologie motrice et musculaire », « Physiologie nerveuse » ainsi que « Bioélectricité » et « Physiologie sensorielle » ont été traités par HAMDORF. HORN apporte une contribution entièrement nouvelle sur la « Physiologie du Compor-

tement», initiative particulièrement méritoire. Les chapitres « Techniques de mesures électrophysiologiques » (HAMDF) et « Biostatistique » (HORN) sont également nouveaux.

La conception générale du livre dépasse le cadre d'un manuel pour travaux pratiques et expérimentaux. Les contributions à caractère théorique ou expérimental constituent un ensemble bien équilibré qui fournit la matière pour les cours pratiques aussi bien fondamentaux que spécialisés.

Ce précis s'adresse aux étudiants en zoologie de toutes spécialités, offre de nombreuses idées pour la formation des futurs médecins et peut être utilisé dans une large mesure dans les cours de biologie de l'enseignement secondaire, mais il sera surtout un outil de travail fort apprécié des Maîtres de Conférences et des Professeurs dans la préparation de leurs cours.

Armin HEYMER.

TABLE DES MATIÈRES

Analyses d'ouvrages	169
Françoise ATHIAS-BINCHE. Etude quantitative des Uropodides (Acariens Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane 2. Eléments démographiques d'une population d' <i>Allodinychus flagelliger</i> (Berlèse 1910)	35
Michel BERTRAND et Yves COINEAU. Une nouvelle forme biologique eu-édaphique d'Acarien <i>Akrostoma coralloides</i> n.sp. (Labidostommidae) aveugle	101
Marc BLANCHETEAU et Jean-Pierre LUMARET. Observations préliminaires sur la vie et le comportement d' <i>Euborellia moesta</i> (Géné) (Dermaptère) en conditions d'élevage	211
Paolo Marcello BRIGNOLI. Sur quelques Dysderidae de France, d'Espagne et de Tunisie (Aranea)	111
A.-M. CAUWET-MARC. Le genre <i>Bupleurum</i> L. (Umbelliferae) dans le bassin occidental de la Méditerranée. Principales caractéristiques anatomiques de l'ensemble du sous-genre <i>Tenoria</i> (Sprengl. Cauwet)	151
Alain CHANNING, cf. Claude COMBES	61
Yves COINEAU, cf. Michel BERTRAND	101
Claude COMBES et Alain CHANNING. Polystomatidae (Monogenea) d'Amphibiens d'Afrique du Sud : <i>Polystoma natalensis</i> n.sp., parasite de <i>Strongylopus grayi</i> (Smith, 1849)	61
Claude COMBES et Klaus RHODE. <i>Polystomoides platynotae</i> n.sp. (Monogenea, Polystomatidae), parasite du Chélonien d'eau douce <i>Notochelys platinota</i> (Gray, 1834) en Malaisie	69
Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. III. Groupements végétaux du bord des lagunes languedociennes. 2 ^e partie : prés salés, roselières	123
Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. IV. Dynamique de la végétation. Conclusions générales	291

Monique DAUTA-DUPUY. Comportement parental et développement embryonnaire chez <i>Euborellia moesta</i> (Géné) (Dermaptère : Carcinophoridae)	203
Bernard DEFAUT. Les populations d'Orthoptères du marais de Loumet (Pyrénées ariégeoises). Etude écologique et biocénotique	259
G. DEGANI, cf. M.R. WARBURG et I. WARBURG	247
Louis-Philippe KNOEPFFLER. <i>Triops cancriformis</i> (Bosc), Crustacé Phyllopoде, prédateur de tétards et de jeunes Amphibiens	117
Françoise LESCHER-MOUTOUÉ. Cyclopidés des eaux souterraines de l'île de Majorque (Espagne)	83
Jean-Pierre LUMARET. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. I. Méthodologie et modèles de répartition	1
Jean-Pierre LUMARET. Biogéographie et Ecologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. II. Analyse synécologique des répartitions	179
Jean-Pierre LUMARET, cf. Marc BLANCHETEAU	211
Giuseppe L. PESCE. A new Cyclopid from subterranean phreatic water of Greece : <i>Acanthocyclops (Acanthocyclops) cephalenus</i> sp. (Crustacea : Copepoda)	77
Giuseppe Lucio PESCE. The first microparasellid from subterranean waters of Iran : <i>Microcharon raffaellae</i> n.sp. (Crustacea : Isopoda)	237
Klaus ROHDES, cf. Claude COMBES	69
G. DEGANI, cf. M.R. WARBURG et I. WARBURG	247
M.R. WARBURG, G. DEGANI et I. WARBURG. Ovoviviparity in <i>Salamandra salamandra</i> (L.) (Amphibia, Urodela) from northern Israël	247

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 droits 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 : 1^{er} trimestre 1979 — N° d'ordre : 5151

Imprimerie LOUIS-JEAN, 05002 GAP — Dépôt légal n° 232 — Avril 1981

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 au début du texte, et un résumé en français, à la fin. 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 XXVIII-XXIX

YEARS 1978-1979

PART 28/29 (2-C)

CONTENTS

Jean-Pierre LUMARET. Biogeography and ecology of coprophagous scarabaeids from the South of France. II. A synecological analysis of distribution	179
Monique DAUTA-DUPUY. Parental behaviour and embryonic development in <i>Euborellia moesta</i> (Gene) (Dermaptera : Carcinophoridae)	203
Marc BLANCHETEAU et Jean-Pierre LUMARET. Preliminary observations on the life and behaviour of <i>Euborellia moesta</i> (Gene) under rearing conditions	211
Giuseppe Lucio PESCE. The first microparasellid from subterranean waters of Iran : <i>Microcharon raffaellae</i> n.sp. (Crustacea : Isopoda)	237
M.R. WARBURG, G. DEGANI and I. WARBURG. Ovoviviparity in <i>Salamandra salamandra</i> (L.) (Amphibia, Urodela) from Northern Israel	247
Bernard DEFAUT. The orthopter populations in the marsh of Loumet (Pyrénées Ariégeoises). An ecological and biocoenotical study	259
Jean-Jacques CORRE. Phytoecological study of the haline littoral environment in the Languedoc and in the Camargue. IV. Vegetation dynamics. General conclusions	291
<i>Book reviews</i>	315

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly