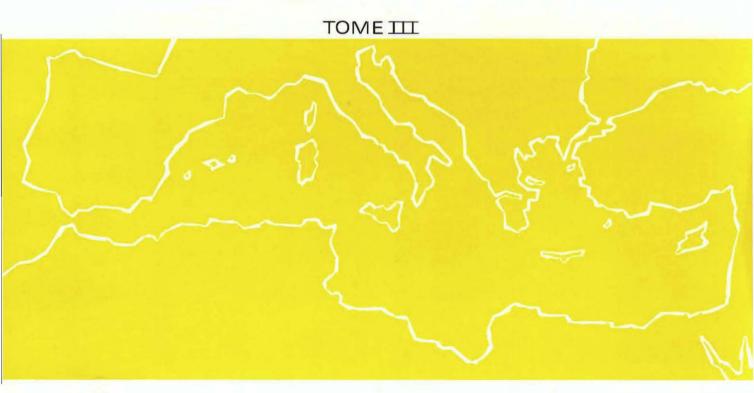
Publication de l'Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique





Responsable de la publication :

P. QUEZEL, Professeur Faculté des Sciences et Techniques Marseille St-Jérôme.

Comité de rédaction :

- M. BARBERO, Maître-Assistant Marseille St-Jérôme
- M. BIGOT, Maître de Recherches au C.N.R.S. Marseille St-Jérôme
- M. GIUDICELLI, Professeur Marseille St-Jérôme.

Secrétaire général :

G. BONIN, Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne, Faculté des Sciences et Techniques de Marseille St Jérôme (1).

COMITE DE LECTURE

- BOURLIERE F., Professeur de Physiologie, Faculté de Médecine, rue des St-Pères, 75006 PARIS.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE C., Professeur Laboratoire d'Ecologie Générale, Museum National d'Histoire Naturelle, Avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.
- DRACH P., Professeur Laboratoire Arago, 66650 BANYULS-SUR-MER.
- FERRE Y. (de), Professeur Laboratoire de Botanique, Université de Toulouse, Allées Jules Guesde, 31000 TOULOUSE.
- GUINOCHET M., Professeur Laboratoire de Biologie Végétale, Université PARIS XI 91000 ORSAY.
- HOLLANDE A., Professeur Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Boulevard Raspail, 75006 PARIS.
- JOLY P., Professeur Faculté des Sciences, 67000 STRASBOURG.
- LAMOTTE M., Professeur Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, rue d'Ulm, 75005 PARIS.
- LEMEE G., Professeur Laboratoire d'Ecologie Université PARIS XI 91000 ORSAY.
- LOSSAINT P., Directeur de Recherches au C.N.R.S. C.E.P.E. Louis Emberger, B.P. 5051, 34033 MONTPELLIER.
- OZENDA P., Professeur Laboratoire de Botanique, Université de GRENOBLE, 38000 SAINT-MARTIN-d'HERES.
- RIOUX J.-A., Professeur Laboratoire d'Ecologie Médicale, Faculté de Médecine, rue Auguste-Broussonet, 34000 MONTPELLIER.
- SAUVAGE Ch., Professeur Institut de Botanique, rue Auguste-Broussonnet, 34000 MONTPELLIER. VAN CAMPO, Professeur de Palynologie, Faculté des Sciences, 34000 MONTPELLIER.

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique

PARUS :

ECOLOGIA MEDITERRANEA — TOME I 1975 paru 1976 TOME II 1976 paru 1977

CES DEUX TOMES SONT DIFFUSES PAR LE SECRETAIRE GENERAL

G. BONIN

Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Méditerranéenne Faculté des Sciences de Saint-Jérôme Rue H. Poincaré 13397 MARSEILLE Cedex 4

CHEZ LE MEME EDITEUR

Dans la collection d'écologie :

Phytosociologie, par M. GUINOCHET. 1973, 228 pages, 36 figures, 9 tableaux dont 2 dépliants, 1 carte hors texte en couleurs

Diagnostic phytoécologique et aménagement du territoire, par G. LONG.

Tome I. Principes généraux et méthodes. Recueil, analyse, traitement et expression cartographique de l'information. 1974, 256 pages, 76 figures dont 22 hors texte (21 en couleurs).

Tome II. Application du diagnostic phytoécologique. Examen de cas concrets. 1975, 232 pages, 62 figures, 10 planches hors texte en couleurs.

Dynamique des populations, par R. DAJOZ. 1974, 312 pages, 149 figures.

Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. Publication sous les auspices du Comité français du programmme biologique international, par M. LAMOTTE et F. BOURLIERE. 1971, 294 pages, 180 figures, 42 tableaux.

Problèmes d'écologie : structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres, sous la direction de M. LAMOTTE et F. BOURLIERE. Publication sous les auspices du Comité français du programme biologique international. 1978 (sous presse).

Précis d'écologie végétale, par G. LEMEE. Maîtrises de biologie. 1978, 304 pages, 114 figures.

Ecologie, physiologie et économie des eaux saumâtres, par A. KIENER. Collection de Biologie des Milieux Marins, nº 1. 1978, 232 pages, 77 figures.

Principes de conservation du sol, par I. NAHAL. Collection de Géographie applicable. 1975, 144 pages, 40 figures.

Publication de l'Université de Droit d'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille

Faculté des Sciences et Techniques de S[‡]Jérôme · Rue H. Poincaré 13397 Marseille cedex 4

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique

TOME III

MASSON

PARIS - NEW-YORK - BARCELONE - MILAN

MASSON S.A.
MASSON PUBLISHING U.S.A. Inc.
TORAY-MASSON S.A.
MASSON ITALIA EDITORI S.p.A.

120, bd Saint-Germain, 75280 PARIS Cedex 06 14 East 60th Street, New-York, N.Y. 10022 Balmes 151, Barcelona 8 Via Giovanni Pascoli 55, 20133 Milano

TOUS DROITS DE TRADUCTION, D'ADAPTATION ET DE REPRODUCTION PAR TOUS PROCEDES RESERVES POUR TOUS PAYS.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er 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.

c MASSON et ECOLOGIA MEDITERRANEA, Paris 1978 ISSN 0153-8756

Imprimé en France

Contribution à la connaissance des zoocoenoses ripicoles de surface en Corse.

Louis BIGOT *

RESUME

Les zoocoenoses ripicoles de surface, essentiellement composées d'insectes Coléoptères (39 espèces), avec de bonnes caractéristiques parmi les Aranéides (4 espèces), sont étudiées sur les plages en bord de mer, sur les berges des étangs et sur les rives des cours d'eau de la Corse. Des comparaisons de fréquence et d'abondance relative des espèces sont réalisées entre les habitats de la Corse et ceux de la Provence. Les indicateurs biologiques sont mentionnés pour chaque type de milieux. L'endémisme est faible dans la communauté ripicole de surface (huit formes seulement).

ABSTRACT

The invertebrate communities on coastal areas of Corsica, included numerous species of Beetles (39 species), with some specialized species of Spiders (4 species), are studied along the shore sea and along the margin of ponds and streams. Observations have been made essentially along Fango river and its triburaries. Some comparisons are noted between principal species in corsican and provincian formations. The biological caracteristic species are indicated for each biotop. The endemic forms are limited in this community of coastal area (only eight forms).

Le terme de ripicole (de *ripa* = rive) doit pouvoir s'appliquer à toute espèce animale peuplant les berges des cours d'eau, des étangs et des rivages marins.

La présente étude porte sur les ripicoles vivant à la surface du sol en Corse, plus spécialement dans les territoires de la côte orientale (de Macinaggio à Aléria), de la côte occidentale (de Centuri à Ajaccio), dans le massif du Monte d'Oro, dans les vallées de la Restonica et du Tavignano (Fig. 1).

Mes récoltes ont été effectuées de 1954 à 1956 pendant plusieurs campagnes entomologiques. Tout récemment (1972) une action de la D.G.R.S.T. (Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique) a été mise en route dans le maquis de la vallée du Fango(1) et de ses affluents, insistant sur les formes de dégradation de ce maquis. Dans le cadre de ce programme, j'ai pu prospecter en détail, pendant les années 1972, 1974 et 1975, cette vallée, comprise dans le Parc Régional.

Mon intention est de montrer l'état actuel des communautés ripicoles de la Corse. Cet état peut permettre de porter un jugement sur le caractère naturel du milieu car cette communauté se modifie qualitativement et quantitativement lorsque il y a perturbation soit par baisse de la qualité des eaux voisines soit par modifications du substrat (apports polluants).

Chacune de mes campagnes couvre un espace de temps limité à quelques semaines ; il en découle un faible «astatisme» des stations pendant mes relevés id est selon GACHET (1974) que les niveaux d'eau des stations ne subissent qu'une variation de très faible amplitude.

Les prélèvements sont effectués dans la mesure du possible sur une même surface et pendant un même espace de temps ; cette méthode permet de retenir quelques éléments de comparaison semi-quantitatifs sur les différentes stations prospectées.

L'étude qualitative fournit un inventaire global de 51 espèces d'Arthropodes (tableau 1) avec une large majorité d'insectes Coléoptères (39 espèces) et de bonnes caractéristiques en Aranéides (4 espèces).

Les divers types de zoocoenoses étudiées sont au nombre de trois.

I. – ZOOCOENOSE RIPICOLE DE PLAGE EN BORD DE MER

Les lidos étudiés sont situés: 1/ sur la côte occidentale: plages de Galéria (1972, 1975), d'Ile Rousse (1972-1975), d'Arone (1974), de Péro (1974), de l'Alisio (1955) et du Piobetta (1955); 2/ sur la côte orientale: plages d'Aléria (1972), de la Tour-de-la-Vignale (1972).

^(*) Maître de recherche au C.N.R.S.— Laboratoire de Biologie animale - Ecologie, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, 13013 Marseille.

⁽¹⁾ Torrent prenant naissance dans le massif du Cinto et débouchant sur la côte occidentale au niveau de Galéria, entre Calvi et Porto.

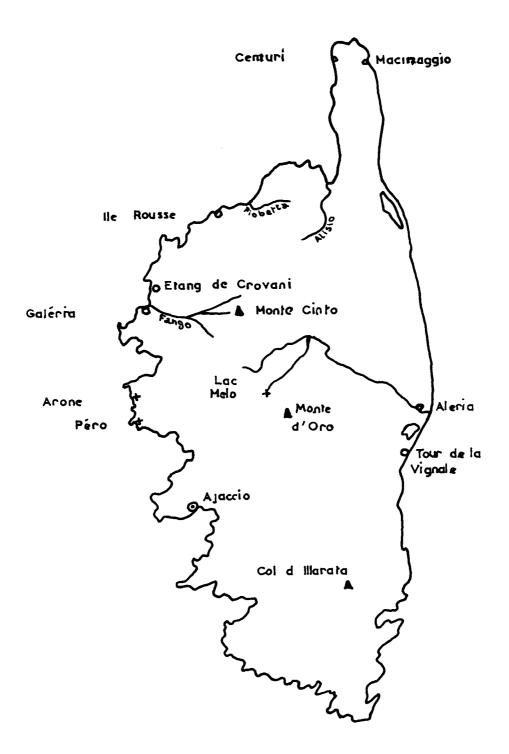


Fig. 1 – CARTE DONNANT LA POSITION GÉOGRAPHIQUE DES NOMS DE LIEUX CITÉS DANS LE TEXTE.

Les différences entre la côte occidentale et la côte orientale pouvant se révéler sensibles, je traiterai séparément les deux séries selon les divers niveaux écologiques de plage définis au cours de précédents travaux (BIGOT et THEROND 1964, BIGOT 1971-1974).

1.1. COTE OCCIDENTALE

- 1.1.1. Sable humide de la frange capillaire. Ce niveau est maintenu constamment humide par capillarité; la faune se limite à deux espèces : Cicindela lunulata nemoralis et Anthicus genei.
- 1.1.2. Arrière plage de sable sec, portant une maigre végétation de mésembryanthème (Ile-Rousse), d'Ammophila arenaria et d'Eryngium maritimum avec Convolvulus soldanella (Péro) ou bien seulement d'Ammophila arenaria (Piobetta). La haute plage de Galéria, formée de sable grossier, a un grand développement ; elle est colonisée dans sa partie la plus continentale par une végétation qui commence par des pieds isolés d'Euphorbia peplis et de Salsola kali ; puis s'installe un peuplement dense d'Helichrysum angustifolium, Corrigiola telephiifolia, Medicago marina, Polygonum maritimum, Scrofularia ramosissima et Cistus salviaefolius.

La faune de l'arrière-plage compte plusieurs espèces:

Harpalus honestus
Baeckmanniolus dimidiatus
Pachychilla servillei
Pimelia payraudeaui
Ammobius rufus

Trachyscelis aphodioides
Otiorrhynchus juvencus
Mutilla biguttata
Myrmilla erythrocephala
Dasylabris maura

1.1.3. Sur la portion inférieure de la haute plage, se déposent le plus souvent des laisses à Posidonies où s'entretient une certaine humidité qui favorise, pendant les heures chaudes du jour, le repos des sabulicoles Parallelomorphus laevigatus, Stenus subaeneus, Crypticus gibbulus, Trachyscelis aphodioides, Phaleria bimaculata.

A. genei (2 individus), T. aphodioides (3 individus) et S. subaeneus (1 exemplaire) proviennent de la plage de sable à gros grains de Galéria. Malgré de patientes recherches à deux saisons différentes, sur trois années, il ne m'a pas été possible de rencontrer d'autres espèces et d'autres spécimens. Il est probable que le substrat se prête mal à l'installation des sabulicoles et même des Coléoptères en général. La population de Trachyscelis réduite à trois exemplaires alors que l'espèce pullule littéralement dans les plages de sable fin, ne peut s'expliquer que par une mauvaise adaptation de cette faune à ce type de substrat de sable grossier.

Je ne tiens pas compte dans ces zoocoenoses des espèces appartenant à d'autres communautés animales, ou à très large amplitude écologique, qui se rencontrent accidentellement sur les plages. Ainsi à l'embouchure du Piobetta j'ai rencontré un exemplaire d'Ischnura genei (Odonate) et un individu d'Annua tyrrhaca (Lépidoptère). Lorsque apparait un biotope étranger, et limité

comme une bouse ou un cadavre d'animal, se constitue une microcommunauté à part de la communauté liée à l'habitat général (BIGOT 1974). J'ai recueilli par exemple sur la plage d'Aléria huit *Demestes fritchi* qui prospéraient dans un cadavre de mammifère.

1.2. COTE ORIENTALE

- 1.2.1. Niveau de la frange capillaire portant une faune réduite au Crustacé *Talitrus saltator*.
- 1.2.2. Arrière-plage de sable sec colonisée par une végétation d'Ammophila arenaria et d'Eryngium maritimum avec :

Armadillidium album Trachyscelis aphodioides
Forficula auricularia Phaleria bimaculata
Psammobius porcicollis Fourmilion (larve)
Ammobius rufus

1.2.3. Sous les laisses hautes sur sable sec, une seule espèce (*Phaleria bimaculata*) représentée par une abondante population.

L'extrême pauvreté de la communauté de la frange capillaire est à souligner. Trois espèces peuvent seulement être considérées comme fondamentales (1) en Corse sur ce niveau. Sur les plages de Camargue, cette communauté groupe 12 espèces dont 5 fondamentales.

Dans l'arrière-plage, le cortège faunistique groupe 19 espèces, ce qui rapproche le milieu corse du milieu camarguais (20 espèces), avec cependant deux exceptions (cf. BIGOT 1971):

- en Corse, un seul Staphylin a été noté alors que 4 espèces sont présentes en Camargue;
- pas d'Histérides en Corse en tamisant le sable (une espèce fondamentale en Camargue).

Le noyau de la zoocoenose de la haute-plage est formé en Corse de 5 espèces fondamentales dont les fréquences de récolte et les valeurs d'abondance relative sont les suivantes :

Phaleria bimaculata	$\mathbf{F} = 50 \%$	A = 13 %
Trachyscelis aphodioides	F = 40%	A = 50 %
Ammobius rufus	$F \equiv 30\%$	A = 6%
Pachychila servillei	F = 10%	A = 5%
Parallelomorphus laevigatus	F = 10 %	A = 3%

A titre comparatif, les valeurs de fréquence et d'abondance relative des espèces fondamentales de l'arrière-plage camarguaise sont :

Phaleria provincialis	$\mathbf{F} \equiv 60 \%$	A = 13 %
Trachyscelis aphodioides	$F \equiv 70~\%$	A = 27 %
Ammobius rufus	F = 65~%	A = 32 %
Tentyria mucronata	$\mathbf{F} = 50 \%$	A = 5%
Parallelomorphus laevigatus	F - 50 %	A - 2%

⁽¹⁾ Fondamentales : espèces dont la fréquence est supérieure à 25 % et/ou l'abondance relative égale ou supérieure à 2 % (Bigot 1971).

P. bimaculata ne se rencontre pas dans le delta du Rhône où il est remplacé par une forme vicariante P. provincialis. Cette forme commence à apparaitre entre Carnon et Palavas à l'ouest (BIGOT et THEROND 1964); elle se trouve communément aux Embiez à l'est. P. servillei est un endémique corse ; il remplace dans l'île T. mucronata du littoral languedocien et provençai.

Compte tenu de la vicariance de ces deux espèces, il n'y a pas de différence sensible entre les valeurs de fréquence et d'abondance relative obtenues dans les plages corses et provençales. Une seule espèce endémique corse est présente dans ce type d'habitat. La similitude des plages de la Corse et de la Provence doit expliquer ce défaut de spécialisation insulaire. D'ailleurs au sujet des Coléoptères SAINTE-CLAIRE-DEVILLE (1926) note que «l'association» des plages maritimes de la Corse «se compose sensiblement des espèces qui vivent dans les mêmes conditions en Provence et en Ligurie». Cet auteur cite cependant deux Anthicus (A. biguttatus, A. grenieri) propres aux îles de Corse et de Sardaigne, hôtes des plages, que je n'ai pas rencontrés sur la frange capillaire en bord de mer.

La communauté de l'arrière-plage renferme des «bioindicateurs», espèces sténotopes bien adaptées au milieu et étroitement localisées à ce domaine des sables, où leur fréquence et leur abondance relative sont fortes: Phaleria bimaculata, Trachyscelis aphodioides, Ammobius rufus. La première espèce est de plus psammochrome, selon le terme utilisé par McCALLAN (1964).

Les plages des côtes occidentale et orientale ont un peuplement identique.

II. – ZOOCOENOSE RIPICOLE DE BORDS D'ETANGS SAUMATRES

Un seul étang saumâtre, celui de Crovani, a pu être étudié en détail (1974-1975). Il est situé sur la côte occidentale, au nord de Galéria. Sa surface est faible, ses eaux sont fortement eutrophisées. Deux biotopes de physionomie différente s'individualisent sur ses bords : une plage de vase assez étendue, sans végétation, avec çà et là quelques blocs de pierres pouvant abriter les invertébrés, un liséré côtier de galets entassés sur vase avec une végétation clairsemée.

2.1. Plage de vase (humide avec début de formation de fentes de retrait au moment des relevés).

La faune est la suivante :

Dyschirius apicalis
Emphanes tenellum
Tachys scutellaris
Pogonus gilvipes
Harpalus sulphuripes
Chlaenites spoliatus
Bledius juvencus
Anthicus constrictus lameyi
Sphenophorus striatopunctatus
Bagous mulsanti
Acheta burdigalensis
Arctosa cinerea
Pardosa vittata

2.2. Lido de galets, à l'ouest de l'étang, sur vase humide avec peuplement de scirpes, de chénopodes et de *Crypsis aculeata*; dépôt d'algues important:

Dyschirius apicalis
Pogonus gilvipes
Tachys scutellaris
Bledius juvencus
Loboptera decipiens
Acheta burdigalensis
Arctosa cinerea
Pardosa sp.

Anthicus constrictus lameyi

Le noyau de la zoocoenose est constitué, dans la vasière par les espèces :

Pogonus gilvipes	$\mathbf{F} = 100 \%$	A = 26,7 %
Anthicus constrictus lameyi	$F \equiv 100 \%$	A = 22,0%
Arctosa cinerea	F = 100 %	A = 6,7%
Dyschirius apicalis	$\mathbf{F} = 75\%$	A = 7,7%
Tachys scutellaris	F = 50%	A = 17,8 %
Bledius juvencus	$\mathbf{F} = 50\%$	A = 6,7%

Sur le lido, trois espèces seulement ont des valeurs de fréquence et d'abondance relative les classant parmi les fondamentales :

P. gilvipes	F - 100%	A - 35,0%
A. cinerea	F - 100 %	A - 27,5%
Pardosa sp.	F-50%	A - 10,0%

Les deux types de peuplement ne présentent que de faibles différences dans leur structure : le rivage de galets a aussi une population d'Arctosa cinerea et sa communauté est plus réduite en nombre d'espèce que celle de la vasière.

Dans cet ensemble saumâtre, un seul bioindicateur est à citer mais il a son importance; il s'agit de la lycose Arctosa cinerea, espèce paléarctique qui me parait surtout localisée, en Provence et en Corse, sur les vases au contact d'eau saumâtre ou sur des vases partiellement polluées.

La zoocoenose de Crovani ne groupe aucune espèce endémique. Avec des vicariances spécifiques, elle se retrouve dans de nombreuses stations édaphiquement semblables en Méditerranée occidentale et en Afrique (BIGOT 1971).

La plage de vase présente une affinité certaine avec la souillère camarguaise où la faune est réduite à quelques espèces représentées chacune par une forte population (Pogonus, Bledius, Pardosa). La végétation amorcerait un rapprochement entre le lido de Crovani et les bords de la Baisse Salée de la Tour du Valet en Camargue où se trouvent, comme à Crovani, Crypsis aculeata, espèce rare et peu souvent signalée, en compagnie de Chenopodium crassifolium, Salicornia groupe herbacea, Suaeda splendens, Atriplex hastata salina, Juncus gerardi; la communauté animale de cette Baisse Salée groupe des Dyschirius, des Pogonus, des Emphanes représentés par des espèces vicariantes de celles de Corse (AGUESSE et BIGOT 1960) dans des proportions qui, en pleine saison, sont proches de celles obtenues à Crovani.

III. – ZOOCOENOSE RIPICOLE DE BORDS DE COURS D'EAU

Mes stations de récolte s'échelonnent surtout au long du Fango et de ses affluents ; plusieurs récoltes ont été aussi effectuées sur les bords de la Restonica ; quelques unes enfin dans le Cap et dans le massif du Monte d'Oro. Les stations du Fango seront traitées en fonction de leur position géographique locale et de leur altitude.

3.1. STATIONS DE L'ESTUAIRE DU FANGO

Aux abords de la Tour de Galéria, le bas Fango forme un estuaire communiquant finalement avec le golfe de Galéria par une conduite artificielle doublée d'écoulage naturel à travers la plage en cas de montée des eaux du torrent. La zone d'estuaire constitue une sorte de marais où voisinent plantes palustres (ex.: Osmonde royale) et essences du maquis (yeuse, arbousier, bruyère arborescente) avec bien sûr aulnes et saules, le tout prenant l'allure d'une véritable forêt

Sur les bords des eaux claires et profondes de l'estuaire proprement dit, deux espèces seulement, des endémiques corso-sardes, sont présentes : Lionychus sturmi et Anthicus grenieri.

3.2. STATIONS DU PONTE VECCHIO (FANGO)

L'altitude est de 50 m.; le milieu est un maquis dégradé, clairsemé, à arbousier et à bruyère arborescente de faible développement (hauteur moyenne des pieds : 2 mètres). Le Fango a des eaux claires, rapides, fraîches; ses bords sont formés de sable fin avec dépôts de gravier ou de galets. La communauté recueillie après cinq relevés, la nature du rivage n'intervenant semble-t-il que faiblement sur la structure de cette communauté, comprend : Peryphus geniculatus dilutipes, P. andreae tyrrhenicus, P. genei speculatis, Lathrobium multipunctatum, Pardosa sp. Il n'y a pas d'endémisme spécifique à ce niveau; seule la ssp. dilutipes de P. geniculatus, spéciale à la Corse individualise cette zoocoenose. Comme dans les biotopes suivants, je rattache les Pardosa sp. (exemplaires immatures) à P. strigillata.

3.3. STATIONS DU PERTICATTO

Ce torrent est un affluent rive gauche du Fango dans lequel il se jette à proximité de Pirio. Il descend des hauteurs du Melza. Les relevés (quatre) ont été réalisés à trois niveaux (170 m., 230 m., 320 m.) sans différence notable dans la structure de la zoocoenose :

Emphanes tenellus Peryphus genei specularis Atheta sp.
Pardosa strigillata

P. vodozi
P. geniculatus dilutipes
Lionychus sturmi

P. sp. (juv.) Arctosa lacustris Ectobius (lividus)

Outre la forme corse dilutipes, il existe deux espèces endémiques: P. vodozi (corse) et L. sturmi (corso-sarde).

3.4. STATIONS DE LA CANDELA

La Candela, affluent rive droite du Fango qu'elle rejoint à Barghiana, descend de Mutrella. Trois relevés (190 m. et 250 m.) donnent *L. sturmi, P. strigillata* et *A. lacustris*.

Le cours d'eau est large, les galets sont abondants, mais ils reposent le plus souvent dans les stations prospectées sur du gravier et non sur du sable (ou du limon) ce qui doit expliquer l'absence de *Peryphus*.

3.5. STATIONS DE LA CAVICHIA

Ce torrent est un affluent rive gauche de la Candela. La pénétration difficile le long de la Cavichia a limité mes relevés à deux niveaux (270 m. et 500 m.) avec les espèces: P. genei specularis, P. vodozi, P. geniculatus dilutipes, L. sturmi, Quedius sp., P. strigillata.

A. Lacustris disparait. Deux espèces et une sousespèce sont endémiques.

3.6. STATIONS DE LA RESTONICA

Quatre prélèvements m'ont permis d'avoir un aperçu de la faune ripicole de ce torrent, affluent du Tavignano. Je rapproche les deux niveaux inférieurs (450 m. et 700 m.) qui ne présentent pas de différences faunistiques notables: Peryphus vodozi, P. geniculatus dilutipes, Lathrobium multipunctatum, Pardosa strigillata, Hydrometra stagnorum.

La station du Riviseco (900 m.) s'individualise par une zoocoenose réduite à deux espèces, *Peryphus vodozi* et un Opilion, du genre *Dicranopalpus* (7 spécimens récoltés), lequel semble remplacer les *Pardosa*.

Aux niveaux supérieurs (1000m., 1400m., 1600m), les ripicoles sont absents des bords de la Restonica(1).

3.7. STATION DU CAP

Une station prospectée sur les bords du torrent de Centuri parmi un peuplement à Arundo donax a fourni :

⁽¹⁾ Les ripicoles prospèrent cependant en altitude, par exemple au Monte d'Oro (voir plus loin) ainsi que dans la forêt de l'Ospedale, au col d'Illarata où J.P. HEBRARD a trouvé en nombre *P. genei specularis* au bord de ruisselets d'eau claire en juin 1972.

Peryphus geniculatus dilutipes Platynus ruficornis
P. lafertei Brachygluta revelieri
Agonum nigrum Mutilla quinquemaculata

3.8. STATION DU MONTE D'ORO

Je cite pour mémoire deux espèces récoltées à 1 500 m. sur les bords du Vecchio, torrent qui descend de la crête d'Oro; il s'agit de *Peryphus gautieri* et de *P. vodozi* qui se trouvent ici dans le domaine de la hêtraie.

Dans l'ensemble de cette zoocoenose ripicole des torrents les espèces fondamentales sont au nombre de cinq:

P. strigillata	$\mathbf{F} = 65 \%$	A = 31,4 %
P. vodozi	F = 50 %	A = 9,1%
P.geniculatus dilutipes	$F \equiv 45 \%$	A = 34,5 %
L. sturmi	$\mathbf{F} = 25 \%$	A = 6.8 %
P. genei specularis	$\mathbf{F} = 25 \%$	A = 3.2%

Dans la station la plus basse en altitude (station du bas Fango), deux espèces sont présentes (L. sturmi, A. grenieri). Cette faune réduite occupe un biotope vraisemblablement influencé par la proximité de la mer (moins de cinquante mètres). A. grenieri est considéré comme «fucicole» par SAINTE - CLAIRE - DEVILLE (1926); il devrait aussi se trouver dans la zoocoenose de la plage maritime.

P. vodozi apparait vers 200 mètres d'altitude et se maintient régulièrement dans les niveaux supérieurs (fig. 2). Ce n'est pas une espèce de la «haute montagne» corse comme l'écrit JEANNEL (1970). D'ailleurs SAINTE-CLAIRE-DEVILLE signale que les espèces d'altitude «descendent, en terrain favorable, beaucoup au-dessous de leurs stations habituelles, notamment le long des torrents».

Nous pouvons retenir comme bioindicateurs de ce type de milieu d'eau courante quatre Coléoptères et une Araignée. Les *Peryphus* sont, ou bien répandus dans un domaine méditerranéen continental et insulaire (*P. genei specularis*), ou bien cantonnés à un domaine insulaire restreint comme *P. geniculatus dilutipes*, *P. vodozi* auxquels s'ajoute *L. sturmi*. *P. strigillata* est commun en Sardaigne et il est signalé également en Italie continentale (TONGIORGI, 1966). Ce Lycoside semble très répandu en Corse au bord des eaux douces, surtout à régime torrentiel ; je ne l'ai jamais rencontré dans la faune ripicole du sud-est de la France.

Six espèces endémiques fréquentent les bords d'eau courante; trois sont strictement corses (P. vodozi, P. gautieri, B. revelieri), trois sont corso-sardes. Une sous-espèce endémique est localisée à la Corse (P. geniculatus dilutipes) tandis que la forme tyrrhenicus de P. andreae et la forme specularis de P. genei se trouvent, en dehors de la Corse, la première dans les Alpes maritimes (JEAN-NEL 1970), la seconde est «fréquente dans la région méditerranéenne» (ibid.).

En conclusion générale, les points suivants sont à souligner :

1/ Les différences entre la zone orientale et la zone occidentale ne semblent pas particulièrement marquées dans la composition des communautés ripicoles de surface ; en revanche l'altitude est certainement un facteur de diversification mais les documents que je possède sont encore bien insuffisants pour une étude écologique détaillée de ce problème. La comparaison des zoocoenoses septentrionales et méridionales n'a également pu être réalisée.

2/ Les trois types de zoocoenoses ripicoles sont bien individualisés chacun par la structure du peuplement :

- dominance d'espèces de Tenebrionides psammophiles dans la communauté de la plage maritime;
- dominance de Tréchidés et de Lycosidés adaptés au milieu saumâtre dans la zoocoenose des bords d'étangs littoraux;
- dominance de certaines espèces de Peryphus et de Pardosa sur les bords de torrents.

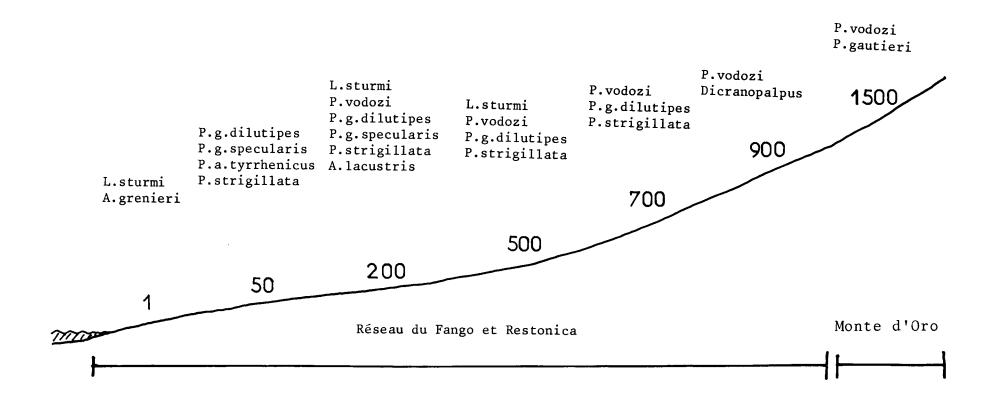
3/ L'endémisme est nul ou très faible dans les mimieux soumis à la prépondérance d'un facteur particulier, sable (sur la plage maritime) ou sel (rivages d'étangs saumâtres); il est plus marqué sur les bords de torrents où l'altitude accroit le nombre des espèces endémiques et leur population.

4/ La communauté ripicole reste sous la dépendance de la pureté des eaux sur les bords desquelles elle vit, ainsi que de la nature du substrat. Des graviers reposant sur le sable fin ont une riche faune; les sables grossiers n'hébergent pratiquement aucune zoocoenose ripicole. L'eutrophisation et la pollution, en altérant le milieu, modifie la composition de la zoocoenose et, à la limite, la supprime. Il est heureux que ce phénomène soit encore très limité en Corse.

REMERCIEMENTS

J'adresse toute ma gratitude aux spécialistes qui ont bien voulu déterminer mon matériel rapporté de Corse ou vérifier mes déterminations :

MM. DALENS H. (Crustacés Oniscoides), HEBRARD J.C. (échantillons d'herbier), Mme RAMBLA M. (Opilions), MM. THEROND J. (Coléoptères): TONGIORGI P. (Araignées Lycosides). Je remercie Mme D. VIALE, présidente de l'Association pour l'étude écologique du maquis (A.P.E.E.M.) qui m'a permis d'utiliser les installations de la Station de Pirio lors de mes excursions dans la vallée du Fango.



OUVRAGES CITES

- Aguesse P. et Bigot L. (1960). Observations floristiques et faunistiques sur un étang de moyenne Camargue: la Baisse Salée de la Tour du Valat.- Vie et Milieu, 21, 284-307.
- Bigot L. et Thérond J. (1964). Les populations de Coléoptères des dunes littorales en Camargue. Bull. Soc. ét. Sc. Nat. Nimes, 50, 1-15.
- Bigot L. (1971). Ecologie des mileux terrestres salés.-Bull. Soc. écol., 99-121.
- **Bigot L.** (1974). Flore et faune des habitats naturels de la Camargue.- *Rev. Horticulture*, 3, 5-23; 4, 25-28.

OPILIONS

Phalangidae Dicranopalpus sp

ARAIGNES

Lycosidae

Pardosa strigillata Sim.

P. vittata Keys.

Arctosa cinerea F.

A. lacustris Sim.

CRUSTACES

Armadillidiidae

Armadillidium album Dollg.

Talitridae

Talitrus saltator Mont.

ORTHOPTERES

Gryllidae

Acheta burdigalensis Lat.

DERMAPTERES

Forficulidae

Forficula auricularia L.

COLEOPTERES

Cicindelidae

Cicindela lunulata nemoralis Ol.

Scaritidae

Parallelomorphus laevigatus F.

Dyschirius apicalis Putz.

Trechidae

Tachys scutellaris Steph.

Emphanes tenellus Erich.

Periphus genei specularis Küst.

P. vodozi Dev.

P. geniculatus dilutipes Dev.

P. andreae tyrrhenicus Jean.

P. lafertei J. Duv.

P. gautieri Netol.

Pogonus gilvipes Dej.

Callistidae

Chlaenites spoliatus Ros.

Harpalidae

Harpalus sulphuripes Germ.

H. honestus Duft.

- Gachet M. (1974). Etude des fluctuations de la faune ripicole macroscopique dans quelques étangs de la région grenobloise. I. Variations physiques du biotope marginal émergé. Trav. Lab. Hydrobiol., 64-65, 49-97.
- **Jeannel R.** (1970). Coléoptères Carabiques.- Faune de France, 39-40, 1173 p.
- McC. Callan E. (1964). Ecology of sand dunes with special reference to the insect communities.- *Monog. Biol.*, 14, 174-185.
- Sainte-Claire-Deville J. (1926). Les Coléoptères in Histoire du peuplement de la Corse.- Lechevalier, Paris, 263 p. .

COLEOPTERES (suite)

Pterostichidae

Agonum nigrum Dej.

Platynus ruficornis Goeze

Lebiidae

Lionychus sturmi Géné

Pselaphidae

Brachyglutta revelieri Saulcy

Staphylinidae

Bledius juvencus Erichs.

Stenus subaeneus Erichs.

Lathrobium multipunctatum Grav.

Histeridae

Hypocaccus dimidiatus Ill.

Scarabaeidae

Psammobius porcicollis Ill.

Helodidae

Cyphon padi L.

Eucnemidae

Throscus obtusus Curt.

Anthicidae

Anthicus constrictus lamevi Mars.

A. genei Laf.

A. grenieri Dev.

Tenebrionidae

Pachychila servillei Sol.

Pimelia payraudeaui Lat.

Ammobius rufus Luc.

Trachyscelis aphodioides Lat.

Phaleria bimaculata L.

Crypticus gibbulus Quens.

Curculionidae

Otiorrhynchus juvencus Gyll.

Bagous mulsanti Fauv.

Sphenophorus striatopunctatus Goeze

HYMENOPTERES

Mutillidae

Dasylabris maura L.

Mutilla biguttata Costa

M. quinquemaculata Cyn.

HETEROPTERES

Hydrometridae

Hydrometra stagnorum L.

Les biocénoses des substrats meubles d'un haut de plage (Camargue)

.. BIGOT * P. LEGIER * J.J. MUSSO

N O T E POUR L'INFORMATION SCIENTIFIQUE DES PROFESSEURS DE LYCEES ET ECOLES NORMALES

DOCUMENTS D'ECOLOGIE

Un des intérêts des études écologiques est le rôle protecteur et l'action conservatrice des ressources naturelles. Cette conservation s'appuie sur une connaissance approfondie de la vie des espèces et sur le fonctionnement des écosystèmes* (1)

Cette science est actuellement au programme des enseignements dispensés dans les classes du secondaire ; les professeurs doivent donc traiter des questions qui ne leur sont pas toujours familières. Pour répondre aux vœux de certains, nous présenterons dans cette revue plusieurs études concernant les principaux habitats rencontrés dans la région méditerranéenne, chacune de ces études aboutissant au problème de l'adaptation des organismes à leur habitat.

Le premier de ces articles est consacré à l'étude d'une zone littorale sableuse située en basse Camargue. Dans l'exposé de ce travail, nous nous limiterons volontairement aux problèmes pratiques, les notions d'écologie générale seront à rechercher dans les ouvrages fondamentaux.

RESUME

En réponse aux souhaits de certains professeurs de Lycée, les auteurs présentent ici un aperçu écologique des principaux habitats terrestres rencontrés en basse Camargue et de la faune qu'ils hébergent :

- Inventaire des espèces représentatives de chacun d'eux
- Zonation des peuplements
- Richesse en espèces des différents peuplements
- Principales adaptations des organismes aux particularités des milieux camarguais.

ABSTRACT

Ecology is now being taught in schools; teachers therefore have to study problems they are not quite acquainted with. In order to meet the desires of some people, we introduce you to a paper about the Rhône - delta (Camargue).

The fauna is studies in the course of its different habitats: from the sea-shore to the «sansouire» (a plain which is regularly flooded according to the season and grown with salicornia). They

are: the sea-shore itself (wet sand and dry sand), the costal dunes, the «souillères» (over-salted lower places), the inner dunes which have been fixed down by vegetation, and last, the «sansouire».

The diversity of the invertebrate fauna is analysed and the adaptations of species are noted.

Le territoire, choisi pour son accès relativement facile, se situe sur le littoral de la Grande Camargue, au niveau des «Cabanes du sablon» à Beauduc (Fig. 1). (milieux similaires d'accès plus facile : plage de l'embouchure du Petit Rhône (plage des Saintes-Maries), plage de Piemanson (ou plage d'Arles) à l'embouchure du Grand Rhône).

Ce terrain d'étude débute par la plage humide à l'ouest, se continue par une plage de sable sec et se poursuit par des dunes littorales formées de sables

^(*) Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme Laboratoire de Biologie Animale (Ecologie) Rue Henri Poincaré 13397 Marseille Cédex 4.

⁽¹⁾ Les mots surmontés d'un astérique sont définis dans le glossaire, à la fin de l'exposé.

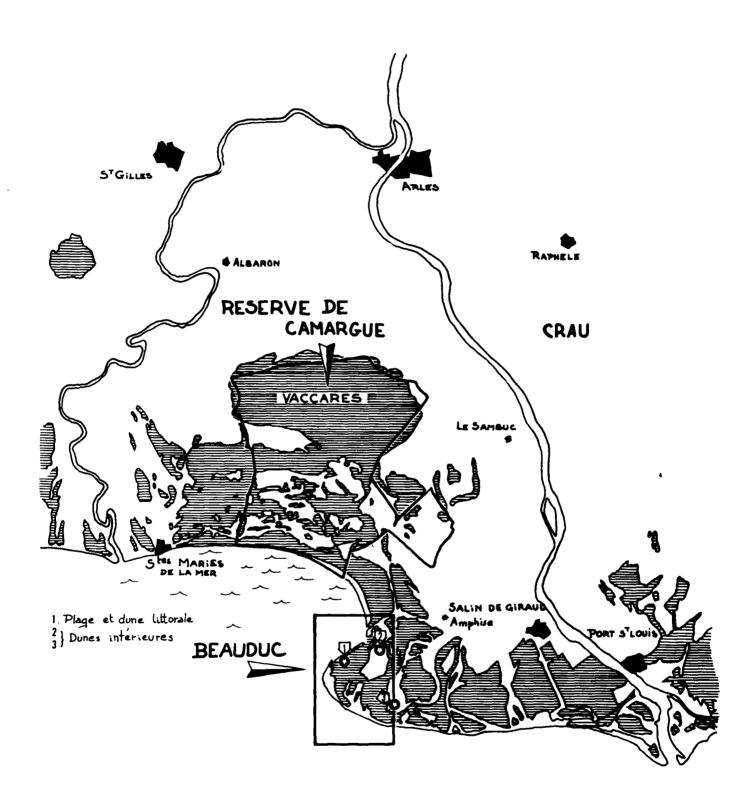


Fig. 1. – POSITION GEOGRAPHIQUE DES STATIONS PROSPECTEES

marins et des dunes intérieures, constituées à la fois par des sables marins et par des limons du Rhône. A l'origine strictement marines, ces dunes s'affranchissent progressivement de l'influence de la mer. Ces deux types de dunes sont séparées par des souillères* et par des sansouires* (Fig. 2).

Après une rapide analyse des principaux facteurs abiotiques qui dominent dans la région prospectée et qui sont responsables de son aridité, nous aborderons l'étude de leur impact sur les différents niveaux des éco systèmes* littoraux camarguais, c'est-à-dire sur la biocénose*, la population, l'organisme individuel.

I. – LES FACTEURS ABIOTIQUES REGIONAUX

En Provence, deux saisons humides encadrent un été sec et chaud. En Carnargue, ce climat méditerranéen typique est exacerbé par la présence du Mistral dont la puissance n'est freinée par aucun relief. Le climat régional carnarguais est régi par les précipitations, par les températures et par les vents secs de secteurs Nord-Ouest (Mistral, Fig. 3) qui agissent sur l'évaporation (il s'évapore plus d'eau que ce qu'en apportent les précipitations (Fig. 5).

Les données climatiques concernant les températures et les précipitations permettent de tracer le diagramme ombrothermique qui caractérise la région prospectée (Fig. 4). La zone hachurée du graphique correspond à une période biologiquement sèche, c'està-dire pour laquelle le total des précipitations, exprimé en millimètres est inférieur au double de la température moyenne mensuelle exprimée en degrés, soit: P < 2 T.

Ces données climatiques schématisent les phénomènes qui régissent le cycle de l'eau en basse Camargue : les pluies automnales et hivernales abondantes provoquent la montée de la nappe phréatique qui inonde alors toutes les dépressions ; l'évaporation estivale due à l'action combinée des fortes températures et du Mistral, contribue à l'abaissement de la nappe et donc à l'augmentation de la sécheresse.

II. – LES PRINCIPALES ZONES EXPLOREES ET LES BIOCENOSES RENCONTREES

A – LA PLAGE

1) Caractéristiques

La plage, caractérisée par une faible pente sableuse est divisée en deux zones :

- La plage de sable constamment mouillé par la mer
- La plage de sable sec.

La plage humide est souvent encombrée par des laisses* variées : algues, coquilles de mollusques marins (Cardium, Mactra, Tellines, particulièrement abondantes), et par un échantillonnage éclectique et parfois abondant de déchets d'origine humaine (ustensiles de verre, de matière plastique, bidons, boîtes métalliques).

L'arrière plage de sable sec, envahie par les eaux lors des tempêtes de vent du Sud (Fig. 5) est souvent jonchée de troncs d'arbre échoués amenés par le Rhône. Des excréments et des cadavres d'animaux constituent des microcommunautés à part.

2) Inventaire des organismes rencontrés

a) La flore

La végétation de la plage est nulle mais on constate quelquefois la présence de rares pieds d'Agropyrum junceum.

b) La faune

Il est intéressant de noter qu'aux deux zones de la plage se superposent deux catégories de peuplements.

• Peuplement de la plage de sable humide

L'absence de marées en fait un biotope fixe. Il porte une biocénose de 12 espèces au total, localisée en surface et surtout représentée pendant la belle saison; les espèces fondamentales* en sont :

Crustacés

Amphipodes Talitridés

- Talitrus saltator (Fig. 2.1.)

Petit Crustacé de 5 mm de long, (aplati latéralement), souvent appelé «puce de mer» à cause de ses déplacements par bonds.

- Talorchestia sp.

Autre petit Crustacé que l'on rencontre souvent en compagnie du précédent. Il est impossible de les différencier sur le terrain.

Ces deux espèces, riches en individus, se rencontrent surtout au-dessous des laisses où elles se nourrissent de matières en décomposition.

Insectes

Coléoptères – Cicindèlidés – Coléoptères très agiles aussi bien à la marche qu'en vol, ils chassent à la course des proies variées.

- Cicindela trisignata (Fig. 2.2.).

C'est la plus maritime des cicindèles elle est indicatrice de ce type d'habitat; en dehors de ces biotopes, sa présence est considérée comme accidentelle. Sa couleur, assez variable, est généralement marron-vert.

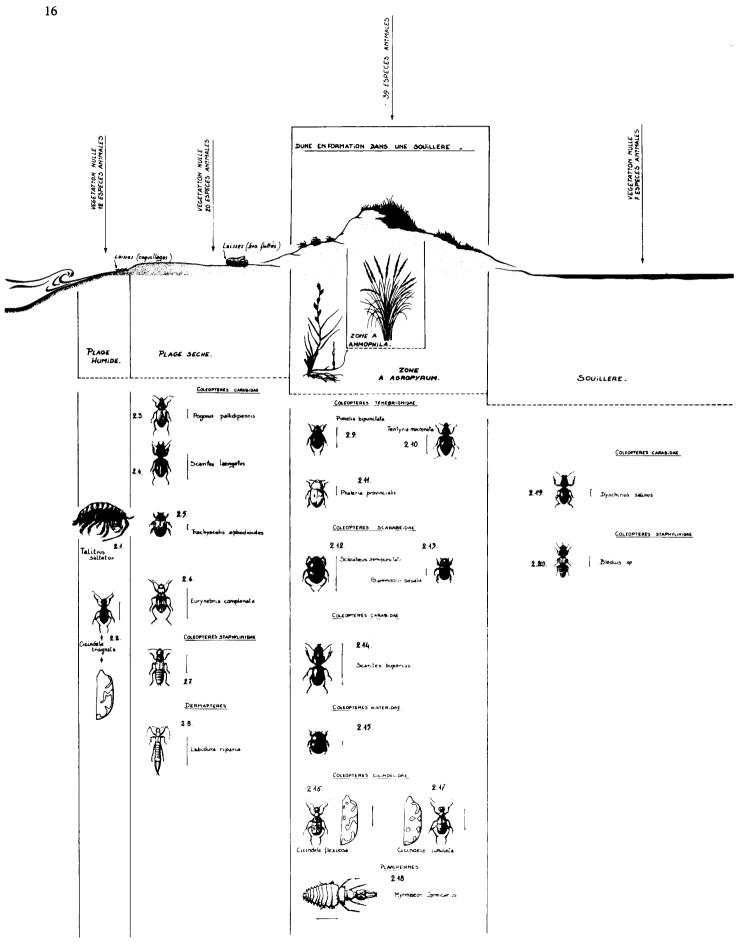
- Cicindela lunulata (Fig. 2.17).

Elle accompagne souvent l'espèce précédente mais elle est moins inféodée à ce type de milieu

Diptères - divers

Ce sont des Mouches littorales plus petites que la mouche domestique.

La capture des Insectes s'effectue au filet à papillon.



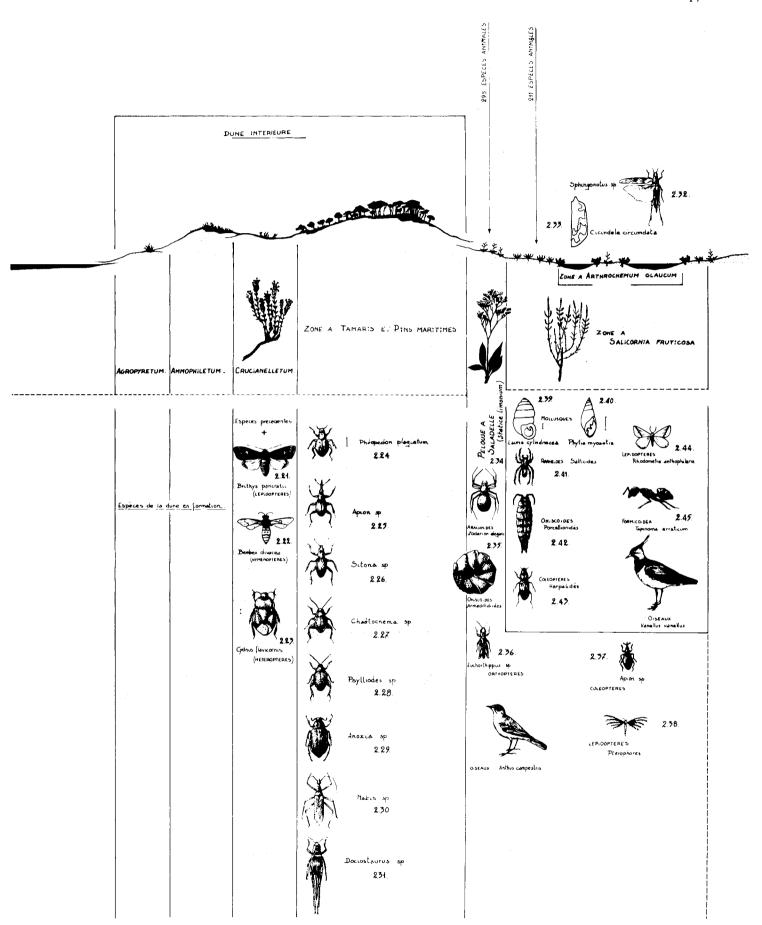


Fig. 2. – LES PRINCIPAUX BIOTOPES PROSPECTES ET LES BIOCENOSES RENCONTRES

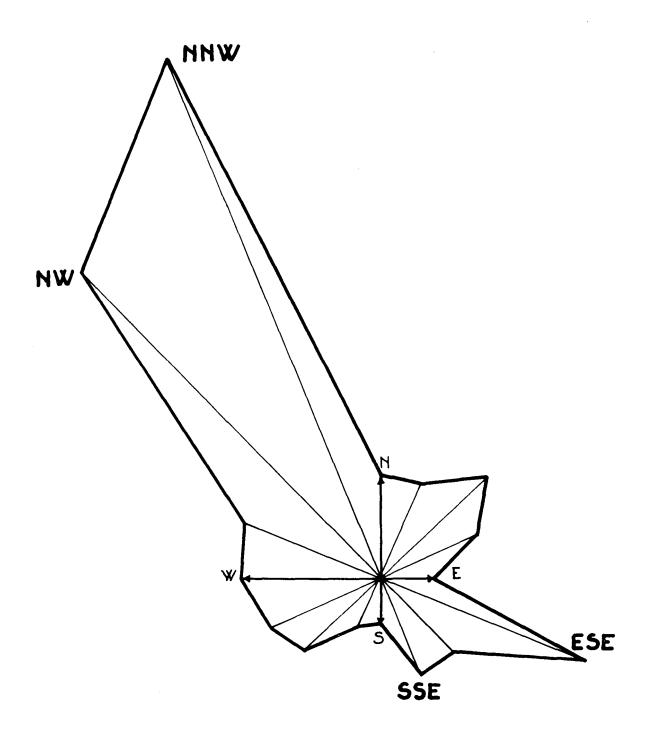


Fig. 3. - FREQUENCE ET DIRECTIONS DES VENTS EN 1972

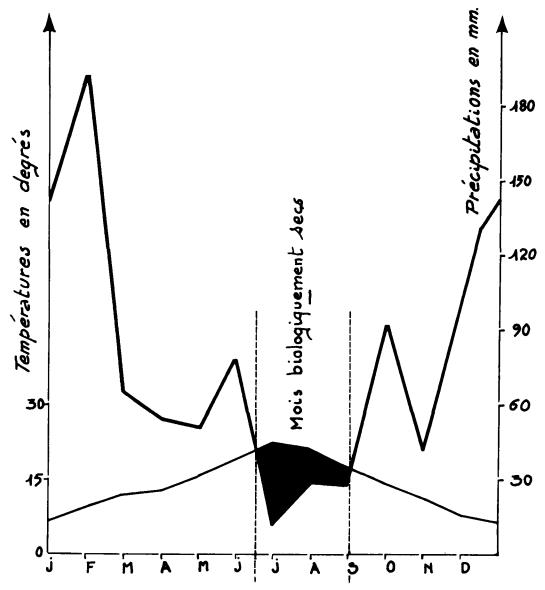


Fig. 4. – DIAGRAMME OMBROTHERMIQUE

• Peuplement de la plage de sable sec

Ce biotope héberge une faune plus riche en espèces. La faune est surtout localisée sous les laisses et en particulier sous les algues et les troncs comme dans le biotope des sables humides, la biocénose des sables secs est surtout abondante en période chaude. Le cortège faunistique complet renferme 20 espèces.

Insectes

Dermaptères - Labiduridés

- Labidura riparia (Fig. 2.8).

C'est un Forficule ou «perce-oreille» de grande taille (2,5 cm) surtout impressionnant par le développement des cerques en forme de pinces puissantes (contrairement à la légende, il est inoffensif).

Coléoptères - Nébriidés

- Eurynebria complanata (Fig. 2.6)

C'est un grand Carabe (carnassier) de 17 à 24 mm, jaune et noir. Il a une vie nocturne; un objet quelconque lui convient

pour s'abriter le jour : pierre, bois échoué, boîte de conserve, etc... Dans notre région il varie peu en couleur.

Scaritidés

- Scarites laevigatus (Fig. 2.4.)

Petit scarite de 16-20 mm. C'est le plus halophile* du genre Carnassier.

Tréchidés

- Pogonus pallidipennis (Fig. 2.3.)

(7 à 9 mm) à élytres jaunes. Il est nocturne, lejour il s'abrite sous des débris divers. Carnassier.

Staphilinidés (Fig. 2.7)

Quatre espèces au moins sont abondantes dans ce biotope

Ces Coléoptères à élytres raccourcis et de couleur noire, sont de détermination délicate. Ils sont en général prédateurs et saprophages*.

Histéridés (Fig. 2.15)

reconnaissables sur le terrain grâce à leurs élytres tronqués. Ce sont des Coléoptères de 3 à 5 mm, à élytres brillants et noirs. Ils sont carnassiers et certaines espèces sont coprophiles*.

Ténébrionidés

- Phaleria provincialis (Fig. 2.11)
Petit Coléoptère (6 mm). Il est psammochrome*.

- Trachyscelis aphodioides (Fig. 2.5)

Petit Coléoptère (3 mm) brun foncé il est très abondant, partout dans le sable à quelques millimètres de profondeur (5 à 7 mm) pendant le jour.

Curculionidés

- Mesites pallidipennis

Charançon de petite taille à élytres bruns particulièrement abondant dans les crevasses des bois échoués.

La capture de tous ces Insectes se fait à l'aide de pince ou d'un aspirateur à bouche (1).

B - LE CORDON DUNAIRE

1) Caractéristiques

Le complexe dunaire qui succède à la plage est formé de montilles de sable.

Le caractère dominant de ce milieu est sa sècheresse, l'eau libre est rare en surface, l'eau de pluie s'écoule rapidement en raison de l'absence pratiquement complète d'éléments argileux ou limoneux. Les températures atteintes par la couche supérieure du sable peuvent être très importantes (de l'ordre de 50° C au mois de juin par exemple). Enfin, si l'on tient compte du caractère mobile du sable et de l'action desséchante des vents, on conçoit facilement qu'il existe une sélection sévère de la flore et de la faune, sélection régie par l'aridité de cet habitat. La végétation, localisée mais dense, renferme une communauté animale fixe (présente même au cours de l'hiver mais le plus souvent cachée) s'accroissant de façon assez considérable pendant la période chaude.

2) Inventaire des organismes rencontrés

a) La flore

Au moment de la formation des dunes, des pieds isolés d'Arthrocnemum forment obstacles au sable poussé par le vent créant de petites élévations du sol que colonise à son tour l'Agropyretum, premier groupement dunal proprement dit (Fig. 2). Cette association, pauvre en espèces, est surtout dominée par une Graminée, l'Agropyrum junceum.

Le sommet des montilles possède un sol plus stable, il porte une nouvelle association végétale l'Ammophiletum (Fig. 2) dominée par une autre Graminée : l'Ammophila arenaria. C'est l'association la plus typique des dunes marines, elle colonise systématiquement les sommets de toutes les montilles de sable. Le nombre d'espèces présentes, bien que encore faible, est supérieur à celui de l'Agropyretum. Ce groupement est en effet moins clairsemé et moins perméable au vent, il peut donc protéger des plantes plus sensibles à la rigueur des facteurs abiotiques qui règnent sur ce milieu.

En arrière de la dune, si elles sont au moins temporairement fixées, apparaît une troisième association, le Crucianelletum dans laquelle domine une Rubiacée: Crucianella maritima qu'accompagnent quelques espèces de la dune à Ammophila et déjà des espèces des dunes intérieures. Cette association, commune en Languedoc, est rare en Camargue.

b) La faune

La biocénose animale est plus riche puisqu'elle groupe 39 espèces sabulicoles dont 25 sont considérées comme fondamentales.

Dans les dunes, les espèces psammophiles* sont dans leur vrai biotope, elles arrivent parfois à y pulluler localement. On les rencontre dans le sable, généralement à une faible profondeur, au pied des diverses plantes et surtout de l'Ammophila. L'endoclimat du sable, aride en surface, est tempéré en profondeur puisque en juin les températures oscillent autour de 15 à 20° à 10 cm de profondeur alors qu'elles sont de 50° en surface au même endroit ; elles sont de l'ordre de 18° à l'abri de la végétation. De plus, dès les premiers centimètres de profondeur, le degré hygrométrique est élevé.

Parmi les espèces fondamentales du cordon dunaire citons:

Mollusques

Gastéropodes – Hélicidés

- Eobania vermiculata

Cet Escargot de taille moyenne, blanchâtre rayé de couleurs sombres, vit aux dépens de la végétation de la dune.

Crustacés

Isopodes terrestres: Armadillidiidés (Fig. 2.35)

– Armadillidium album

Petit Cloporte blanchâtre, présent sous des débris divers et dans les dépressions ou s'accumule l'humidité. Il se roule en boule lorsqu'il est dérangé.

Insectes

Orthoptères - Tettigoniidés

- Decticus albifrons

C'est une grande Sauterelle (antennes longues) plus thermophile* que psammophile*. Elle est très abondante certaines années.

Dermaptères - Labiduridés

- Labidura riparia (Fig. 2.8)

Dans cet habitat, cette espèce est beaucoup moins dominante que sur la plage et reste localisée dans les dépressions.

Coléoptères — Cicindèlidés

- Cicindela flexuosa (Fig. 2.16)

C'est la seule cicindèle qui possède des points blanchâtres à la base des élytres. On la rencontre aussi sur des sentiers et des zones plus ou moins dénudées.

⁽¹⁾ La description de cet appareil de capture figure en annexe

Histéridés (Fig. 2.15)

Espèces différentes de celles rencontrées dans le biotope précédent. Leur détermination est délicate.

Scarabéidés

- Scarabeus semipunctatus (Fig. 2.12)

C'est un Scarabée de 2, 5 cm de long, de couleur noire et brillante, au vol lourd et bruyant. On les trouve fréquemment occupés à rouler une boule (pilule) de bouse vers un endroit convenable où ils l'enterrent pour leur nourriture (ce sont des coprophages*) ou pour y pondre.

- Psammobius balalis (Fig. 2.13): 3 mm
- Psammobius porcicollis: 3 mm

Ces deux petits Scarabéidés globuleux habitent tous deux au pied des diverses plantes. Ils ne peuvent pas être déterminés sur le terrain. P. porcicollis est beaucoup moins abondante que P. basalis dans la région prospectée.

Ténébrionidés

- Tentyria mucronata (Fig. 2.10)

10 à 12 mm de long, de couleur noire. Ils ont une forme allongée et possèdent une tête dégagée du thorax.

- Pimelia bipunctata (Fig. 2.9)

Egalement de couleur noire mais sensiblement plus grand que le précédent (12-15 mm) et de forme globuleuse. Ses élytres sont striés. Ils laissent, en se déplaçant sur le sable des traces caractéristiques.

Stenosis intermedia

Cette espèce se retrouve constamment dans le sable à condition qu'il y ait mélange, dans une forte proportion, de débris végétaux. Les individus sont très étroits et allongés et leur taille ne dépasse pas 4 à 5 mm.

Ammobius rufus

Petit Ténébrionide de couleur marron. Il est plus globuleux que le précédent et toujours très abondant. Peuple le pied des plantes.

- Trachyscelis aphodioides (Fig. 2.5)

Habite le même biotope que Ammobius mais est moins abondant.

- Phaleria provincialis (Fig. 2.11)

Ce Ténébrionide est l'un des plus typiques de la région. Présent sur la plage sèche, il trouve ici son biotope de prédilection.

Curculionidés

- Otiorhynchus juvencus

5 à 7 mm. Ce Coléoptère phytophage est commun dans la dune, il n'est pourtant pas caractéristique de ce milieu (on le rencontre par exemple dans la pelouse à Saladelle. Couleur brun-rouge.

Lépidoptères – Noctuidés

- Brithys pancratii (Fig. 2.21)

Aile antérieure gris brun foncé à brun noir avec deux lignes transversales plus sombres et une lunule centrale claire. Aile postérieure blanche, assombrie sur le bord ; envergure de 30-35 mm ; chenille brune à roussâtre ; tête partie ventrale et pattes jaunes ; une série transversale de taches blanches, rondes sur chaque segment.

La chenille de cette Noctuelle vit exclusivement sur le lis des sables (Pancratium maritimum). C'est donc un monophage*: la disparition de cette plante, ou l'arrachage de sa fleur, provoquerait la disparition de cette espèce.

Hyménoptères - Sphégidés

Bembex olivacea (Fig. 2.22)

C'est la guèpe des sables : 15 mm, thorax noir vert clair, abdomen vert clair rayé de noir.

Hémiptères - Cydnidés (Fig. 2.23)

Ce sont de très petites punaises de 3 à 5 mm de couleur brunrouge. Elles peuvent être confondues sur le terrain avec des petits Coléoptères. Elles vivent dans le sable.

Planipennes – Myrméléonidés

- Myrmeleon formicarius

Imago à tête hypognathe remarquable pour l'abondance des nervures sur les ailes. Sa taille est de 5 cm environ.

La larve (Fig. 2.18) creuse un entonnoir dans le sable et se tient au fond ne laissant sortir que les stylets buccaux adaptés à la succion.

Batraciens - Bufonidés

- Bofo calamita

Crapaud bien caractérisé par une ligne blanche sur le dos. Le jour, il vit enterré dans le sable.

Reptiles - Lacertidés

- Psammodromus hispanicus

Petit Lézard de 15 cm environ. Il est assez abondant.

La récolte des petits Coléoptères s'effectue par tamisage du sable récolté au pied des plantes.

C - LA SOUILLERE

1) Caractéristiques

En arrière du complexe dunaire, les incursions de la mer déterminent des souillères, vastes étendues de limons salés, régulièrement inondés en hiver, sans aucune végétation excepté les algues qui, en été, forment une croute sèche.

Ce milieu représente donc un milieu terrestre temporaire.

2) Inventaire des organismes rencontrés

La zoocénose est très appauvrie et regroupe seulement 7 espèces dont 4 sont fondamentales, elles se rangent toutes dans le groupe des Coléoptères, ce sont :

Dyschirius salinus (Fig. 2.19) et 3 espèces du genre Bledius (Fig. 2.20)

Coléoptères — Scaritidés

- Dyschirius salinus

C'est un petit carabique (4 mm) de couleur noire. Il est caractérisé par sa forme étroite et son thorax bien dégagé (il existe un étranglement prononcé entre le thorax et l'abdomen. On le rencontre habituellement dans les zones humides en compagnie d'autres espèces du même genre mais *D. salinus* est le plus abondant. C'est le plus halophile.

Staphilinidés

Bledius graellsi

mesure 6 mm ses élytres sont fauves.

– Bledius taurus

mesure également 6 mm mais possède des élytres noirs.

Bledius juvencus

plus petit : possède des élytres noirs mais ne mesure que 4mm.

Ces trois espèces sont donc facilement identifiables sur le terrain. Les animaux mâles du genre Bledius possèdent une corne thoracique dorsale dirigée vers l'avant (Fig. 2.20).

Les terriers des *Bledius* sont bien visibles et criblent, en été, le sol de la souillère. Ces Insectes volent bien et peuvent rapidement fuir ces milieux dans le cas d'un retour possible des eaux salées.

Il est à remarquer que les *Dyschirius* sont souvent associés à des espèces du genre *Bledius*, ces derniers étant la proie des Scarites qui les poursuivent sous terre et dévorent larves et imagos. Ces associations sont telles que les Scarites suivent les migrations des *Bledius*, lorsqu'elles se produisent.

La souillère est aussi parcourue par des Insectes et des Araignées errants (les Araignées en particulier les Lycoses qui peuvent fuir rapidement en courant à la surface de l'eau au moment de l'inondation des biotopes).

D - LA DUNE INTERIEURE FIXEE

1) Caractéristiques

A quelques centaines de mètres, vers l'intérieur, le sable marin sans cesse remanié par l'antagonisme des vents de secteur Sud-Est et du Mistral (Nord-Ouest), se mélange aux alluvions d'origine rhodanienne et peu à peu s'installe une végétation de type xérique essentiellement caractérisée par un cortège floristique qualitativement plus important. Cet habitat est souvent difficile d'accès mais on pourra en trouver quelques exemples dans les environs d'Amphise (Fig. 1) ou même au niveau du transformateur électrique avant les «Cabanes de Beauduc»; à cet endroit, les sables, la litière du sol et la végétation constituent autant de biotopes qui contribuent à la diversification de la faune.

2) Inventaire des organismes rencontrés

- Le sable renferme sensiblement les mêmes espèces psammophiles que celles rencontrées sur la dune littorale. A ces espèces s'ajoutent un certain nombre de Curculionidés (Coléoptères phytophages) qui vivent aux dépens des racines plus abondantes dans ce type de dune.
- La litière, inexistante dans la dune littorale renferme une microfaune classique essentiellement composée d'Acariens, de Collemboles et de Pseudoscorpions. Elle héberge aussi des Invertébrés rencontrés au pied des Graminées dans la dune littorale tel le Coléoptère Stenosis intermedia, il trouve dans cette litière des conditions d'existence optimales (richesse en matière organique).
- La végétation plus abondante attire un grand nombre d'Insectes phytophages comme les Chrysomèles et les Curculionidés. Ils attirent à leur tour un grand nombre d'espèces carnivores. Nous envisagerons ici essentiellement l'étude de quelques phytophages vrais qui sont le plus souvent liés à une espèce végétale particulière.

Insectes

Coléoptères - Chrysomélidés

- Chaetocnema tilialis (Fig. 2.27)

C'est une petite Altise (ou Chrysomèle sauteuse : le fémur de la 3ème paire de pattes est très développé) de couleur sombre à reflets métalliques. Elle vit sur une Salsolacée du genre Atriplex.

- Psylliodes marcida (Fig. 2.28)

C'est aussi une Altise de couleur brun fauve. Sa taille est de l'ordre de 2 à 3 mm. Elle est inféodée à une Crucifère : Cakile maritima.

- Psylliodes puncticollis

C'est une espèce très voisine de la précédente (même taille, couleur semblable). Il est toutefois possible de les distinguer à la couleur des fémurs : fauves chez P. puncticollis, noirs chez P. marcida, P. puncticollis est l'hôte de la graminée Ammophila arenaria.

Curculionidés

- Phylopedon plagiatum (Fig. 2.24)

C'est un Charançon gris cendré de 5 à 6 mm et de forme globuleuse qui vit aux dépens de Ammophila arenaria.

- Sitona formanecki (Fig. 2.26)

Charançon de 6 mm de long, gris cendré, il diffère du précédent par sa forme plus allongée et par son biotope : il vit sur une Papilionacée, *Medicago marina*, mais il est souvent enterré dans le sable. Lorsque le sable devient trop chaud, il se met à l'abri à l'aisselle des feuilles d'une Ombellifère ; *Echinophora spinosa*.

Cognatus tamaricis

C'est un joli Charançon vivant sur les Tamaris ; de 5 mm environ, sa couleur verte est tachée de rose. Il est facile à obtenir par battage du Tamaris.

- Apion tamaricis (Fig. 2.25)

C'est un minuscule charançon pratiquement invisible à l'œil nu puisqu'il ne dépasse pas 1 mm.

Coccinélidés

- Harmonia doublieti

C'est une petite Coccinelle qui vit sur le Tamaris, elle est entièrement jaune à petits points noirs. Les élytres sont barrés transversalement par une bande flexueuse noire.

Scarabéidés

- Anoxia australis (Fig. 2.29)

Il est voisin du Hanneton et mesure 20 à 25 mm. Il est gris rayé de larges bandes blanchâtres. Le soir il vole autour des Pins maritimes mais il est souvent accroché aux Graminées.

On note aussi la présence d'un grand nombre de Coléoptères floricoles.

Hémiptères – Nabidés

- Nabis viridulus (Fig. 2.30)

C'est une petite Punaise étroite (7 mm de long sur 2 mm de large) elle vit sur le Tamaris.

Lepidoptères - Géométridés

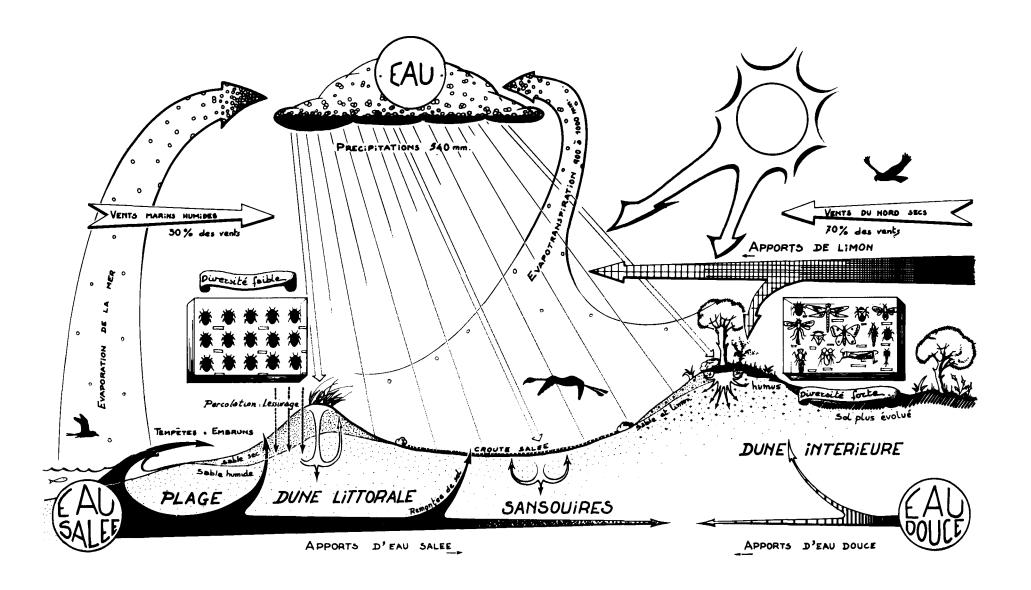
- Semiothisa aestimaria

L'imago a 25 mm d'envergure ; ses ailes couleur de liège sont barrées d'une bande oblique plus sombre. La chenille arpenteuse vit sur le Tamaris.

Orthoptères - Acrididés

- Dociostaurus maroccanus (Fig. 2.31)

Ce Criquet brun roux de 2 à 3 cm possède sur le thorax une croix nacrée bien marquée. Ses élytres, transparents, sont



tachés de brun. Il vit aux dépens de toute la végétation et surtout de Graminées. Il attire une grande quantité d'Oiseaux de mer : Sternes, Mouettes rieuses et Goélands ; il sert aussi de nourriture aux Faucons.

Les Arthropodes de la strate herbacée seront capturés au filet fauchoir (1), ceux des arbres et des arbustes, par battage, à l'aide du parapluie japonais (1).

E - LA SANSOUIRE

1) Caractéristiques

La sansouire est un milieu inondé pendant une bonne partie de l'hiver, il est franchement terrestre en été; sa végétation est essentiellement constituée par des Salicornes soit en peuplement dense, soit représentée par des touffes clairsemées que séparent des zones nues où miroite le sel cristallisé.

La sansouire est donc dominée par la présence d'espèces halophiles qui s'installent au détriment des espèces psammophiles.

2) Inventaire des organismes rencontrés dans les différents secteurs

La végétarion est sous la dépendance du niveau de la nappe phréatique plus ou moins salée. En effet, des faciès à joncs (*Juncus maritimus*) par exemple apparaissent dans la sansouire dès que la concentration du sol en sel diminue. Inversement, lorsque le milieu devient plus salé, les Salicornes dominent.

a) Dans les secteurs bas et très salés domine l'Arthrocnemum glaucum avec la répartition caractéristique de ses touffes en mosaïque. C'est la Salicorne la plus halophile puisqu'elle supporte plus de 20 % de sel en été. L'Arthrocnemum glaucum retient fréquemment des limons et du sable dans ses rameaux, les touffes se surélèvent petit à petit, formant des «touradons». A l'abri dans les touffes s'installe un cortège floristique d'une vingtaine de plantes dont la plupart sont des annuelles.

L'Arthrocnemetum glauci est donc le peuplement végétal pionnier des sables et des limons salés, il abrite sous son couvert les premiers Insectes et les premières Araignées halophiles sédentaires.

En basse Camargue, la sansouire est encore étroitement dépendante du milieu marin, elle évolue sans cesse sous l'influence des variations brutales des facteurs abiotiques et en particulier de la salinité, le cortège faunistique ne se stabilise pas. Par contre, en moyenne Camargue, où la sansouire est fixée, le cortège faunistique est stable et complet, il comprend 120 espèces dont 18 seulement sont fondamentales. Les formes susceptibles de bien supporter le sel sont surtout représentées par des Coléoptères dont 55 % sont des halophiles.

Les espèces fondamentales en basse Camargue

Ces espèces ne sont pas toutes présentes en permanence en basse Camargue.

Les plus communes sont :

Insectes

Orthoptères - Acrididés

- Sphingonotus cœrulans (Fig. 2.32)

Ce Criquet brun-clair de 3,5 cm possède sur ses élytres des taches légèrement plus sombre que la couleur de fond ; ses ailes sont bleu pastel. On le rencontre toujours sur un sol sec entre les touffes de végétation.

Coléoptères - Cicindélidés

- Cicindela circumdata (Fig. 2.33)

1,5 cm. Couleur verte avec de larges macules blanches sur les élytres. On la rencontre en compagnie de l'espèce précédente sur des sols secs, durs et salés. Thermophile, elle est très agile par forte chaleur.

Hétéroptères - Lygaedés

- Aenestasis halophilus

Punaise de petite taille (5 mm). Couleur brun-gris. Caractérisée par une tête large et des yeux proéminents. Elle est toujours dans la végétation.

Arachnides – Aranéidés – Salticidés (Fig. 2.41)

- Salticus propinquus

Araignée sauteuse de 5 mm. Elle est noire barrée de raies transversales blanches sur l'abdomen. On la rencontre dans les touffes d'Arthrocnemum.

b) Dans les secteurs humides et moins salés la végétation, peu variée, est dominée par Salicornia fruticosa. Cette sansouire se reconnaît facilement à son allure moutonnée et à la couleur vert glauque de la Salicorne; elle pousse sur un sol carbonaté, limoneux, peu compact, de couleur noire; sa teneur en sel est plus faible que dans le secteur à Arthrocnemum. Cette formation végétale n'est pas très étendue à Beauduc, elle occupe normalement le bord des dépressions longtemps inondées en hiver.

En moyenne Camargue, la zoocénose* est plus riche que celle de la Sansouire à Arthrocnemum, elle groupe 211 espèces dont 27 sont considérées comme fondamentales et la proportion des espèces halophiles est moins élevée (les Coléoptères par exemple ne renferment plus que 41 % de formes halophiles). Par suite des inondations fréquentes et prolongées, cette zoocénose est plus réduite en basse Camargue.

Inventaire de la faune en Basse Camargue

Mollusques Gastéropodes Pupillidés

- Lauria cylindracea (Fig. 2.39)

est présent en basse Camargue bien que son biotope de prédilection se situe en moyenne Camargue. C'est un petit Mcllusque de 4 à 5 mm, de forme ovale et trapue dont le premier tour de spire est arrondi. Sa couleur est brune.

⁽¹⁾ La description de ce matériel de capture figure en annexe de la note.

Auriculidés

- Phytia myosotis (Fig. 2.40)

est plus commun dans la sansouire littorale que dans la sansouire intérieure. C'est un Mollusque de 9 à 10 mm de long, de forme conique (il est pointu à l'apex). Il a une coloration brune.

Crustacés

Isopodes terrestres – Procellionidés (Fig. 2.42)

Acaeroplastes melanurus

Ce petit Cloporte fréquente la litière dont il se nourrit.

Insectes

Coléoptères - Scaritidés

- Dyschirius macroderus

Ce petit Scarite (4 mm) de couleur noire se distingue de D. salinus (présent dans la souillère) par son abdomen beaucoup moins large.

Harpalidés (Fig. 2.43)

Dychirotrichus pallidus

peut se rencontrer par dizaines à l'abri sous des débris divers et sous les Salicornes. Il est de couleur brune et ne dépasse pas 7 mm.

Lépidoptères — Géléchiides

- Scrobipalpa salinella

La chenille de ce microlépidoptère s'attaque en été aux Salicornes leur donnant, lorsqu'elle est abondante, une teinte rougeâtre.

Le Papillon mesure 11 mm d'envergure.

Géométridés

- Rhodometra anthophilaria (Fig. 2.44)

Ce Papillon possède une envergure de 22 à 28 mm. Le dessus des ailes antérieures est jaune avec une bande oblique rouge et les ailes postérieures sont uniformément blanches.

Hyménoptères - Formicidés

- Tapinoma erraticum (Fig. 2.45)

Cette petite Fourmi de 2 mm de long forme des colonies dans les coquilles vides de Mollusque; chaque colonie renferme une reine de 4 mm de long.

Arachnides

Aranéides – Salticidés (Fig. 2.41)

- Sitticus floricola

Cette Araignée sauteuse de couleur brune vit surtout sur la végétation.

- Myrmarachne formicaria

Cette Araignée possède un abdomen allongé qui lui donne l'allure d'une fourmi. Elle vit plutôt sur le sol que sur la végétation.

La présence d'une litière due aux Salicornes permet l'installation d'autres espèces, la zoocénose se diversifie.

c) Dans les secteurs plus élevés, la sansouire prend une véritable allure de pelouse caractérisée par une belle couleur bleuen automne, époque où fleurit la Saladelle (Statice limonium). • Le cortège floristique groupe une quarantaine d'espèces dont les 3/4 sont des annuelles qui fleurissent au printemps. C'est le cas de la pâquerette (*Bellis annua*) qui donne, à cette époque, une couleur blanche à la pelouse.

La pelouse à Saladelle est rare à Beauduc car le sable de cette région ne renferme qu'une assez faible teneur en matière organique. Cette pelouse qui est en principe jamais inondée, est présente plus au nord dans le secteur d'Amphise où elle colonise des étendues anciennement cultivées.

• La biocénose animale regroupe 295 espèces dont un fort contingent de formes xérophiles ; 39 espèces sont fondamentales. Les Coléoptères ne comptent plus que 27 % d'espèces halophiles.

Inventaire de la faune en basse Camargue

Annélides

Oligochètes — Lombricidés vers de terre, présents dans le sol.

Crustacés

Isopodes terrestres – Armadillidiidés

- Armadillidium vulgare (Fig. 2.35)

Ce gros Cloporte gris acier se roule en boule dans la litière.

Orthoptères - Acrididés

- Euchorthippus pulvinatus (Fig. 2.36)

C'est un Criquet (antennes courtes) de couleur brun-verdâtre qui possède deux bandes brunes latérales. Ses élytres étroits, bruns, barrés d'une bande jaune recouvrent l'abdomen. Ses ailes sont hyalines. Longueur de 15 à 28 mm. Il se rencontre dans la végétation.

Coléoptères

Parmi cet important groupe, signalons le Curculionide Apion limonii (Fig. 2.37) petit Charançon violet, à thorax aux reflets bronzés. 3-4 mm.

Lépidoptères - Ptérophores (Fig. 2.38)

Les chenilles des microlépidoptères vivent aux dépens de la pelouse à *Statice*. L'adulte présente une allure générale de moustique à ailes courtes, abdomen et pattes allongées, de couleur grise. Il vole lentement et sur de courtes distances.

Arachnides

Aranéides - Zodariidés

- Zodarion élégans (Fig. 2.34)

C'est une Araignée de 5 à 6 mm de long. Le céphalothorax est clair sur sa face ventrale et noir sur sa face dorsale. L'abdomen porte une ligne de chevrons clairs sur la face dorsale. Cette araignée vit parmi la végétation mais elle peut se réfugier sous des pierres lorsqu'elles sont présentes.

Ce cortège faunistique renferme en outre : des Fourmis, des Psoques, des Hétéroptères, des Homoptères, etc... Certaines espèces xérophiles* de la garrigue parviennent à coloniser ce milieu de pelouse camarguaise.

III. – LES CARACTERES ADAPTATIFS DES ORGANISMES RENCONTRES DANS LE MILIEU LITTORAL SABLEUX

L'étude précédente permet de dégager l'importance de 4 facteurs écologiques prépondérants rendant ce milieu littoral sableux tout-à-fait original, ce sont l'eau, le sel, les fortes températures estivales et la mobilité extrême des particules qui composent le substrat. Les végétaux et les animaux qui le peuplent sont adaptés à ces conditions climatiques arides et à ces conditions édaphiques* particulières.

A - ADAPTATIONS RELATIVES AU CLIMAT

Les adaptations remarquées sont rarement de type morphologique mais le plus souvent d'ordre physiologique et éthologique. On classe habituellement les organismes en quatre grandes catégories :

1) Ceux qui échappent aux conditions climatiques arides par leur durée de vie

Ce sont les organismes qui bouclent leur cycle vital pendant la courte période durant laquelle les conditions abiotiques* sont encore supportables pour eux.

C'est le cas par exemple dans la pelouse à saladelle de la pâquerette *Bellis annua* qui fleurit au printemps et passe la saison sèche sous forme de graine. Toutes les plantes annuelles possèdent des racines courtes, superficielles qui végètent seulement sur la surface déssalée par les eaux de pluies de printemps. C'est aussi le cas, chez les animaux de ceux qui naissent et se reproduisent pendant la saison humide et meurent ensuite. Les espèces ne doivent alors leur perennité qu'à l'existence d'œufs, de larves ou de nymphes pendant la saison aride. C'est par exemple le cas de *Brithys pancratii*, papillon rencontré dans la dune littorale, qui pond dès le mois d'avril, la chenille se développe de juin à juillet ; la mauvaise saison est passée sous forme de chrysalide immobile.

2) Ceux qui évitent ces conditions climatiques arides par leur mode de vie

Contrairement au cas précédent, la plante et l'animal sont présents pendant la saison sèche mais certains caractères adaptatifs les soustraient aux mauvaises conditions climatiques en les plaçant dans des conditions moins contraignantes.

Les plantes possèdent, comme Ammophila arenaria (Graminée de la dune) un système radiculaire très développé et toujours plus important que les organes aériens.

Les animaux s'enfouissent dans le sable ou se tapissent sous des débris divers dans les bas fonds pour y rechercher l'humidité et réduire leur transpiration pendant la journée. Ces animaux sont pour la plupart nocturnes. On peut citer comme exemple le Dermaptère : Labidura riparia qu'on rencontre sous des laisses pendant le jour ; cette activité nocturne est assez générale parmi les Coléoptères, les Coléoptères dunicoles tels Phaleria provincialis sont nocturnes et enfouis dans le sable pendant la journée, les Coléoptères de la sansouire se réfugient dans les fentes de retrait* pendant les heures chaudes de la journée.

Un autre type d'adaptation se rencontre chez le Mollusque Euparypha pisana qui s'agglomère en grappe au sommet des plantes herbacées, ils s'éloignent ainsi des surfaces sableuses surchauffées, ils sont actifs la nuit.

Chez les animaux diurnes, comme le Coléoptère dunicole *Pimelia bipunctata*, on constate un ajustement de l'activité à la température. Cet animal est actif en été, on le rencontre à partir d'avril-mai sur les versants ensoleillés des dunes et pendant les heures les plus chaudes de la journée; en juillet-août, les températures devenant beaucoup trop élevées pour cette espèce, son activité se réduit, les sorties s'observent tôt le matin et ne se prolongent pas après 10 h, elles reprennent un peu avant le coucher du soleil. L'activité la plus importante s'observe sur le versant le moins ensoleillé de la dune.

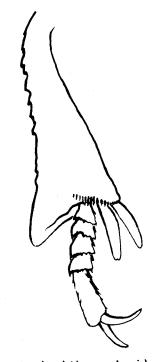
3) Ceux qui résistent aux conditions arides par économie de l'eau

Comme dans le cas précédent la plante et l'animal sont présents pendant la mauvaise saison ; ils survivent en épargnant l'eau dont ils disposent.

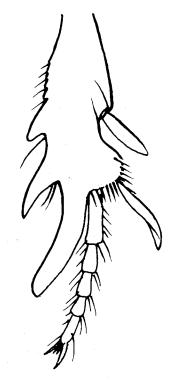
- Les végétaux possèdent, soit des feuilles petites, épineuses, épaisses et dures dont l'épiderme est recouvert d'une épaisse cuticule, soit des feuilles crassulescentes comme les Salicornes.
- Les animaux résistent à ces conditions climatiques en restant actifs. Citons le cas de certains Coléoptères tels que les Ténébrionidés dont les élytres soudés limitent l'évaporation : *Pimelia bipunctata, Tentyria mucronata*, etc... D'une manière générale, la faune coléoptérologique est surtout formée de Ténébrionidés sur la dune (sèche), les Carabidés, plus exigents visà-vis de l'eau, peuplent les dépressions et le pourtour humide des dunes. Les Ténébrionidés sont en quelque sorte «préadaptés» à la vie en milieu sec.

4) Ceux qui supportent ces conditions arides par entrée en vie ralentie

Comme dans les deux cas précédents, la plante et l'animal sont présents pendant la mauvaise saison mais ils échappent aux conditions défavorables en entrant dans un état de vie ralentie nécessitant moins de dépenses énergétiques, cette économie permet à l'organisme







b.) Sommet du tible droit de Scarites buperius (d'aprés JEANNEL)

Fig. 6 – ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES DES PATTES DE PILEMIA BIPUNCTATA (a) ET DE SCARITES BUPARIUS (b) A LA LOCOMOTION ET A L'ENFOUISSEMENT DANS LE SABLE

de supporter les conditions climatiques contraignantes de son habitat.

 Les plantes vivaces entrent en dormance* lorsque la sécheresse devient trop forte, dès que la teneur en eau du sol tombe au-dessous d'un certain seuil critique pour elles.

- Certains animaux réagissent directement aux mauvaises conditions de vie et entrent dans un état de léthargie qui disparaît avec le retour des bonnes conditions. Cet état de vie ralentie est appelée quiescence*. D'autres animaux semblent «prévoir» l'arrivée des mauvaises conditions biotiques et estivent* avant leur installation. Dans ce cas, on dit que les animaux sont en diapause. Un exemple est représenté par les vers de terre de la sansouire haute qui se pelotonnent, avant la mauvaise saison, dans des logettes de terre et dont la sortie ne s'effectuera qu'après les pluies de septembre-octobre alors que les pluies d'été n'ont pratiquement aucun effet sur leur léthargie. Ce phénomène s'observe aussi chez des Mollusques Gastéropodes tels que Euparypha pisana de la pelouse à Saladelle qui s'isole du milieu extérieur en sécrétant un épiphragme*, la croissance et l'activité sexuelle sont bloquées pour plusieurs mois. Les précipitations estivales n'interrompent pas l'estivation*, de cet animal, par contre, des sorties massives sont observées dès la deuxième moitié du mois de septembre, après les premières pluies automnales.

L'estivation soustrait donc l'organisme aux mauvaises conditions qui l'entoure, lui permettant d'y faire face.

B - ADAPTATIONS RELATIVES AU SABLE

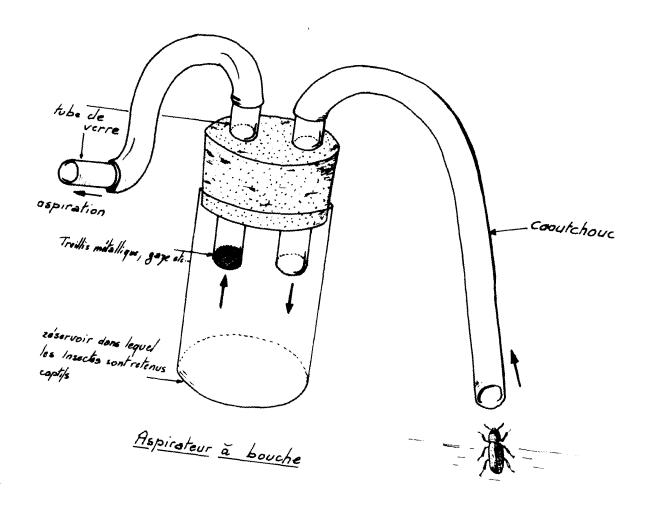
Locomotion sur le sable et enfouissement sont les deux types d'adaptation observés chez les animaux vivant dans la dune ; ces deux types d'adaptation se rencontrent en général chez la même espèce.

La lutte contre l'enfoncement est assurée par la présence sur les pattes d'éperons et d'épines prenant un grand développement. Ex. (Pimelia bipunctata qui est très agile sur les sables littoraux (Fig. 6a).

Les Coléoptères fouisseurs quelle que soit la famille à laquelle ils appartiennent, possèdent des fémurs courts et puissants, des tibias aplatis et dilatés en palettes dentées, cet élargissement s'observe sur les tibias antérieurs mais aussi sur toute la patte chez la larve de Pimelia par exemple ; les tarses ont tendance à s'atrophier.

Le développement des éperons augmente la surface de la pelle tibiale, elle-même bordée en dehors par des dents externes ; exemple : Scarites buparius (Fig. 6b).

Les Coléoptères fouisseurs rejettent le sable vers l'arrière en utilisant alternativement les trois pattes



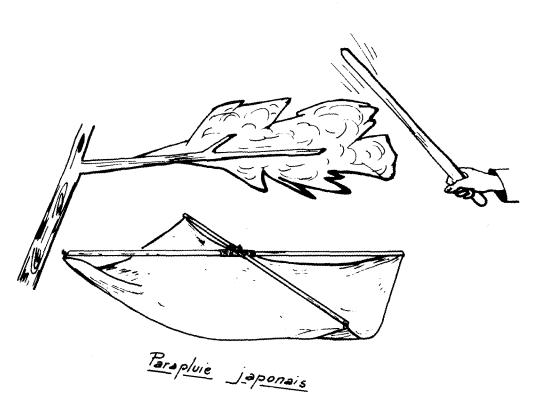


Fig. 7. – TECHNIQUE ET MATERIEL DE RECOLTE

d'un même côté, puis les trois pattes de l'autre côté. Ils semblent «nager» dans le sable.

CONCLUSIONS

Schématiquement, nous avons pu établir qu'il existe un gradient de salinité décroissant de la mer vers l'intérieur des terres (Amphise) et que les écosystèmes s'ordonnent le long de ce gradient (Fig. 5)

- Plage humide (soumise à l'action des embruns et des vagues),
- Souillère (souvent recouverte par la mer)
- Sansouire à Arthrocnemum glaucum (la plus salée car souvent inondée par la mer),
- Sansouire à Salicomia fruticosa (soumise à une inondation d'eau saumâtre),
- Pelouse à Saladelles (pratiquement jamais inondée).

Mais il s'agit bien là d'une schématisation car dans la réalité les écosystèmes sont sous l'influence de quatre facteurs écologiques prépondérants qui sont le sel, l'eau, le relief et les fortes températures estivales. Ainsi dès qu'une touffe d'Arthrocnemum est à l'origine d'un microrelief les conditions microclimatiques qui y règnent sont différentes des conditions qui existaient à l'origine. Avec l'éloignement de la mer et les apports d'eau douce et de limons, la dune s'affranchit de l'influence du sel, elle est par contre plus directement soumise aux influences xériques*. Inversement une légère dépression renferme une biocénose plus halophile que les biocénoses voisines.

A ces accidents qui jalonnent ce gradient dans l'espace, il faut ajouter l'extrême variabilité des trois facteurs principaux (eau, sel, relief), dans le temps. Le même milieu sera, selon la saison, un habitat qui présente des conditions écologiques contraignantes pour les espèces (l'évaporation estivale intense favorise l'apparition d'une croûte salée à la surface du sol des Sansouires basses par exemple, ce même milieu est inondé en hiver) ou un habitat qui offrira des conditions biotiques plus favorables (action des pluies d'automne).

Au modèle assez théorique qui a été proposé, il convient donc de superposer cet aspect de paysage en «mosaique» influencé par les trois facteurs, eau, sel, relief et par leur évolution constante dans l'espace et dans le temps.

Au niveau des biocénoses, il existe d'une manière générale, une augmentation de la diversité spécifique avec la diminution de l'intensité des facteurs écologiques contraignants (Fig. 5). Les habitats soumis aux interactions de l'eau et du sel (interactions très variables dans le temps): plage humide, souillère et sansouire basse, offrent aux biocénoses un climat «d'insécurité» qui se répercute sur elles par une diminution de la diversité au niveau spécifique. En effet, le maintien d'une

espèce (animale ou végétale) dans un tel habitat est conditionné par certains caractères adaptatifs particuliers.

Inversement, lorsque les conditions de milieu deviennent moins contraignantes : sansouire haute, dunes intérieures (Fig. 5), l'habitat est plus favorable à l'installation de biocénoses diversifiées, un plus grand nombre d'espèces est susceptible de l'occuper. Avec la diminution de l'intensité du facteur sel disparaissent les espèces halophiles, par contre, les espèces les moins exigentes de la garrigue commencent à coloniser cet habitat.

Toute l'originalité de la région prospectée réside en définitive dans son caractère en «mosaïque» qui se superpose au modèle général basé sur le binome seleau. Cette originalité peut bien entendu, être étendue à tout le littoral camarguais mais en lui apportant certaines modifications de détail.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient sincèrement tous ceux qui par leurs suggestions ont contribué à améliorer le contenu et la présentation de cette note, en particulier Mademoiselle CARDONA, professeur agrégée de Sciences Naturelles et Monsieur PREVOT, Docteur ès-Sciences.

ANNEXE

Technique et matériel de récolte

1) Matériel (1) d'observation : une loupe de terrain

2) Matériel et techniques de récolte :

- a) Pinces souples : elles permettent la capture des arthropodes à téguments fragiles.
- b) Tamis : dimensions des mailles : 1,5 mm ; utilisé pour trier la faune endogée.
- c) Aspirateur à bouche (Fig. 7). La confection de cet appareil est simple et peut être réalisée par les élèves. Matériel nécessaire : tube de caoutchouc, tube de verre, boîte ou pilulier plastique, bouchon de liège.

Cet appareil permet la capture des petites espèces.

d) Filet à papillon : utilisé pour capture des Insectes au vol : Papillons, Diptères, Hyménoptères, etc...

⁽¹⁾ Ce matériel est en vente dans certains magasins spécialisés; Ex: SCIENCES NAT. 45, rue des Alouettes, 75019 PARIS

- e) Filet fauchoir : Ressemble au filet à papillon mais le manche, la monture métallique et la poche sont plus résistants. Il est employé pour les Arthropodes de la strate herbacée.
- f) Parapluie japonais (Fig. 7): C'est un carré de tissu (blanc de préférence) d'environ 1 mètre de côté monté sur quatre batonnets réunis par un croisillon. Utilisé pour l'étude des Arthropodes de la strate arbustive et arborescente. Placé sous la branche, il permet par battage du feuillage de recueillir les espèces vivant sur les branches et les feuilles. Elles sont récupérées à l'aide d'une pince ou de l'aspirateur à bouche.

3) Conservation de la faune

- Les Insectes à téguments durs sont tués dans un flacon contenant de la sciure humectée par quelques gouttes d'éther acétique.
- Les Arthropodes à téguments mous (Araignées, larves d'Insectes, etc...) sont placés directement dans l'alcool à 70%.

GLOSSAIRE

Abiotique: «Il est classique de distinguer en écologie des facteurs abiotiques et des facteurs biotiques, les premiers comprenant les facteurs climatiques, les caractéristiques du sol, la composition chimique de l'eau; les seconds comprenant entre autres les facteurs de prédation, de compétition, de parasitisme»

Biocénose: Ensemble des êtres vivants (microorganismes, plantes, animaux) qui peuplent un même biotope

Biotope: Milieu physico-chimique dans lequel vivent les organismes

Coprophage : qui se nourrit d'excréments.

Coprophile : qui vit dans les excréments aux dépens des coprophages.

Diapause: Arrêt du développement qui se manifeste à un stade bien précis selon les espèces, sans relation évidente ou immédiate avec les facteurs du milieu.

Dormance: L'état de dormance ou de quiescence, déclanché directement et immédiatement par les conditions défavorables, peut se manifester sous la forme de l'estivation ou de l'hibernation

Ecosystème: Ensemble du milieu physico-chimique et des êtres vivants qui le peuplent

Edaphique: Qualificatif désignant les facteurs écologiques propres aux sols ou les organismes inféodés à de tels milieux *Epiphragme* : Membrane de mucus desséché plus ou moins chargé de calcaire.

Espèces fondamentales: Espèces qui caractérisent qualitativement (fréquence supérieure à 25 %) et quantitativement (abondance supérieure à 2 % ou densité supérieure à 10 %) une communauté.

Fentes de retrait : Fentes s'ouvrant dans le substrat meuble d'une dépression après assèchement complet

Habitat : Milieu inerte et biologique qui constitue l'environnement d'une espèce considérée

Halophile: Oraganismes qui peuvent supporter des concentrations en sel plus ou moins importantes.

Monophage: Qui mange une seule chose.

Laisses : Dépôt d'origine organique constitué le plus souvent d'algues et de Fluviinées marines.

Phytophage: Qui se nourrit de matières végétales.

Population: Ensemble des individus de la même espèce vivant sur un territoire défini.

Psammochrome: Couleur de sable.

Psammophile: Qualifie un organisme qui vit sur ou dans le sable.

Quiescence: (Voir Dormance).

Sansouire: Terrain alluvial horizontal se couvrant d'efflorescences salines blanches par grosses chaleurs.

Saprophage: Qui mange des matières putréfiées.

Souillère: Etendue de limons salés, dépourvue de végétation, inondée en hiver.

Xérophile: Espèces qui vivent dans les milieux secs.

Zoocénose: Ensemble des animaux d'un milieu.

BIBLIOGRAPHIE

Aguesse P. et Bigot L. (1975). – Les Invertébrés de la Camargue. Le Courrier de la Nature 35 : 37-42.

Alquier C. (1974). – Le peuplement de la frange capillaire des mares temporaires en moyenne Camargue. Thèse 3ème Cycle Fac. des Sciences Marseille.

Atlas d'entomologie — Coléoptères de France I et II
Orthoptères de France
Hémiptères de France I et II
Ed. Boubée et Cie Paris.

Bigot L. (1971). – Ecologie des milieux terrestres salés. Bull. Soc. Ecol. II, 2-3:99-121.

Bigot L. (1974). -1/ Flore et faune des habitats naturels de la Camargue. *Rev. Hortic.* 3:5-22.

- **Bigot L.** (1974). -2/ Flore et faune des habitats naturels de la Camargue. *Rev. Hortic.* 4 : 25-28.
- Blondel J. (1975). Les Ecosystèmes de Camargue. Le Courrier de la Nature 35: 43-56.
- Borel L. Devaux J.P. (1969). Etude écologique de quelques peuplements psammophiles en Provence. *Ann. Fac. Sc. Marseille* XLII: 35-49.
- Brun G. (1970). Etude morphologique de la larve de *Pimelia bipunctata* Fabricius. *Bull. Soc. Ent. Fr.* 75: 167-171.
- Brun G. (1970). Cycle biologique de *Pimelia bi*punctata (Col. Ténébrionidae) dans les dunes du littoral Provençal et Languedocien. *Ann. Soc.* Ent. Fr. 6, 3:655-671.
- Brun G. (1975). Recherche sur l'écologie de *Pimelia bipunctata* (Col. Ténébrionidae) des dunes du littoral de Camargue. *Bull. Ecol.* 6, 2:99-116.
- Callan Mc. (1964). Ecology of sand dunes with special reference to the insect communities. *Ecol. Stud. South Africa* 14:174-185.
- Caussanel C. (1970). Principales exigences écophysiologiques du forficule des sables *Labidura riparia* (Derm. Labiduridae)*Ann. Soc. Ent. Fr.* **6,** 3:589-612.
- Caussanel C. (1970). Contribution à l'étude du peuplement d'une plage et d'une dune Landaise. Vie et milieu 21, 1 C: 59-104.
- Chinery M. (1973). Les Insectes d'Europe. Ed. Elsevier sequoia Paris-Bruxelle

- Corre J.J. (1975). Flore et végétation de la réserve de Camargue. Le Courrier de la Nature 35 : 18-27.
- Coulet E. (1975). Les Vertébrés de la réserve de Camargue. Le Courrier de la Nature 35: 28-36.
- **Devaux J.P.** (1965). Etudes phytosociologiques et écologiques dans le complexe dunaire de Beauduc (Camargue). *Thèse de 3ème Cycle Fac de Marseille*.
- **Duvigneaud P.** (1974). La synthèse écologique. Doin ed. p. 204-205.
- Harant H. et Jarry D. (1967-1974). Guide du Naturaliste dans le midi de la France. I. La mer, le littoral. Ed. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel.
- Heurteaux P. (1966). Recherches sur les rapports des eaux souterraines avec les eaux de surface (étangs, marais, rizières), les sols halomorphes et la végétation. Thèse Fac. Sci. Montpellier: 1-266.
- **Heurteaux P.** (1975). Histoire géologique de la Camargue. Le Courrier de la Nature 35: 5-17.
- Sacchi C.F. (1974). Points de vue d'un écologiste sur la physiologie de l'estivation chez l'Helicide dunicole Euparypha pisana (Müller). Natura Ital. 65, 3-4:117-133
- Tourenq J.N. (1975). Recherches écologiques sur les Chironomides (Diptera) de la Camargue. *Thèse Fac. Sc. Toulouse* 1424.

Recherches sur les peuplements de Coléoptères d'eau courante en Corse.

J. GIUDICELLI * J. TALIN *

RESUME

La distribution des Coléoptères d'eau courante a été étudiée dans un réseau hydrographique de la Corse centrale. 37 stations ont été prospectées entre 15 et 2000 mètres d'altitude ; elles sont représentatives des biotopes lotiques de la région.

Le peuplement comprend 62 espèces de Coléoptères ; cette faune a un caractère autochtone et méridional très accusé. Le nombre des espèces augmente vers l'aval.

L'analyse biocénotique fait apparaître 4 communautés qui correspondent à des zones écologiques. On a mis en évidence les espèces indicatrices de ces zones.

La répartition des espèces en fonction de la nature du substrat a été aussi examinée.

ABSTRACT

The distribution of running water Coleptera has been studied in a hydrographic bassin of central Corsica. Samples have been taken in 37 stations situated between 15 and 2000 meters s.s.l.; these stations are representative of springs, streams and rivers of the region.

The population includes 62 species of Coleoptera; endemic and southern area species are the main biogeographical groups of this fauna.

The number of species increases downstream.

A biocoenotic study shows 4 communities which are in correspondance with river zones. A list of significant species of these zones is given.

The fauna of aquatic Coleoptera has been related to different types of substratum.

I. - INTRODUCTION

A l'heure actuelle, la faune entomologique de la Corse est encore mal connue et, dans beaucoup de groupes systématiques, subsistent d'importantes lacunes. Notre connaissance du peuplement entomologique corse est constituée par une somme de travaux dispersés et fragmentaires, réalisés par divers naturalistes à l'occasion de brefs séjours dans l'île. Cependant, l'inventaire des Coléoptères peut être considéré comme à peu près complet. Cette situation particulière s'explique par le fait que les Coléoptères sont, parmi les insectes, les plus recherchés en raison de leur attrait ornemental et de leur bonne conservation.

Dans la deuxième moitié du siècle dernier, plusieurs coléoptéristes ont fait des chasses en Corse et des espèces rares et endémiques ont été découvertes et décrites. Les premières prospections remontent à 1857, lors d'une visite de l'île que fit LAREYNIE; le matériel récolté à cette occasion fut déterminé par FAIRMAIRE en 1859. Les récoltes les plus abondantes ont été ensuite réalisées par RAYMOND, LA REVELIERE, DAMRY, VODOZ.

LA REVELIERE, qui séjourna plusieurs années à Porto Vecchio, envoya aux collections d'Europe de nombreuses espèces de Corse. VODOZ (1900, 1901) fait état, dans ses listes de Coléoptères, d'une trentaine d'espèces aquatiques. En 1871, DIECK, à la suite d'excursions entomologiques dans le sud de l'île, cite une quinzaine de Coléoptères aquatiques. Dans une publication de CHAMPION (1894), qui a surtout collecté dans le centre et le nord de la Corse, on relève la mention de quelques Hydrocanthares.

Enfin, dès 1914, SAINTE-CLAIRE DEVILLE, ayant eu à sa disposition un important matériel corse provenant de diverses collections, publie son «Catalogue critique des Coloéoptères de Corse». On y trouve énumérées 2662 espèces, dont 170 espèces d'eau douce. Ce catalogue était déjà très complet puisque fort peu de nouveautés faunistiques ont été découvertes par la suite. Depuis la parution de cet important ouvrage de référence, on ne peut guère relever que trois publications faisant état de Coléoptères aquatiques :

- une de BERTRAND (1954), relative au matériel récolté par ANGELIER (1950) (26 espèces mentionnées);
 - une de BIGOT en 1958 (15 espèces mentionnées);
- une de SCHAEFER en 1964, à propos de 10 excursions entomologiques en Corse (83 espèces mentionnées, dont 15 ne figurant pas dans le catalogue de SAINTE CLAIRE DEVILLE).

^(*) Laboratoire de Biologie Animale (Ecologie) - Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme - 13397 Marseille Cedex 4.

Le travail que nous présentons ici constitue une synthèse d'observations et de récoltes réalisées pendant une dizaine d'années. Nous nous proposons essentiellement d'étudier la distribution des Coléoptères aquatiques dans un vaste réseau hydrographique incluant des habitats extrêmement variés depuis la source située à 1960 mètres d'altitude jusqu'à l'embouchure. Nous intègrerons à cette étude les résultats de récoltes isolées effectuées dans d'autres réseaux de Corse.

Les études sur l'écologie des Coléoptères d'eau courante sont fort rares. La plupart des auteurs, dans leurs faunes ou catalogues, se bornent à fournir, pour chaque espèce, quelques indications très succintes sur leur aire de distribution et leur répartition écologique. GUIGNOT (1931), dans son important ouvrage sur les Hydrocanthares de France, a consacré un court chapitre à l'écologie où il distingue quelques associations: associations des mares herbeuses, des mares à fond de vase, des marécages à fond de mousse et d'humus tourbeux, associations des eaux courantes, subalpines, alpines.

Les préoccupations écologiques dominent dans le travail de RUESCHKAMP (1925) sur les Coléoptères aquatiques des massifs rhénans : la répartition verticale et horizontale des espèces est mise en évidence.

BERTRAND remarquait cependant en 1946 : «la répartition des Coléoptères aquatiques d'eau douce ne paraît pas avoir été l'objet d'études approfondies». On doit à cet auteur une publication (1946) fort intéressante sur la distribution écologique des Coléoptères aquatiques orophiles. L'étude écologique la plus complète a été réalisée en France par BERTHELEMY (1966) qui cependant n'a considéré que deux familles de Coléoptères d'eau courante, les Elminthidae et les Hydraenidae.

Notre travail porte sur l'ensemble des Coléoptères aquatiques, *Hydradephaga* (Hydrocanthares), *Hydrae-nidae*, *Hydrophilidae*, *Dryopidae*, *Elminthidae*, *Elodidae*, *Psephenidae* (Eubria).

II. - METHODES DE PRELEVEMENT

Nous nous sommes efforcés, chaque fois que cela était possible, de réaliser des prélèvements standardisés, de façon à évaluer des densités au m2, les captures étant faites à l'aide de filets Surber ou de dragues à main. Ces méthodes d'échantillonnage ne peuvent s'appliquer que lorsque le peuplement en Coléoptères est assez abondant : soit dans les cours d'eau de basse altitude (en-dessous de 500 m d'altitude), soit dans la plupart des sources. Par contre, dans les ruisseaux d'altitude à cours rapide, les habitats favorables aux Coléoptères sont rares et occupent un espace restreint. Dans ces types d'eaux, les individus, après avoir été mis en évidence en déplaçant les pierres du fond, ont été

capturés à vue, à l'aide d'un petit filet à main. Ici, un effort de chasse de une heure fournit rarement plus de 10 individus, tandis que dans les stations du potamon il est habituel de récolter une cinquantaine d'individus, et plus, en une demi-heure de chasse.

III. – PRESENTATION DU MILIEU ET DES STATIONS

Les stations prospectées se répartissent dans deux secteurs géographiques :

- dans la basse vallée du fleuve Tavignano et dans la vallée de la Restonica, important affluent du précédent :
- dans la basse vallée du Fango, le Fium Orbo près de l'embouchure.

Dans le premier secteur, les prospections ont été nombreuses et répétées sur plusieurs années. Pour le second secteur, on ne dispose que d'une seule série de relevés effectués en septembre 1972.

Les recherches les plus complètes intéressent donc le réseau Tavignano-Restonica qui représente un bassin long de 70 km s'étendant depuis la plaine littorale jusqu'à près de 2 000 m d'altitude. Ce réseau, en raison de sa vaste amplitude altitudinale, est formé de cours d'eau d'importance variable. Il renferme une grande variété de biotopes aquatiques ; leur étude peut donc donner une idée suffisamment complète des peuplements lotiques de la Corse.

Les stations de prospection se répartissent en trois groupes :

- 1. Un ensemble de 17 stations se succédant sur trois portions du réseau, le long d'un même axe longitudinal qui constitue le «cours d'eau axial», compris entre 1960 m et 15 m d'altitude. Les stations qui s'y étagent constituent un transect altitudinal permettant de suivre la répartition verticale et le remplacement des espèces de la source à l'embouchure. Les trois portions du réseau du cours axial sont les suivantes :
- le ruisseau qui réunit les lacs de Capitello et de Melo, entre 1 960 et 1 720 m d'altitude;
- la rivière Restonica, depuis son origine au lac de Melo, dont elle est l'émissaire, jusqu'à la ville de Corté, à sa confluence avec le Tavignano (393 m d'altitude);
- le cours inférieur du fleuve Tavignano, en aval de Corté jusqu'à proximité de l'embouchure.
- 2. Une deuxième catégorie de stations se rapporte aux divers affluents du cours d'eau axial. Ces stations, au nombre de 14, s'étagent de 150 m à 1540 m d'altitude.
- 3. La troisième série de stations est constituée par 10 sources situées entre 400 et 1720 m d'altitude et débouchant, soit dans le cours d'eau axial, soit dans les affluents.

L'emplacement des différentes stations est mis en évidence dans la carte (fig. 1).

A - CARACTERISTIQUES ABIOTIQUES DES STATIONS

1) Caractères physico-chimiques des eaux

Les terrains traversés sont très peu solubles de sorte que les eaux, pauvres en électrolytes, restent toujours limpides. En amont de Corté, les eaux, qui coulent sur des roches éruptives, sont les moins minéralisées; en aval, les eaux du Tavignano coulent sur des roches métamorphiques plus solubles et leur teneur en sels augmente.

La résistivité, qui est fonction de la teneur globale en sels dissous, est toujours faible : dans la Restonica, elle varie de 18 à 25 micromhos à l'étiage d'été et atteint 50 micromhos dans le Tavignano.

La dureté totale ne dépasse pas 10 ppm dans la Restonica; elle varie entre 13 et 20 ppm dans le cours inférieur du Tavignano. La teneur en substances dissoutes des affluents et des sources est peu différente de celle des eaux du cours axial. Cependant, deux affluents du bas Tavignano contiennent les eaux les plus minéralisées du réseau, en raison des affleurements calcaires qu'ils traversent.

Dans la vallée de la Restonica, les eaux ont un pH légèrement acide, de 6,3 à 6,8, car la teneur en calcium est très faible. Notons la présence d'eaux exceptionnellement acides (pH de 5,5 à 5,7) dans les sources des pozzines (tourbières sèches). Pour le bas Tavignano, les valeurs du pH varient entre 7,2 et 7,5.

2) La température des eaux

Dans la plupart des stations du cours principal et des affluents, les eaux ont une amplitude thermique journalière de l'ordre de 2 à 4°C. Ces variations sont moindres dans certaines stations où la présence d'un couvert forestier limite le réchauffement diurne (stations 4, 5, 6 du cours axial, affluents des stations 17 et 21).

L'amplitude thermique annuelle dépasse 20° dans le cours inférieur du Tavignano où les maxima d'été atteignent 25 et 26° et les minima d'hiver 4 et 5°. Dans le Restonica les maxima journaliers oscillent entre 15 et 20° en été, entre 3 et 5° en hiver.

On observe, en outre, pour le cours d'eau axial, des variations thermiques altitudinales. En été, la différence de température entre les 2 stations extrêmes est de l'ordre de 13 à 15° C. Cet écart est beaucoup plus réduit en février (4 à 6°).

B – CARACTERISTIQUES DES SOURCES

Le long du cours axial, entre 1720m et 400 m d'al-

titude, dix sources ont été prospectées. Les trois principaux types de sources sont représentés : limnocrène, rhéocrène et hélocrène.

Les sources rhéocrènes sont situées au flanc de la vallée ; l'eau sort par un orifice étroit et il se forme une rigole émissaire à courant rapide en raison de la pente. Le substrat est constitué de pierres anguleuses, parfois de mousses.

Les sources limnocrènes sont situées sur le fond de la vallée ; l'eau forme un bassin à l'émergence et s'écroule par un émissaire à courant lent. Le substrat est formé de sable grossier, de graviers avec de nombreux débris végétaux.

Les sources hélocrènes correspondent à un complexe hydrographique situé dans les pozzines du lac de Melo. Elles sont alimentées par le suintement des tourbières et l'eau coule sur un substrat vaso-sableux et entre des cailloux irréguliers.

Le débit est inégal, souvent faible, mais il varie peu pendant l'année, sauf aux altitudes inférieures où certaines sources sont réduites à un filet d'eau pendant l'été.

C - CARACTERISTIQUES DES AFFLUENTS

Quatorze affluents du cours d'eau axial ont été prospectés. Ils sont tous de taille modeste : 1 à 5,8 km.

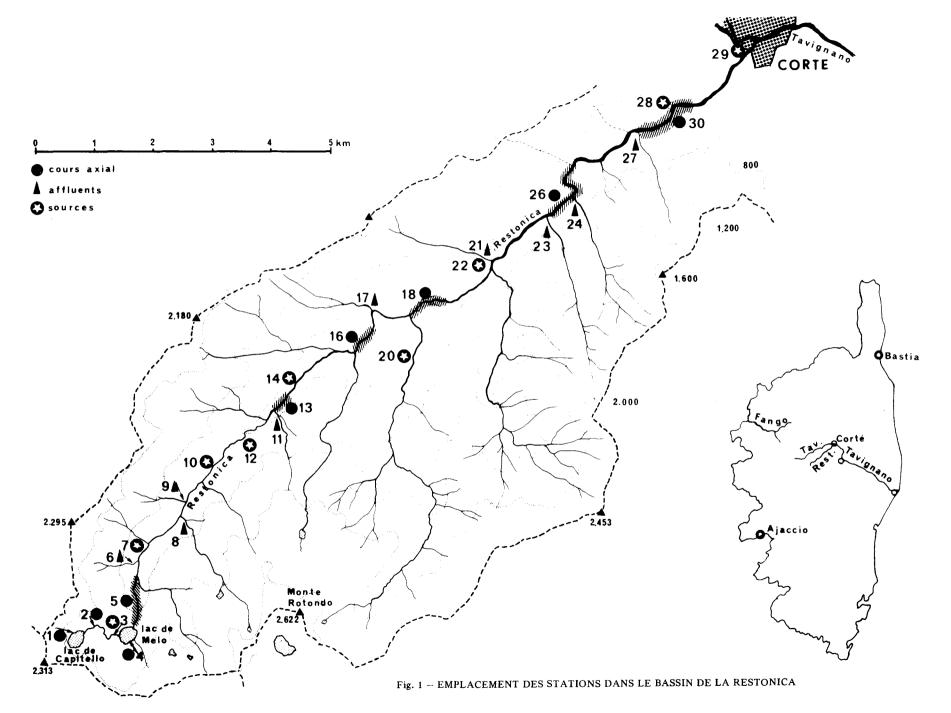
1) Affluents de la Restonica

Ils sont issus de petits lacs ou de sources et dévalent toujours avec une pente très forte : 26 à 57 %. Leurs cours sont formés de cascades et de cuvettes dans des vallées suspendues, avec une rupture de pente au niveau de la confluence. Le courant est toujours rapide.

Leur température est très souvent différente de celle du cours d'eau axial : les ruisseaux de la rive droite sont plus froids ; ceux de la rive gauche sont plus chauds car le versant est plus ensoleillé. Dans la partie supérieure de la Restonica, tous les affluents naissent vers 2 000 m et ont des tracés comparables. Dans le cours inférieur, la température des affluents dépend du couvert forestier : sur la rive gauche, ce sont des ruisseaux de forêt (15° maximum), sur la rive droite, peu ombragée, l'influence de la température de l'air se fait sentir (t >20°). La teneur en substances dissoutes est toujours faible.

2) Affluents du Tavignano

Ils sont semi permanents et généralement à sec de juillet à octobre. Ils prennent naissance dans des affleurements calcaires et leurs eaux sont plus minéralisées : la dureté totale atteint 30 ppm et la résistivité dépasse 200 micromhos. La pente est très faible (5 %), le courant peu rapide.



D – DESCRIPTION DES STATIONS

Nous donnons trois valeurs pour la température de l'eau :

- m : moyenne des maxima journaliers de mars, avril,
- M : moyenne des maxima journaliers de juillet, août, septembre.
- Ma : maximum absolu d'été.

Nous apportons aussi des informations sur le substrat et la végétation riveraine.

- 1. bords du lac de Capitello : alt. 1960 m M : 13,5° gros cailloux anguleux, couverts par endroits d'une mince couche de vase fine.
- 2. ruisseau de Capitello : alt. 1850 m M : 13,5° cailloux de diverses tailles rares Bryophytes aulnaie (Alnus viridis suaveolens) sur les bords.
- 3. Sources près du lac de Melo: alt. 1720 m complexe de petites sources hélocrènes et rhéocrènes m: 4,3°; M: 7°; Ma: 10,8° petits cailloux et graviers les ruisselets des sources coulent au milieu des pozzines occupant le fond du cirque glaciaire.
- 4. bords du lac de Melo: alt. 1720 m M: 14°; Ma: 16° gros cailloux anguleux couverts par endroits d'une mince couche de vase.
- 5. la Restonica: alt. 1 600 m m: 3,4°; M: 13,7°; Ma: 17° cailloux et galets rares Bryophytes aulnaie.
- 6. affluent de la rive gauche de la Restonica : alt. 1 600 m m : 5,3°; M : 15,6°; Ma : 17,3° cailloux de forme irrégulière et galets aulnaie.
- 7. source sur la rive gauche de la Restonica : alt. 1500 m source rhéocrène température à l'émergence : entre 6,3° et 9° température dans l'émissaire : entre 9° et 17° petits cailloux et galets de formes irrégulières (moraine glaciaire) bosquets d'aulnes sur les rives.
- 8. ruisseau de Cavacciole : alt. 1 350 m affluent de la rive droite de la Restonica, embouchure au niveau des bergeries de Grotelle m : 4°; M : 13°; Ma : 15,2° cailloux, galets, bosquets d'aulnes.
- 9. affluent de la rive gauche de la Restonica : alt. 1320 débouche un peu en aval des bergeries de Grotelle m : 4,6°; M : 16°; Ma : 18,6° cailloux et galets de formes irrégulières.
- 10. source sur la rive gauche de la Restonica: alt. 1240 m source limnocrène m: 6,3°; M: 6,9° sables grossiers, quelques cailloux, débris végétaux, mousses (Fontinalis antipyretica) dans l'émissaire.
- 11. affluent de la rive droite de la Restonica : alt. 1 160 m m : 7,5°; M : 15,4°; Ma : 17,4° gros cailloux anguleux bosquets d'aulnes.
- 12. source sur la rive droite de la Restonica : alt. 1 200 m complexe rhéocrène et limnocrène m : 5,7°;

- M: 7,4° cailloux, galets, graviers, sables, débris végétaux pelouse et bosquets d'aulnes.
- 13. la Restonica : alt. 1150-1250 m m : $5,1^{\circ}$; M : $13,6^{\circ}$; Ma : 16° cailloux, galets, graviers bosquets d'aulnes et pins laricio.
- 14. source sur la rive droite de la Restonica : alt. 1 100 m source rhéocrène, au lieu dit «Cadamazzu» températures extrêmes : 6,1, 7,2° cailloux, graviers, mousses (Marsupella aquatica), débris végétaux provenant des pins laricio.
- 15. nuisseau de Timozzo: alt. 1 540 m affluent de la rive droite de la Restonica, au niveau des bergeries de Timozzo (aucun Coléoptère récolté).
- 16. la Restonica : alt. 960-1 000 m, au niveau du pont de Tragone $m:6,2^{\circ}$; $M:13,9^{\circ}$; Ma: 16,3° gros cailloux, cascades forêt dense de pins laricio.
- 17. ruisseau de Frasseta: alt. 890 m affluent de la rive gauche de la Restonica m: 5,8°; M: 15° cailloux, cascades importante végétation: pins, chataigniers, fougères.
- 18. la Restonica: alt. 800 m m: 7°; M: 14,4°; Ma: 17,8° gros cailloux forêt de pins mésogéens.
- 19. ruisseau de Bravinu : alt. 700 m affluent de la rive droite de la Restonica (aucun Coléoptère récolté).
- 20. sóurce de Riviseccu: alt. 760 m source rhéocrène débouche dans le ruisseau de Riviseccu, affluent de la rive droite de la Restonica températures extrêmes: 7,8°, 9° forêt de pins mésogéens cailloux et débris végétaux.
- 21. ruisseau de Sorbello: alt. 700 m affluent de la rive gauche de la Restonica m: 7,2°; M: 13° important couvert forestier (pins, chataigniers) gros cailloux, débris végétaux.
- 22. source : alt. 760 m débouche dans le ruisseau de Sorbello m : 8,2° ; M : 13° faible débit cailloux.
- 23. ruisseau de Figarella: alt. 630 m affluent de la rive droite de la Restonica m: 9,8°; M: 18,7° cailloux et galets ronds chataigniers et maquis haut.
- 24. ruisseau de Nucario : alt. 600 m affluent de la rive droite de la Restonica caractéristiques identiques à celles de la station précédente.
- 25. source sur la rive gauche de la Restonica : alt. 600 m faible débit, en partie à sec en été (pas de Coléoptère récolté).
- $26.\,la~Restonica$: alt. 600~m m : $7,4^{o}$; M : $15,7^{o}$; Ma : 19^{o} zone encaissée, peu de portions calmes forêt de pins.
- 27. petit affluent de la rive droite de la Restonica : alt. 480 m m : 10° ; M : 19° faible débit en été maquis dense.
- 28. source sur la rive gauche de la Restonica : alt. 450 m source rhéocrène au bord de la route D 623 -

températures extrêmes : 10,4°, 14,2° - petits cailloux, galets, graviers.

- 29. source de Baliri: alt. 400 m source limnocrène débouchant dans le Tavignano à Corté températures extrêmes: 12,7°, 13,1° émissaire long de 40 m, courant rapide cailloux et galets, mousses (Chiloscyphus polyanthus).
- 30. la Restonica: alt. 450 m · m: 8,3°; M: 16,7°; Ma: 20,2° · cailloux, galets, graviers, sables grossiers pins, aulnes, maquis.
- 31. le Tavignano: alt. 320 m en aval de Corté, près du pont sur la D 14 m: 10,8°; M: 23,1°; Ma: 25,2° cailloux de tailles diverses, galets, graviers, sables et dépôts de vase ripisylve d'aulnes et maquis.
- 32. ruisseau de Campettine : alt. 320 m petit affluent de la rive gauche du Tavignano ruisseau temporaire températures moyennes : 6,5° de décembre à février, 12,4° en avril et mai cailloux, galets, graviers, roche nue traverse des terrains calcaires.
- 33. le Tavignano: alt. 150 m au pont d'Altiani sur la route N 200 m: 11,5°; M: 24,9°; Ma: 26,1°- alternance de biefs d'eau calme et de rapides dalles de schistes, cailloux et galets de roches cristallines, bancs de sables, dépôts de vase maquis arboré.
- 34. petit affluent de la rive gauche du Tavignano : alt. 290 m ruisseau temporaire températures moyennes : 9,2° en décembre, 7° en février, 11,5° en avril et mai cailloux et galets ronds traverse des terrains calcaires.
- 35. petit affluent de la rive gauche du Tavignano : alt. 150 m juste en aval du pont d'Altiani ruisseau temporaire 14º en avril.
 - 36. le Tavignano: alt. 100 m.
 - 37. le Tavignano: alt. 15 m près de l'embouchure.

IV. – REPERTOIRE ANALYTIQUE DES COLEOPTERES AQUATIQUES INVENTORIES DANS LE RESEAU HYDROGRAPHIQUE RESTONICA – TAVIGNANO

Nous avons reçu une aide très précieuse pour la détermination des espèces de la part de Monsieur J. THEROND (Coléoptères Hydrocanthares et *Hydrophilidae*) et de Monsieur le Professeur C. BERTHELEMY (Coléoptères *Elminthidae* et *Hydraenidae*). Nous sommes heureux de leur adresser nos vifs remerciements.

Pour chaque espèce diverses indications sont fournies dans 5 rubriques :

- 1. : citations antérieures pour la Corse ;
- 2. : localités où l'espèce a été signalée en Corse -

limites altitudinales de répartition dans le réseau étudié (le groupe «Corté-altitude» est en italiques);

- 3. : répartition géographique ;
- 4. : nombre de stations où l'espèce a été trouvée ;
- 5. : remarques systématiques pour certaines espèces.

Haliplidae

- 1 Haliplus lineaticollis (Marsham, 1802)
- 1. S.C.D. 1914; BERTRAND 1954; BIGOT L. 1958; ANGELIER 1959.
- 2. Le Porto (embouchure), Erbalunga, le Bevinco (alt. 280 m), le Golo (160 m), rivière Casaluna (alt. 300 m), le Fium Orbo (alt. 130 m), l'Ostriconi (embouchure); Corté (200-800 m).
- 3. Toute l'Europe (sauf la Scandinavie), Asie Mineure; Afrique du Nord, Ethiopie.
 - 4. 7 st.

Dytiscidae

- 2 Agabus aubei Perris, 1869
 - 1. PERRIS 1869; S.C.D. 1914.
- 2. «région des hautes montagnes» (S.C.D.), Monte Asinao, *Corté (760-1320)*.
 - 3. Corse, Ile d'Elbe.
 - 4. 2 st.
- 5. Cette espèce est le type du genre *Metronectes* Sharp que GUIGNOT (1947) sépare aussi du genre *Agabus*.
- 3 Agabus biguttatus (Olivier, 1795)
 - 1. S.C.D. 1914.
 - 2. Ajaccio, Aleria, Bastia; Corté (280 m).
- 3. Toute la France, Europe méridionale, Asie occidentale, nord de l'Afrique.
 - 4. 1 st.
- 4 Agabus binotatus (Aubé, 1836)
- 1. FAIRMAIRE 1859; DIECK 1871; CHAMPION 1894; VODOZ 1900; VARENDORF 1903, 1926; S.C.D. 1914.
- 2. Ajaccio, Bocognano, Vizzavona, Porto-Vecchio, Monte Asinao, Bastia, Corté (300 1650 m).
- 3. Sardaigne, île d'Elbe, île de Giglio, Toscane et Piémont, Baléares.
 - 4. 12 st.
- 5 Agabus bipustulatus (Linné, 1767)
- 1. CHAMPION 1894 ; VODOZ 1900 ; S.C.D. 1914 ; SCHAEFER 1964.
- 2. Répandu partout en Corse, depuis les régions basses jusqu'aux lacs alpins à 2000 m d'altitude; Corté (280 m 1720 m 1960 m).
- 3. Toute l'Europe ; Asie occidentale, nord de l'Afrique.

- 4.5 st.
- 5. D'après SCHAEFER 1964, la forme typique se trouve dans les régions basses et remonte en altitude jusqu'à 1000 m et plus haut. Dans la zone alpine habite une forme de passage entre A. bipustulatus et A. solieri; elle a été trouvée aux lacs de Melo, de Capitello, de Monte Renoso, aux étangs de Rinoso (2000 m).

SCHAEFER a donné à cette forme alticole de Corse le nom de A. bipustulatus intermedius. 3 st.

- 6 Agabus brunneus (Fabricius 1798)
 - 1. S.C.D. 1914; BIGOT, L. 1958.
- 2. Ajaccio, Porto-Vecchio, Bastia; Corté (300-600 m).
- 3. Midi de la France, Péninsule Ibérique, Europe occidentale, îles Tyrrhéniennes, Afrique du Nord. 4.3 st.
- 7 Agabus cephalotes (Reiche, 1861)
 - 1. REICHE 1861, S.C.D. 1914.
- 2. Monte Renoso, Monte Asinao ; Corté (760 1540 m).
 - 3. Endémique corse.
 - 4.9 st.
- 8 Agabus conspersus gougeletii (Reiche, 1863).
- 1. REICHE 1863, (Agabus gougeletii); DIECK 1871; S.C.D. 1914.
 - 2. Porto-Vecchio, Bonifacio; Corté (300 m).
 - 3. Sous-espèce propre à la Corse.
 - 4. 2 st.
- 9 Agabus didymus (Olivier, 1795).
- 1. S.C.D. 1914; VARENDORF (1926); SCHAE-FER 1964.
- 2. Ajaccio, Piana, Ponteleccia, Biguglia, Pont du Travo, Porte-Vecchio, Bonifacio; Corté (300-1320 m).
- 3. Europe occidentale, nord de l'Afrique, Asie Mineure.
 - 4.2 st.
- 10 Bidessus minutissimus (Germar, 1824)
- 1. S.C.D. (1914); BERTRAND 1954; ANGELIER 1959.
 - 2. Ajaccio, Erbalunga; Corté (15 350 m).
- 3. Europe moyenne et méridionale ; Iles Britanniques ; Afrique du Nord ; Asie Mineure.
 - 4.4 st.
- 5. SCHAEFER (1964) signale cet Hydrocantare sous sa forme *circumflexus* Breit.
- 11 Bidessus saucius bigoti (Guignot 1957)
- 1. GUIGNOT 1957, BIGOT L. 1958, SCHAEFER 1964.
 - 2. Ajaccio, Mezzana, Casaperta; Corté (15 450 m).
 - 3. Sous-espèce endémique corse.
 - 4. 6 st.

- 12 Deronectes moestus (Fairmaire, 1858)
- 1. DIECK 1871; VODOZ 1900; S.C.D. (1914); BERTRAND 1954; BIGOT L. 1958.
- 2. Ajaccio, Vizzavona, Morosaglia, Folelli, Porto-Vecchio, Bastia, le Bevinco (alt. 280 m), rivière Casaluna (alt. 300 m); *Corté* (15-1000m).
- 3. Espèce méditerranéenne. Corse, Sardaigne, Sud de la France, Péninsule Ibérique, Italie, Sicile, Yougos-lavie, Grèce, Corfou, Afrique du Nord.
 - 4.9 st.
- 13 Deronectes lareyniei (Fairmaire, 1858)
- 1. FAIRMAIRE 1858; VODOZ 1900; S.C.D. 1914; BERTRAND 1954; SCHAEFER 1964.
- 2. Monte d'Oro, Vizzavona, Bocognano, Zicavo, Evisa, Albertacce, Bastia; Corté 700 1 720 m).
 - 3. Endémique Corse.
 - 4.6 st.
- 14 Graptodytes sexguttatus (Aubé, 1836)
- 1. VODOZ 1900 (Hydroporus sexguttatus), S.C.D. 1914 (id.); BIGOT, L. 1958.
- 2. Vizzavona, Morosaglia, Brando (près de Bastia); Corté (150 1950 m).
 - 3. Corse, Sardaigne, île d'Elbe, Italie centrale.
 - 4.13 st.
- 5. Espèce peu connue et considérée comme assez rare.
- 15 Graptodytes varius pauper (Schneider, 1902)
- 1. SCHNEIDER 1902 (Hydroporus varius pauper); S.C.D. 1914 (id.); SCHAEFER 1964.
- 2. Ajaccio, Porto-Vecchio, forêt de l'Ospedale, Bonifacio, Mezzana, Tavera, Casaperta, Pont d'Abra, bord de l'Oso, Piana, Folelli, Bastia; Corté (15 480 m).
- 3. Europe méditerranéenne occidentale et centrale. Nord de l'Afrique.
 - 4.7 st.
- 5. La sous-espèce pauper est, en Corse, dominante sur la forme typique.
- 16 Guignotus pusillus geminus (Fabricius, 1792)
 - 1. SCHNEIDER, 1902; S.C.D. 1914.
- 2. Corté (15 300 m), Aleria, Ajaccio, Brando, Porto Vecchio.
- 3. Europe entière, Asie occidentale, nord et nordest de l'Afrique.
 - 4. 2 st.
- 17 Hydroporus discretus (Fairmaire, 1859)
- 1. S.C.D. 1914; DIECK 1871; VODOZ 1900; ANGELIER 1959.
- 2. Vizzavona, Corté (1300 m), Aleria, Ajaccio, Porto Vecchio.
- 3. Europe, Corse, nord Afrique, Canaries, Asie occidentale.
 - 4. 1 st.

- 18 Hydroporus memnonius (Nicolai, 1822)
- 1. CHAMPION 1894 ; VODOZ 1900 ; S.C.D. 1914 ; VARENDORF 1926.
 - 2. Ajaccio, Vizzavona; Corté (290 1720 m).
 - 3. Toute la France et l'Europe, Egypte, Algérie.
 - 4. 2 st.
- 5. La sous-espèce *H.m. insularis* Sharp existe en altitude et surtout dans les lacs alpins (S.C.D. 1914, SCHAEFER 1964).
- 19 Hydroporus regularis (Sharp., 1882)
- 1. SHARP 1882 ; VARENDORF 1903 ; S.C.D. 1914 ; SCHAEFER 1964.
 - 2. Corté (760 1 720 m); Vizzavona.
 - 3. Endémique corse.
 - 4. 7 st. (espèce considérée comme très rare).
- 20 Hydroporus tessellatus (Drapiez, 1819)
- 1. FAIRMAIRE 1871 ; S.C.D. 1914 ; VAREN-DORF 1926.
- 2. Ajaccio, Vizzavona, Porto-Vecchio, Bonifacio; Corté (290 1250 m).
- 3. France, Europe occidentale, Afrique du Nord, Asie occidentale.
 - 4.5 st.
- 21 Laccophilus hyalinus (De Geer, 1774)
- 1. S.C.D. 1914; BERTRAND 1954; BIGOT, L. 1958; ANGELIER 1959.
- 2. Porto-Vecchio, Aleria, Folelli, embouchure de la Gravona, embouchure de l'Ostricone, Erbalunga, Corté (15 350 m).
- 3. Sardaigne, toute la France et l'Europe, Afrique du Nord, Asie occidentale et Sibérie.
 - 4.5 st.
- 22 Meladema coriaceum (Castelnau, 1834)
- 1. DIECK 1871 (Colymbetes coriaceus); S.C.D. 1914.
- 2. Ajaccio, Porto-Vecchio, forêt de Bavella ; Corté (290 m).
- 3. Midi de la France, quelques stations dans le centre et l'ouest. Europe méditerranéenne : Péninsule Ibérique, Grèce, îles méditerranéennes, Afrique du Nord.
 - 4. 1 st.
- 23 Potamonectes griseostriatus (De Geer, 1774)
- 1. CHAMPION 1894 (Hydroporus griseostriatus); S.C.D. 1914 (Deronectes griseostriatus); SCHAEFER 1964.
- 2. Vizzavona, Mont Rinoso (alt. 2000 m), flaques au bord du lac de Melo; Corté (1720 m).
- 3. Sardaigne. Espèce boréo-alpine. Toute l'Europe, Scandinavie ; Amérique du Nord ; Sibérie ; Asie ; Afrique du Nord.

- 4. 1 st. (flaques au bord du lac de Melo).
- 24 Potamonectes martini (Fairmaire, 1859)
- 1. FAIRMAIRE 1859 (Deronectes martini); S.C.D. 1914 (id.); BERTRAND 1930 (id.); BERTRAND 1954; ANGELIER 1959; SCHAEFER 1964.
- 2. Vizzavona, Ajaccio, Tavera, Bocognano, Pont d'Abra, Venaco, Francardo, Ponte-Leccia, Casaperta, Evisa, Abertacce; Corté (15 1000 m).
- 3. Corse, Sardaigne, Baléares, Italie, Afrique du Nord.
 - 4.8 st.
- 25 Scarodytes nigriventris (Zimmerman, 1917)
- 1. S.C.D. 1914, BERTRAND 1954, ANGELIER 1959, SCHAEFER 1964.
- 2. Corté, Ajaccio, Francardo, Ponte-Leccia, Mezzana, Folleli, Vecchio, Tavignano, Casaperta, Ghisonaccia, Ostriconi, Fango, Corté (15 350 m).
 - 3. Endémique corse.
 - 4. 5 st.
- 26 Stictonectes optatus (Seidlitz, 1887)
- 1. S.C.D. 1914 (Hydroporus lepidus Zimm.), BERTRAND 1954 (idem), ANGELIER 1959 (idem); SCHAEFER 1964, BIGOT 1958.
- 2. Ajaccio, Bastia, Folleli, Ponte Leccia, Francardo, Calvi, Casaperta, Porto Vecchio, Bonifacio, Corté (100 350 m).
- 3. Corse, Sardaigne, Baléares, Italie, nord de l'Afrique.
 - 4. 5 st.
- 27 Stictonectes rufulus (Aubé, 1836)
- 1. BELLIER, 1861 S.C.D. 1914 (Hydroporus rufulus), BERTRAND 1954 (idem), ANGELIER 1959 (idem).
 - 2. Corté (150 1000 m), Vizzavona, Villanova.
 - 3. Corse, Sardaigne, Sicile, Baléares.
 - 4.7 st.
- 5. L'ab. Ramburi se trouve en Corse aussi fréquemment que la forme typique (GUIGNOT).
- 28 Yola bicarinata obscurior (Desbrochers 1871)
- 1. DESBROCHERS 1871, S.C.D. 1914, BERTRAND 1954, SCHAEFER 1964.
- 2. Ajaccio, Mezzana, Casamozza, Folelli, Ponteleccia, Casaperta, le Bevinco (alt. 280 m); rivière Casaluna (alt. 300 m); *Corté (15 400 m)*.
 - 3. Corse, Sardaigne, Majorque.
 - 4. 5 st.

Gyrinidae

- 29 Aulonogyrus striatus (Fabricius, 1792)
- 1. S.C.D. 1914, VODOZ, DE CARAFFA, ANGE-LIER 1959, SCHAEFER 1964.

- 2. Casamozza (Golo); Folleli, Corté (embouchure Tavignano), Campo dell'oro, Bastia.
- 3. Europe occidentale, surtout méditerranéenne, Grèce, Crête, Canaries, nord de l'Afrique, Iles Jersey (G.B.).
 - 4. 1 st.
- 30 Orectochilus villosus bellieri (Reiche, 1861)
- 1. REICHE 1861 (Orectochilus bellieri); S.C.D. 1914, BERTRAND 1954 (O. villosus), ANGELIER 1959 (id.), SCHÄEFER 1964.
- 2. La Gravona, le Vecchio au dessous de Vizzavona, Ucciani, Albertacce, Francardo, Casamozza, Ghisonaccia, Pont du Travo, Pont d'Abra, Porto-Vecchio; Corté (150 600 m).
- 3. Corse, Sardaigne, Sicile, Espagne, Portugal, Algérie, France.
 - 4. 4 st.

Hydraenidae

- 31 Hydraena evanescens (Rey, 1884)
- 1. REY 1884, S.C.D. 1914, BERTRAND 1954, ANGELIER 1959, SCHAEFER 1964.
- 2. Bocognano, Vizzavona, Forêt d'Aïtone, Pont d'Abra, le Taravo (170 m), le Bevinco (280 m), rivière Casaluna (500 m), Zonza; Corté (1000 m).
- 3. Endémique corse (remplacée en Sardaigne par la sous-espèce H.e. tyrrhena Binaghi 1961).
 - 4. 1 st.
- 32 Hydraena pygmea reflexa (Rey 1884)
- 1. REY 1884, S.C.D. 1914 (H. Sieboldi reflexa), BERTRAND 1954, ANGELIER 1959, SCHAEFER 1964.
 - 2. Corté (800 m).
 - 3. Calabre, Sardaigne, Corse (Mt Oro).
 - 4. 1 st.
- 33 Hydraena subacuminata (Rey, 1884)
- 1. REY, VODOZ 1900, S.C.D. 1914, VAREN-DORF 1926, BERTRAND 1954, ANGELIER 1959, SCHAEFER 1964.
- 2. Bocognano, Vizzavona, le Taravo (170, 430 m), le Rizzanése (350 m), l'Asco (600 m), le Golo (280 m), le Bevinco (280 m), le Porto (embouchure), Piana, Pont d'Abra; Corté (290 890 m).
- 3. Endémique corse (remplacé en Sardaigne par la sous-espèce *H.s. sardea* Binaghi 1961).
 - 4.7 st.
- 34 Limnebius mucronatus (Baudi, 1872)
- 1. VODOZ 1900, S.C.D. 1914, VARENDORF 1926, SCHAEFER 1964.
- 2. Vizzavona, Vivario, Francardo, Folelli, Porto-Vecchio; Corté (290 m).
 - 3. Corse, Sardaigne, Apennin.

- 4. 1 st.
- 35 Ochthebius montanus corsicus (Sainte Claire Deville, 1914)
 - 1. REY 1884, S.C.D. 1914, SCHAEFER 1964.
- 2. Vizzavona, forêt de l'Ospedale, Casaperta; Corté (1250 m).
 - 3. Endémique corse.
 - 4. 1 st.
- 5. Dans la Limnofauna Europaea (1967) ce Coléoptère a rang d'espèce : Ochthebius corsicus Dev.

Hydrophilidae

- 36 Anacaena glabricollis (Schaufouse, 1869)
- 1. CHAMPION 1894 (A. globulus), VODOZ 1901 (A. globula), S.C.D. 1914 (A. globulus elliptica), VARENDORF 1926 (A. globulus), VAILLANT 1956 (id.), SCHAEFER 1964.
- 2. Ajaccio, Piana, Evisa, lacs de Melo, Capitello, Nino; Galeria, Calvi, Francardo, Bastia, Mezzana, Vizzavona, Porto-Vecchio; Corté (150 1250 m).
 - 3. Corse, Baléares.
 - 4. 16 st.
- 5. Il y a synonymie entre A. globulus elliptica et A. glabricollis.
- 37 Anacaena limbata nitida (Heer, 1841)
- 1. REICHE 1861 (Hydrobius ovatus), S.C.D. 1914, VARENDORF 1926 (A. limbata).
 - 2. Partout dans l'île (S.C.D.); Corté (320 1160 m).
 - 3. Presque toute la région paléarctique.
 - 4. 3 st.
- 38 Berosus affinis (Brullé 1835)
 - 1. S.C.D. 1914, ANGELIER 1959.
- 2. Corté (embouchure Tavignano), Aléria, Biguglia, Porto-Vecchio.
- 3. Europe occidentale et méditerranéenne, Corse, Sardaigne, Sicile.
 - 4. 1 st.
- 5. On trouve dans la même station (embouchure du Tavignano) les deux sous-espèces *Berosus affinis algericus* Kuwert et *Berosus affinis hispanicus* Kuster.
- 39 Helophorus glacialis (Villa, 1833)
- 1. REICHE 1861, DIECK 1871 (Helophorus insularis); S.C.D. 1914, BERTRAND 1954, ANGELIER 1954, SCHAEFER 1964.
- 2. Monte d'Oro (sommet), Monte Renoso, Monte Rotondo, Vizzavona, lac de Nino, lac de Capitello, étangs de Rinoso; Corté (1 100 1 950 m).
- 3. Espagne (Sierra Nevada), Pyrénées, Alpes, Péninsule Balkanique, Carpathes, Europe boréale. Cette espèce peut être considérée comme boréo-alpine.
 - 4.7 st.

- 5. REICHE, SAINTE-CLAIRE-DEVILLE et SCHAL-FER pensent que l'espèce typique est remplacée en Corse par la sous-espèce insularis Reiche 1861. Toute-fois SAINTE-CLAIRE-DEVILLE la considère comme une «race à peine distincte de l'H. glacialis s. str.». Dans la Limnofauna Europaea (1967), la sous-espèce corse n'est pas mentionnée.
- 40 Helophorus puncticollis (Rey 1884)
- 1. S.C.D. 1914, ANGELIER 1959, SCHAEFER 1964.
 - 2. Corté (1 720 m), Monte d'Oro, Monte Rinoso.
 - 3. Endémique corse.
 - 4. 1 st.
 - 5. Synonyme de H. corsicanus Kuwert.
- 41 Hydrochus grandicollis (Kiesenwetter 1870)
 - 1. S.C.D. 1914, SCHAEFER 1964.
- 2. Francardo, Piana, Folleli, Casaperta, Pont d'Abra, Mezzana, Ajaccio, Bonifacio, Vizzavona, Corté (15 100 m).
 - 3. Europe méditerranéenne et occidentale.
 - 4. 2 st.
- 42 Laccobius sinuatus (Motschulsky, 1849)
- 1. CHAMPION 1894 (Laccobius sp.), S.C.D. 1914, BIGOT L. 1958. SCHAEFER 1964.
- 2. Ajaccio, Vizzavona, Vivario, Aleria, Porto-Vecchio, Francardo, Folelli, Prunelli, Bastia; Corté (15 450 m).
- 3. Péninsule Ibérique, Péninsule Balkanique, Massifs Centraux allemands, Europe moyenne, Grande Bretagne, Afrique du Nord.
 - 4.5 st.
- 43 Laccobius mulsanti femoralis (Rey, 1861)
 - 1. S.C.D. (L. pallidus Muls.), SCHAEFER 1964.
- 2. Ajaccio, Folleli, Porto Vecchio, Fium Orbo (embouchure); Corté (embouchure Tavignano).
 - 3. Corse, Sardaigne (ssp. endémique).
 - 4. 1 st.

Helodidae

Helodes:

Dans cette famille, les larves sont aquatiques et les imagos sont terrestres, vivant dans la terre humide. Seules des larves figurent dans nos relevés. D'après les caractères larvaires nous avons pu distinguer avec certitude trois espèces d'Helodes que nous avons appelées Helodes sp 1, Helodes sp 2, Helodes sp 3, faute de pouvoir les rattacher à une espèce déjà citée de Corse, en l'absence de documents précis sur la systématique larvaire.

Les caractères propres à chacune des trois catégories de larves sont les suivantes :

- 44 Helodes sp. 1 :
 - coloration générale claire, jaune brun
 - tergites lisses, absence de macrosculpture
- sur les tergites nombreuses soies courtes, en forme de massue, mesurant 1/6 à 1/4 de largeur du tergite.
- 45 Helodes sp. 2:
 - coloration générale claire, jaune brun
 - tergites ponctués de petits points
 - quelques rares soies normales, sur les tergites.
- 46 Helodes sp. 3:
 - coloration générale brune
 - tergites ponctués de gros points
 - soies rares et petites à la surface des tergites.

Présence: Helodes sp. 1:8 st, Helodes sp. 2:2 st, Helodes sp. 3:2 st.

- 47 Eubria palustris (Germ.)
 - 1. S.C.D. 1914, VAILLANT 1956.
 - 2. Tattone, Bastia; Corté (450 480 m).
 - 3. Toute l'Europe.
 - 4. 2 st. (larves seulement).
- 48 Hydrocyphon australis (Linder)
- 1. CHAMPION 1894 (H. deflexicollis), S.C.D. 1914, BERTRAND 1954, ANGELIER 1959.
- 2. Erbalunga, le Taravo (170 430 m), rivière Casaluna (300 500 m); Corté (150 450 m).
- 3. France méridionale, Corse, Péninsule Ibérique, Afrique du Nord.
 - 4. 4 st. (larves seulement).

Dryopidae

- 49 Dryops costai (Heyden)
 - 1. BIGOT 1958.
 - 2. Saint Florent; Corté (15 450 m).
 - 3. Endémique cyrno-sarde.
 - 4. 5 st.
- 50 Dryops luridus (Erichson, 1847)
 - 1. S.C.D. 1914, ANGELIER 1959.
 - 2. Ajaccio, Aleria; Corté (890 m).
- 3. Presque toute l'Europe, Afrique du Nord, Asie Mineure.
 - 4. 1 st.
- 51 Dryops lutulentus (Erichson, 1848)
 - 1. S.C.D. 1914, ANGELIER 1959.
 - 2. Ajaccio, Ucciani; Corté (480 630 m).
- 3. Europe moyenne et méridionale, Afrique du Nord, Asie mineure.
 - 4. 3 st.

- 52 Helichus substriatus (Müller, 1805)
- 1. S.C.D. 1914 (Vodoz), BERTRAND 1954, SCHAEFER 1964.
- 2. Bastia, pont d'Abra, Ajaccio, Porto Vecchio, Corté (15 320 m), Ucciani, Villanova.
- 3. Europe, Sud Angleterre, Hollande, Allemagne, Afrique du Nord, Italie, Caucase, Turkestan.
 - 4. 4 st.

Elminthidae

- 53 Elmis maugetii fossulata (Kuwert, 1890)
- 1. KUWERT 1890 (Lareynia aenea fossulata), VODOZ 1900-1903 (id.), S.C.D. 1914 (Helmis maugei), BERTRAND 1954 (id.), ANGELIER 1959 (id.), BERTHELEMY 1964.
- 2. Porto-Vecchio, Bocognano, Vizzavona, la Casaluna (300 500 m); le Taravo (170 430 m), le Golo (160 m), le Vecchio (960 m), le Fium Orbo (130 m); Corté (150 1 200 m).
 - 3. Endémique cyrno-sarde.
 - 4. 11 st.
- 5. Dans la «Limnofauna Europaea» (1967) ce Coléoptère a rang d'espèce sous le nom d'Elmis fossulata.
- 54 Esolus brevis (Kuwert, 1890)
- 1. KUWERT 1890, probablement VODOZ 1900 (Esolus parallelopipedus), S.C.D. 1914, BERTRAND 1954, ANGELIER 1959, BERTHELEMY 1964.
- 2. Bocognano, Vizzavona, Erbalunga, la Casaluna (500 m), le Golo (160 m), le Bevinco (280 m), le Porto (embouchure); *Corté (150 800 m)*.
 - 3. Endémique cyrno-sarde.
 - 4.5 st.
- 55 Limnius intermedius (Fairmaire, 1881)
- 1. FAIRMAIRE 1881, KUWERT 1890 (Elmis oblongus), CHAMPION 1894 (id.), VODOZ 1900 (id.), S.C.D. 1914 (Lathelmis mülleri), BERTRAND 1954 (id.), ANGELIER 1959 (id.), BERTHELEMY 1962.
- 2. Ucciani, Bocognano, Vizzavona, rivière Tartagine (800 m), l'Asco (600 m), le Vecchio (550 m), le Fium Orbo (130 m), le Porto (embouchure); *Corté* (100 800 m).
- 3. Péninsule Ibérique, Centre et Sud de la France, Sardaigne.
 - 4.9 st.
- 56 Limnius sulcipennis damryi (Fairmaire, 1881)
- 1. FAIRMAIRE 1881 (Limnius damryi), VODOZ 1900 (Elmis damryi), S.C.D. 1914 (Latelmis damryi), BERTRAND 1954 (Latelmis damryi), ANGELIER 1954 (id.), BERTHELEMY 1964 (Limnius perrisi damryi, SCHAEFER 1964 (Latelmis damryi), BERTHELEMY 1967 (Limnius sulcipennis damryi Fairmaire,

- 1881, comb. nov.).
- 2. Ucciani, Bocognano, Vizzavona, Evisa, Casaperta, l'Oso, le Vecchio (980 m), Zonza, Porto-Vecchio; Corté (760 1500 m).
 - 3. Endémique corse.
 - 4. 6 st.
- 5. Récemment (1967) BERTHELEMY a décrit les larves des espèces de Limnius présentes en Corse.
- 57 Normandia nitens (Müller, 1817)
- 1. KUWERT 1890 (Riolus sauteri), S.C.D. 1914 (Riolus nitens), BERTRAND 1954 (Riolus subviolaceus), ANGELIER 1959 (id.), SCHAEFER 1964 (Riolus nitens sauteri), BERTHELEMY 1964.
- 2. Porto-Vecchio, Vizzavona, Folelli, la Casaluna (300 m), le Fium Orbo (130 m), le Rizzanèse (350 m); Corté (100 320 m).
- 3. Sardaigne, Pyrénées, France, Belgique, Grande-Bretagne, Italie, Europe moyenne, Scandinavie.
 - 4. 3 st.
- 58 Stenelmis canaliculata (Gyllenhal, 1808)
- 1. S.C.D. 1914, BERTRAND 1954, SCHAEFER 1964
- 2. Bonifacio, l'Asco (600 m), le Taravo (170, 460 m), Ponteleccia ; *Corté (100 320 m)*.
- 3. Péninsule Ibérique, toute la France, Belgique, Grande-Bretagne, Italie, Europe moyenne, Scandinavie.
 - 4. 3 st.

REMARQUES SUR LA BIOGEOGRAPHIE

Le peuplement du réseau de référence a un caractère nettement autochtone, tyrrhénien et méridional.

Les endémiques forment l'élément dominant : sur 54 espèces déterminées on relève 18 endémiques – soit 33 % de la faune. Celle-ci se répartissent en 9 sténoendémiques de Corse, 4 endémiques corso-sardes, 5 endémiques tyrrhéniennes (Corse, Sardaigne, Ile d'Elbe, Italie). On compte 10 espèces dont l'aire de répartition est limitée aux régions du bassin de la Méditerranée Occidentale et 3 dont la répartition est circum-méditerranéenne.

Ainsi, 31 espèces — soit 57 % de la faune — sont liées au biome méditerranéen.

Pour le reste des Coléoptères aquatiques du réseau, on retiendra : 6 espèces médio-sudeuropéennes, 12 espèces européennes, 5 espèces paléarctiques. L'aire de ces espèces comprend souvent aussi l'Afrique du Nord.

*

ADDITIF – Espèces non inventorées dans le réseau Tavignano-Restonica et trouvées par nous dans le Fango et le Fium Orbo.

- 1 Anacaena bipustulata (Marsham 1802)
- 1. S.C.D. 1914, BERTRAND 1954, ANGELIER 1959, SCHAEFER 1964.
- 2. Fango, Ajaccio, Francardo, Ponte d'Abra, Casaperta.
 - 3. Europe méditerranéenne, Corse, Sicile, Sardaigne.
 - 4. 2 st.
- 2 Graptodytes concinnus ab. manducus (Stephens 1835)
- 1. S.C.D. 1914 (G. flavipes), ANGELIER 1959, SCHAEFER 1964.
- 2. Ajaccio, Ponte Leccia, Corté, Oso, Bonifacio, Ucciani, Casaperta, Fango.
- 3. Europe, nord de l'Afrique, Sibérie, Mongolie, Corse.
 - 4.3 st.
- 3 Peltodytes rotundatus (Aubé 1836)
- 1. S.C.D. 1914, BERTRAND 1954, ANGELIER 1959.
 - 2. Aleria, Vecchio, Fango.
- 3. Europe méditerranéenne, Baléares, Sicile, Grèce, nord de l'Afrique.
 - 4. 1 st.
- 4 Potamophilus acuminatus (Fabricius 1792)
 - 1. Première citation en Corse.
 - 2. Fium'Orbo (embouchure).
- 3. Europe (sauf Alpes et Pyrénées), Espagne, Italie, Sardaigne, Europe centrale jusqu'au Turkestan.
 - 4. 1 st.

V. - ETUDE SYNECOLOGIQUE

A - REMARQUES GENERALES

1. La richesse du peuplement est maximale dans la portion inférieure du réseau. La faune des 7 stations situées entre l'embouchure du Tavignano et l'altitude 350 m (4 stations du Tavignano et 3 affluents) comprend 41 espèces de Coléoptères. Pour l'ensemble des 30 stations situées dans la vallée de la Restonica et comprises entre 400 et 1960 m d'altitude (stations du cours principal, affluents, sources) 39 espèces ont été inventoriées.

L'évolution de la communauté du cours d'eau axial se traduit par une augmentation de la richesse en espèces depuis l'amont vers l'aval :

```
ruisseau de Capitello: alt. 1 850 m (station 2): 2 esp.
                    : alt. 1 600 m (station 5): 6 esp.
la Restonica
la Restonica
                    : alt. 1 200 m (station 13): 4 esp.
la Restonica
                    : alt. 1 000 m (station 16): 5 esp.
la Restonica
                    : alt. 800 m (station 18): 8 esp.
                    : alt. 600 m (station 26): 8 esp.
la Restonica
                    : alt. 400 m (station 30) : 16 esp.
la Restonica
le Tavignano
                    : alt. 300 m (station 31) : 23 esp.
le Tavignano
                    : alt. 150 m (station 33) : 20 esp.
le Tavignano
                  à l'embouchure (station 37) : 20 esp.
```

L'accroissement de la richesse en aval résulte du développement et de la diversification dans le cours inférieur des habitats lentiques où les Coléoptères Hydrocanthares trouvent leur optimum écologique.

2. Trois espèces présentent une vaste distribution altitudinale.

```
Graptodytes sexguttatus se situe entre 150 et 1950 m
Agabus binotatus "" 300 et 1700 m
Deronectes lareyniei "700 et 1700 m
```

Malgré leur vaste répartition ces espèces ont des valences écologiques étroites. Elles habitent la partie supérieure du cours d'eau principal (au dessus de 1500 m) et, aux altitudes plus basses, on les trouve uniquement dans des petits affluents ou dans des émissaires de sources.

Elles apparaissent donc comme espèces indicatrices des affluents de l'épirhithron et, de plus, la section du cours d'eau axial où elles sont cantonnées appartient elle aussi à l'épirhithron (GIUDICELLI, 1970). Ces espèces peuvent être retenues comme indicatrices de zone : leur répartition apparaît indépendante de l'altitude, mais il existe une relation plus étroite entre leur répartition et l'importance des cours d'eau.

3. Dans le système hydrographique étudié on note l'absence des Elminthidés aux altitudes supérieures.

Dans le cours d'eau axial, Stenelmis canaliculata et Normandia nitens se cantonnent dans le bas Tavignano, au dessous de 400 m d'altitude. Les genres Limnius et Esolus, présents dans le cours inférieur du Tavignano et de la Restonica, disparaissent au delà de la station 18 (alt. 860 m). Le genre Elmis ne dépasse pas la côte 1000 m.

Cependant les Elminthidés qui vivent dans les sources et les petits affluents remontent plus haut en altitude. Ainsi, *Limnius sulcipennis damryi* vit dans une source à 1500 m d'altitude — cette station marquant la limite supérieure de répartition des Elminthidés dans ce réseau hydrographique — ; l'espèce a été trouvée dans deux autres sources de la haute vallée de la Restonica à 1100 et à 1250 m d'altitude.

En Europe, ces Coléoptères se rencontrent à de plus hautes altitudes. Dans les Pyrénées centrales BERTHE-LEMY (1966) signale Elmis aenea, Esolus angustatus, Riolus subviolaceus jusqu'à 2300 m et Limnius perrisi jusqu'à 2100 m d'altitude.

L'absence des Elminthidés en haute montagne semble se vérifier pour l'ensemble des cours d'eau de la Corse cristalline ; cette situation s'explique peutêtre par des raisons d'ordre trophique, en particulier par l'absence ou la rareté des mousses dans les eaux.

L'étude de la répartition des Elminthidés dans les réseaux d'Europe a conduit, d'une part, à définir des séries de groupements d'espèces en fonction de l'altitude et de la nature des cours d'eau, d'autre part, à reconnaître à l'intérieur des genres la succession altitudinale et le remplacement des espèces d'amont en aval (BERTHELEMY, 1966). En Corse, compte tenu de la faible diversité spécifique du peuplement d'Elminthidés (6 espèces contre 26 dans les Pyrénées), on ne peut considérer que la succession des deux espèces de Limnius - les autres genres n'étant représentés que par une espèce. Les deux Limnius se remplacent en altitude. Limnius sulcipennis damryi se situe au dessus de L. intermedius (entre 750 et 1500 m pour la première espèce, entre 100 et 800 pour l'autre); elle est cantonnée dans les sources et la partie supérieure du rhithron, l'autre dans l'hyporhithron et l'épipotamon. BERTHE-LEMY (1967) a montré que Limnius sulcipennis est une espèce affine de L. perrisi ; dans les Pyrénées, cette dernière espèce a été trouvée entre 430 et 2000 m et L. intermedius entre 140 et 500 m d'altitude. L. sulcipennis damryi est donc la vicariante géographique de L. perrisi et les espèces du genre ont en Corse la même position relative en altitude qu'ailleurs en Europe.

B – ANALYSE DES STRUCTURES BIOCENOTIQUES

(1)

Cette étude a été réalisée par l'utilisation de l'analyse factorielle des correspondances. Depuis quelques années cette méthode, mise au point par BENZECRI et CORDIER, est largement appliquée dans les recherches de biocénotique.

Dans le domaine de l'écologie des eaux courantes on retiendra le travail de VERNEAUX (1973) où les structures typologiques du réseau hydrographique du Doubs ont été mises en évidence à l'aide de cette méthode.

Les relations entre les espèces et les stations sont présentées dans un tableau à double entrée qui constitue la «matrice des données». Les lignes (62) concernent les espèces, qui sont classées ici d'après leur situation altitudinale ; ces dernières sont caractérisées par leur présence ou leur absence et, dans les stations où elles figurent, par leur densité (nombre moyen d'individus par m²). Les colonnes (37) représentent les stations (cf. tableau 1).

L'analyse factorielle donne, après passage à l'ordinateur, la position de chaque espèce et de chaque station par rapport à un nombre limité de facteurs matérialisés chacun par une dimension, ou axe. Les distances ou affinités entre les stations (affinités coenotiques) apparaissent sur un graphique à deux dimensions construit généralement à l'aide des axes 1 et 2. Les affinités entre espèces (affinités spécifiques) peuvent être représentées de la même façon sur un autre graphique comportant les mêmes axes. Les stations — ou les espèces sont plus écologiquement distinctes que les points qui les représentent sur le graphique sont dispersés. Néanmoins, on peut reconnaître, sur le graphique des stations et sur le graphique des espèces, l'existence d'ensembles de points représentant des groupements de stations et des communautés d'espèces.

Soulignons que les axes 1 et 2 retenus dans la présente analyse ont respectivement un pourcentage d'inertie de 12,7 % et de 9,9 %.

On voit sur le diagramme construit avec les axes 1 et 2 (fig. 2) que les stations du cours d'eau axial (bas Tavignano, Restonica, ruisseau de Capitello) s'échelonnent sur l'axe 1 de gauche à droite, suivant des altitudes croissantes. Cependant, l'axe 1 ne semble pas représenter le facteur altitude. En effet, sur cet axe, des biotopes de basses altitudes voisinent avec des biotopes situés dans la haute vallée ; c'est le cas des stations 22, 28, 29 (sources à 600, 400, 350 m d'altitude) et de la station 21 (affluent à 600 m d'altitude). Or, ces quatre biotopes sont caractérisés par des eaux fraiches (maximum estival compris entre 8 et 13° C). L'axe 1 représente donc plutôt le facteur thermique.

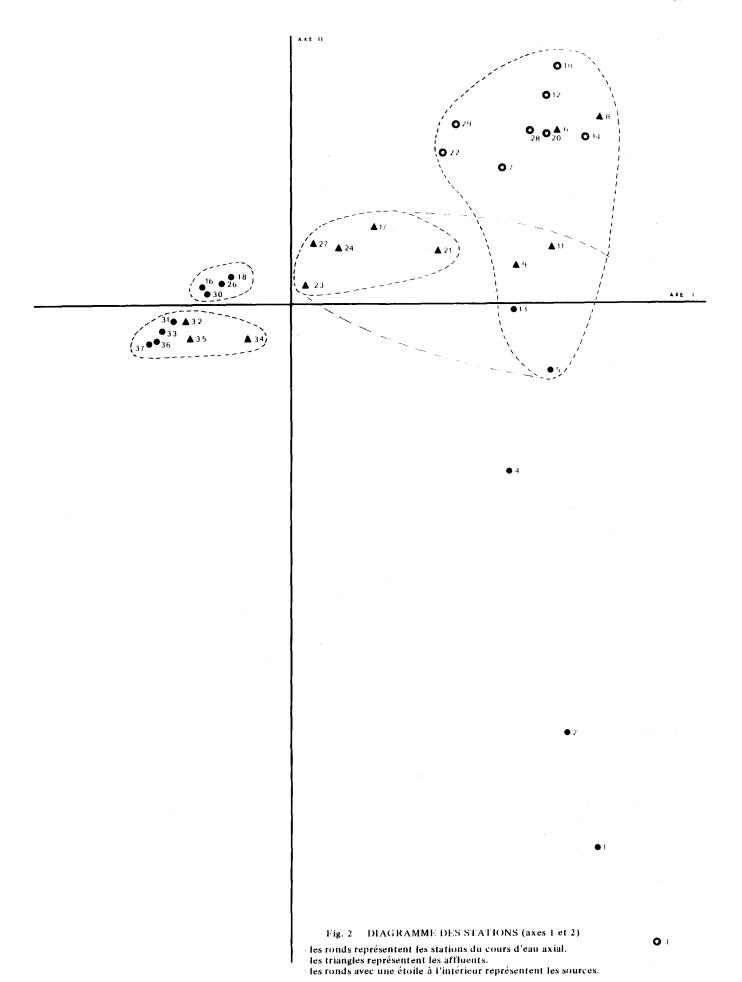
Quatre stations (st. 1, 2, 3, 4) ont sur le diagramme des positions très éloignées de l'origine des axes. La faune de ces stations comprend des espèces qui ne figurent pas ailleurs; citons Agabus bipustulatus intermedius (présent dans les quatre stations), Potamonectes griseostriatus qui vit dans la zone littorale du lac de Melo et Helophorus puncticollis trouvé dans une source près du lac (station 3). On peut penser que la communauté des Coléoptères aquatiques des hautes altitudes est bien individualisée, mais nous disposons dans cette étude de trop peu de prélèvements dans les eaux des étages subalpin et alpin pour retenir un groupement de référence.

La distribution des 33 autres stations sur le diagramme fait apparaître 4 groupements coenotiques. Les deux premiers, caractérisés par une bonne liaison entre les points qui les constituent, sont formés par des peuplements d'altitudes basses et moyennes (inférieures à 1000 m). Le premier groupement réunit toutes les stations du cours inférieur du Tavignano (cours principal et affluents). Dans le second groupement on trouve, étroitement liées, les quatre stations inférieures de la Restonica (st. 16, 18, 26, 30).

Il convient de souligner l'existence d'affinités

Nous adressons nos vifs remerciements à notre collègue Gorge CANCELA DA FONSECA, Maître de Recherches au CNRS, qui s'est chargé du traitement informatique des données.

STATIONS	ı	1.2	. 3.	4. 9	6. 6	. 7.	8.	9.10	.11.	12.	13.14	.15	.16.	17.18	3.19.	20.2	1.22	2.23.	24.	25.2	6.27	. 28	29.	30.3	31.3	2,33	.34.	35.3	36.37
ESPECES					_																								
		i		-			_																						
Agabus cephalotes	1	00	0	o 1	1	2	7	1 13	3 0	5	0 12	0	0	0 (0 (0 0	٥		0 0		0	0		0 0	0	0	0 0
" aubei	2	0 0	2	0 0	, ,	2	0	2 2	, ,	6	3 0		0	0 0		•	0 (-	2	-	0 0	-	2	0	-		۰	0	0 0
" binotatus	3	9 1		0 1			-		. 4				0	0 (0		0 0		0	0		0 0	٥	0	0 0
Dipustatuas interm.	4	1		0 0		0	0	0 0	, ,	0	0 0		,	0 (0 1		0	-	0 0		0	٥			ĭ	٥	0 0
" bipustulatus bipust. Potamonectæs griseostriatus	5	000		1 4	0	0	0	0 (, ,	0	0 0		,	0 0	, ,	^	0		۰	0			0	^	0				0 0
Helophorus glacialis	7		23	0 2	, ,		. 0	0 0	, ,	0	1 1		0	0 0		0				0			٥	0	0		۰	٥	0 0
" puncticallis	8			0 .		0	0	0 (0	0 0		٥	٥ ,		-		0 0	٥	-	0 0	-	0	0		0 0		0	
Hydroporus regularis	9			0 1			4	2 (D	0 3		0	0 (0 0					0 0			0 0
" memnonius	10		. 2	0 (0	0	0 0		0	0 0		0			0			0	0	0 0		0	0			1		
Graptoaytes sexguttatus	11	5 1	0	7 '		0	0	7 (0	0 0			5 6		4		0 4	ĭ	0	o 3			0		0 0		2	0 0
Deronectes lareyniei	12		•	, .	, ,	0	0	4	. 6	0	0 0		0	6			5 6			0	0 6	_	0	0	-	0 0	٥.	-	0 0
Hydroporus discretus	13	0 0	_	0 (1 6		0	0 0			0 (0 0						۰		0 0
Anacaena glabricollis	14			0 (۰	0	0 3		0	1 0	_		13 (3	9	5 4	4	0	7 2			4	-	2 0	2	1	0 0
Limnius sulcipennis damryi	15			0 (, ^	15	0	0		0	0 1	٥	-	13 (-	3		0	0	0 0		٥	0		0 0	-	0	0 0
Elodes sp. 1	16			0 0	, ,	2	0	0 (3	0 2		٥			-	2 :		0	0	0 2	-	0	0	0		0	0	0 0
Hydraena sp. 1	17		-	0 1			0	0 1		٥	0 0	. 0	0		-	0	0 6		0	_	0 0		0	0			0	0	
m subacuminata	18			0 0		0	0	0 0		0	0 0			1 2				o 1	2	_			0				1	0	0 0
Hydroporus tessellatus	19			0 0		^				c	1 ^		0			0			3	0		۰	a	1	_	0 0	,		0 0
Dryops luridus	20	۱. °		0 (0	0			c	0 0		۰	,			0 (-	0					,			٠		0 0
" lutulentus	21	1		0 0		0	0	0 0	, ,	0	0 0	_	٥				0 (-	2	-	0 1	-	٥	-	-		-	-	0 0
Elmis maugetii fossulata	2 2		_	0 (. v	٥	0	D 6			0 0			23 9			2 (3		9 0	-				05	۰		0 0
Ochtebius montanus corsicus	23			0 (0	0	0 1		0	0 0		0	0 (0			0		0 0		0					-	0 0
Elodes sp. 2	24			0 (, ,	0	0	0 (2	0 0			0 (0 0		٥		0 0		0	0					0 0
" sp. 3	25			0 0			0	0 (0 0		0			0			0	0	0 0		2		-		۰		0 0
Eubria palustris	26			0 (٥	0	0 0		0	0 0			0 (0 0		0	-	0 12		0		-			-	
Hydraena evanescens	27			0 (-	-	0	0 (-	0	0 0		1	0 (-				٥	-	0 0		۰		-				
Anacaena limbata nitida	28			0 (, ,	0	0	0 0		0	0 0			0 (0 (0			۰		2				0 0
Limnius intermedius	29			0 0		0		0 0			0 0			0		0	0 0		,		2 0		1	6		07			2 0
Esolus brevis	30			0 0			0	0 0			0 0			0 !	١ ٥				۰		5 0		0	2	2	0 1	۰	0	0 0
Stictonectes rufulus	31			0 0		0	0	0 0		0	0 0		16	0 4		0	0 6	· o o.		o I			0			0 3			0 0
Potamonectes martini	32			0 0				0 (0	0 0		8	0 2		0	0 0		0	0 2	 I o		٥	9 1	6 1		0		0 1
Deronectes moestus	33		. 0	0 (0	0	0 0		0	0 0		2	0 (0	0 0	. 4	0	0			0			0 32	4		4 1
Bidessus saucius bigoti	34		. 0	0 (0	0 (0 0		0	0		0	0 0		۰	0		۰	۰	21 3		0 25		2	6 10
" minutissimus	35			0 0	, ,	0	-	n (0	0 0		0	0 (0 0			0	0 0		0			0 7			3 5
Dryops costai	36					0	0	0 6		0	0 0		0	0 0			0 0			0				14 2		0 46			1 4
Hydraena pygmaea reflexa	37			0 0		0	0	0 0		0	0 0		0	0 1			0 0			0		٥		0					0 0
Haliplus lineatocollis	38			0 0				0 0		0	0 0		0	0 1			0 0							1		03			2 0
Laccobius sinuatus	39			0 0			0	0 0	, 0		0 0		0	0 (0	0 0		0	0	0 0		0	3	3	0 5		1	0 1
Orectochillus villosus bellieri	40			0 0			0	0 0		0	0 0		0	0 0			0 0		0		2 0		0			0 21	0		0 0
Yola bicarinata obscurior	41			0 0		0	0	0 0		0	0 0			0 (0	0 0		0	0	o · o	0	0	3	8	0 11	9		0 6
Stictonectes optatus	42			0 0	, ,	0	0	0 0		0	0 0		0	0 (0 0			0	0 0	0			4 1		۰		11 0
Graptodytes varius pauper	43		-	0 0	, ,	0	٥	0 0	-	0	0 0	-	0	0 0			0 0		0	-	0 1	0	0	2			ī		5 1
Hydrocyphon australis	44		-	0 0	_	_	0	0 6		0	0 0		0	0 0			0 0		0				0		-	0 1	1		
Agabus conspersus gougeleti	45			0 0		0	0	0 0			0 0		0	0 0			0 0			-		0	0	_		2 0	4		
" didymus	46			0 0	, ,	0	0	0 6	, ,	0	0 0	0	0	0 0			0 0		0	_		0	0	0			2	0	0 0
" biguttatus	47			0 0			0	0 0		0	0 0		0	0 0			0 0		0	-	0 0	0	0	0	0		2		
Limnebius mucronatus	48		-	0 0	_	-	0	0 0		0	0 0		0	0 0			0 0		0	-			0	-	_		2	-	0 0
Scarodytes nigriventris	49			0 0				0 0			0 0		0	0 0		0				0						. 22			2 2
Laccophilus hyalinus	50		0	0 0		0	o	0 0		0	0 0	. 0	0	0 0			0 0		0	0	0 0	0	0	0		3 12			o 12
Meladema coriaceum	51		o	0 0	, ,	0	0	0 0	0	o	0 0		0	0 0			0 0		0	0	0 0	0	0	0			ı		0 0
Stenelmis canaliculata	52		0	0 0		0		0 0	, ,	0	0 0	-		0 6			0 0	-	0				٥	-	3	-	۰.	-	0 1
Wormandia nitens	53		0	0 0	, 0	0	0	0 0			0 0			0 0			0 0		۰			_	0	0	1		٥	-	0 2
Hydrochus grandicollis	54	0 0	. 0	0 0	, ,	0		0 0		-	0 0			0 0			0 0		0	-	0 0	0	0	0	0		0	۰	8 2
Aulonogyrus striatus	5.5	0 0	О	0 0	. 0	٥		0 0		0	0 0		٥	0 0		0	0 0		0		0 0	0	0	0				۰	• 7
Helichus substriatus	56		0	0 0		0		0 0			0 0			0 0			0 0		۰			٥	0	0	1	o 10			6 2
Guignotus pusillus geminus	57	"	0	0 0	-	0	-	0 0	-	-	0 0	-		0 0	_		0 0		٥	-			0	-	-				0 1
Berosus affinis hispanicus	58		0	0 0		0		0 0			0 0			0 0			0 0		٥	0 6	-	٥	0	0				0	0 1
" " algericus	59		0	0 0	-	υ		0 0		-	0 0		-	0 0		-	0 0		0	0 6			0	0				۰	0 1
Laccobius mulsanti femoralis	60	0 0	0	0 0		0		0 0			0 0			0 0			0 0			0 (0				0	٥	0 1
Dryops sp.	61		o	0 0		0		0 0		-	0 0			0 0			0 0		0	0		۰	0	0	0 6		0	0	0 1
	62	-	-	70 0	-	-																						-	0 0
Agabus brunneus	0.2	0 0					0	0 0		0	0 0	0	0	0 0			0 0	, ,					0	Ų	υ.				



coenotiques nettes entre les deux groupements. Ceci est dû à la présence de certaines espèces dans le cours d'eau axial depuis l'embouchure jusqu'à 1 000 m d'altitude; citons: Deronectes moestus, Potamonectes martini, Stictonectes rufulus, Haliplus lineatocollis, Limnius intermedius, Esolus brevis, Elmis maugetii, Hydraena subacuminata.

Le diagramme des affinités spécifiques pour les axes 1 et 2 (fig. 3) apporte des informations complémentaires. Les espèces correspondant au groupement 1 sont situées sur ce diagramme dans un secteur qui se superpose exactement au secteur occupé sur le premier diagramme par les 7 stations du premier groupement. Ces espèces forment un nuage très dense de 29 points et peuvent être considérées comme caractéristiques du groupement 1 défini par le peuplement des quatre stations du cours inférieur du Tavignano (st. 31, 33, 36, 37).

Laccobius mulsanti femoralis Berosus affinis algericus Berosus affinis hispanicus Aulonogyrus striatus Dryops sp. Helichus substriatus Normandia nitens Laccophilus hyalinus Hydrochus grandicollis Guignotus pusillus geminus Scarodytes nigriventis Bidessus minutissimus Stictonectes optatus Stenelmis canaliculata Yola bicarinata obscurior Deronectes moestus Orectochillus villosus bellieri Dryops costai Graptodytes varius Bidessus saucius Laccobius sinuatus Haliplus lineatocollis Hydrocyphon australis Potamonectes martini

(Plusieurs de ces espèces ont leur distribution limitée à cette partie du réseau hydrographique; elles figurent en caractère gras sur la liste précédente).

Dans ce groupement I, cinq espèces se détachent du nuage de points sur le diagramme des espèces ; ce sont Agabus brunneus, Agabus conspersus, Agabus biguttatus, Limnebius mucronatus, Meladema coriaceum. Elles ne figurent que dans les trois affluents temporaires du cours inférieur du Tavignano (stations 32, 34, 35) (1) ; ainsi s'explique la légère disjonction, sur le premier diagramme, de ces stations avec le groupe des quatre stations du cours principal.

Le deuxième groupement (les quatre stations inférieures de la Restonica) est moins bien caractérisé que le précédent car les espèces qui lui correspondent sur le second diagramme (Limnius intermedius, Esolus brevis, Hydraena evanescens, Stictonectes rufulus, Hydraena pygmaea, Elmis maugetii) se retrouvent presque toutes dans les stations du cours inférieur du Tavignano. Seules les deux Hydraena sont strictement cantonnées dans deux stations de la Restonica (stations 16 et 18) mais leur rareté ne permet pas de les considérer actuellement comme caractéristiques de ce groupement II. En fait, la communauté des Coléoptères de ce groupement apparaît comme appauvrie par rapport à celle du groupement I : la disparition des espèces présentes dans le bas Tavignano est progressive dans la Restonica depuis la station 30 (alt. 450 m) jusqu'à la station 16 (alt. 1000 m).

Les groupements III et IV sont formés par des stations qui ont des valeurs positives sur l'axe 1 et qui se placent presque toutes dans le quadrant supérieur droit.

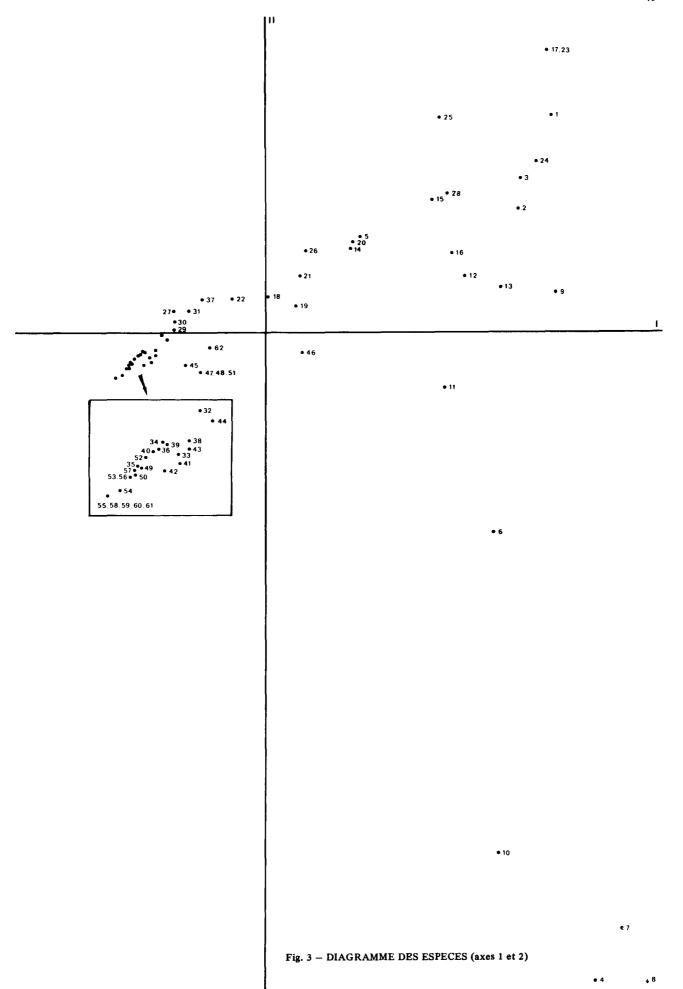
On peut envisager un groupement III réunissant les stations 23, 27, 24, 17, 21, 9, 11, 13, 5. On trouve là tous les affluents du cours inférieur de la Restonica (stations 17, 21, 23, 24, 27), deux affluents du cours supérieur (stations 9 et 11) et deux stations du cours supérieur de la Restonica (stations 13 et 5). On remarquera que ces quatre dernières stations, du fait de leur situation à des altitudes supérieures, s'éloignent des autres stations du groupement. La plupart des affluents inclus dans ce groupement ont un caractère eurytherme, la température de l'eau en été étant comprise entre 15 et 20°. Sur le diagramme des espèces le groupement est moins bien individualisé car les espèces caractérisant le peuplement des deux affluents du cours supérieur (stations 9 et 11) tendent à rejoindre les espèces définissant le groupement IV. Par contre, les espèces des affluents du cours inférieur sont assez bien groupées sur le diagramme et, de plus, l'examen de la matrice montre qu'elles doivent être considérées comme caractéristiques de la communauté du groupement III ; citons : Hydraena subacuminata, Hydroporus tessellatus, Dryops luridus, Dryops lutulentus et Eubria palustris trouvée assez abondante dans la station 27.

Une forte densité de points en haut et à droite de l'origine des axes définit le groupement IV constitué par des peuplements de sources (stations 10, 12, 28, 20, 14, 7, 29, 22) et par ceux de deux affluents froids de la haute Restonica (stations 6 et 8). On constate donc que sur les 9 sources du réseau 8 sont groupées dans la même association bien qu'elles s'étagent sur un large secteur altitudinal (entre 400 et 1500 m).

Les espèces qui caractérisent cet ensemble, et en particulier la zoocénose des sources, sont :

Agabus cephalotes Agabus binotatus Agabus aubei

En Provence, ces espèces se trouvent aussi dans les ruisseaux temporaires.



Hydroporus regularis Ochthebius montanus corsicus Anacaena limbata Limnius sulcipennis damryi Hydraena sp. Elodes sp. 2 Elodes sp. 3

L'examen de la distribution des espèces dans le quadrant supérieur droit du second diagramme (fig. 3) suggère pour les groupements III et IV une structure biocénotique un peu différente de celle qui a été précédemment retenue d'après la distribution des stations. Il y a bien deux groupements d'espèces mais ils ne recouvrent pas exactement les deux groupements stationnels.

Le groupe comprenant les espèces 18, 46, 19, 21, 26, 14, 20, 5 (Hydraena subacuminata, Agabus didymus, Hydroporus tessellatus, Dryops lutulentus, Eubria palustris, Anacaena glabricollis, Dryops luridus, Agabus bipustulatus) correspond aux stations 23, 24, 27, 17, 22, 21. L'autre groupe, comprenant les espèces 11, 9, 13, 12, 15, 28, 2, 16, 24, 25, 1, 23, 17 (Graptodytes sexguttatus, Hydroporus regularis, Hydroporus discretus, Deronectes lareyniei, Limnius sulcipennis damryi, Anacaena limbata, Agabus aubei, Elodes sp. 1. Ochtebius montanus corsicus, Hydraena sp.) correspond aux stations 5, 13, 9, 11, 7, 29, 28, 20, 6, 14, 8, 12, 10. Ainsi les stations 5, 9, 11 et 13, précédemment rattachées au groupement III, rejoignent les stations du groupement IV. Dans cette nouvelle interprétation les deux groupements sont plus homogènes, écologiquement mieux définis et bien séparés en altitude. Les affluents du cours inférieur de la Restonica avec leur peuplement à tendance eurytherme sont dès lors réunis dans le groupement III ; la communauté de type sténotherme d'eau froide est représentée par le groupement IV qui réunit les stations du cours supérieur de la Restonica et les sources.

Nous avons pensé que, pour les stations 9, 11, 13, 5, leur éloignement du groupement IV pouvait résulter de l'attraction exercée par les points des stations 1, 2, 3, 4 qui sont très éloignés de l'origine des axes — cette attraction provenant de la présence dans les deux groupes de stations, de Agabus binotatus, Helophorus glacialis, Graptodytes sexguttatus, Hydroporus regularis. Nous avons alors réalisé une nouvelle analyse en excluant le peuplement des stations 1, 2, 3, 4. Dans le nouveau graphique (fig. 4), où ne se placent que 33 stations, les stations 9, 11, 13 et 5 s'intègrent sans conteste au groupement IV; on remarque en outre que l'ensemble des points se distribue selon une «courbe structurale en U», semblable à celle observée par VERNEAUX (1973).

C – LES COMMUNAUTES DE COLEOPTERES ET LA ZONATION ECOLOGIQUE

Les diagrammes d'affinités entre espèces mon-

trent une diminution de la diversité de gauche à droite, le long de l'axe 1. De ce fait les Coléoptères offrent moins d'intérêt que d'autres groupes, comme les Ephémères ou les Trichoptères, pour établir la typologie complète d'un réseau hydrographique. Cependant, le resserrement de la structure et la forte densité des points près des axes, dans les quadrants gauches des diagrammes espèces, traduisent l'importance des Coléoptères pour caractériser les parties moyennes et inférieures des réseaux.

Pour le cours d'eau axial, en aval de la côte 1 000 m, il existe une bonne correspondance entre les groupements de Coléoptères et les niveaux typologiques d'IL-LIES et BOTOSANEANU.

Ces niveaux ont été précédemment reconnus, pour le même réseau, par l'un de nous (GIUDICELLI 1970) au cours d'une étude portant sur l'ensemble du peuplement d'Invertébrés. Le groupement I caractérise l'épipotamon qui, ainsi, est bien défini par sa faune de Coléoptères ; le groupement II caractérise l'hyporhithron.

La signification des groupements III et IV par rapport au schéma de zonation classique est moins nette, mais la confrontation avec les subdivisions du rhithron est réalisable :

- le groupement III se rapporte aux torrents hémistenothermes ou eurythermes d'altitudes moyennes, dans la zone du métarhithron ;
- -le groupement IV se rapporte aux sources, aux torrents stenothermes des altitudes supérieures, dans la zone du crenon et de l'épirhithron.

La succession des groupements suit donc les niveaux de la zonation classique.

Les groupements apicaux (I et IV) sont les mieux définis; les espèces qui présentent les plus fortes contributions aux axes factoriels I et II sont réparties dans ces deux groupements.

Contributions relatives des espèces aux axes factoriels

1. analyse comportant toutes les stations (37)

Groupement I

Bidessus saucius	452
Laccobius sinuatus	451
Dryops costai	412

Groupement IV

Helophorus glacialis	754
Agabus cephalotes	437
Agabus binotatus	415

2. analyse comportant 33 stations (stations 1, 2, 3, 4 enlevées)

Groupement I

Scarodytes nigriventris	521
Bidessus minutissimus	513

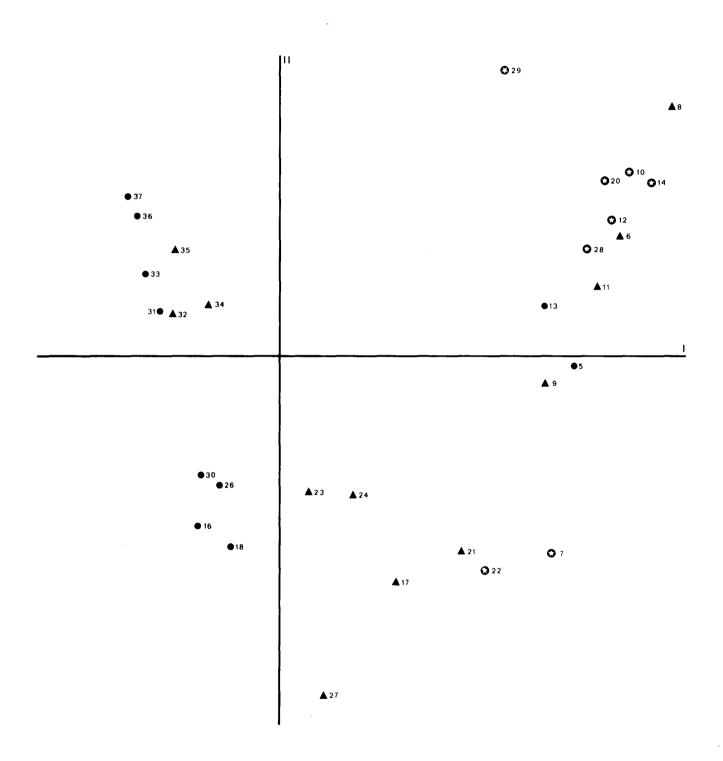


Fig. 4 – DIAGRAMME DES STATIONS (axes 1 et 2) - les stations 1, 2, 3, 4 ont été enlevées de l'analyse.

492
481
465
535
498

Les groupements II et III apparaissent plutôt comme intermédiaires entre les groupements extrêmes : le groupement II est une variante plus froide et moins eurytherme du groupement I, le groupement III une variante moins stenotherme du groupement IV. Il existe, d'ailleurs, des stations qui font la transition entre les groupements :

-la station 30 est intermédiaire entre les groupements I et II ; elle est, en effet, la plus chaude (maximum d'été : $20^{\circ}2$) des 4 stations du groupement II ;

-la station 21 est intermédiaire entre les groupements III et IV; elle est la plus sténotherme (moyenne estivale: 13°) des 5 stations du groupement III.

Communautés des niveaux typologiques

Dans ce répertoire nous classons les espèces en fonction de leur degré de fidélité à un niveau ou à une zone.

Au premier rang viennent les espèces exclusives, celles qui ne figurent que dans une zone ; parmi elles, certaines vivent dans toutes les stations de la zone considérée, d'autres dans quelques stations ou même dans une seule station. On indiquera, pour chacune d'elle, le nombre de stations où elle figure.

Nous distinguons aussi les espèces préférentes, celles qui vivent dans des stations appartenant à des zones différentes mais qui atteignent une abondance et une fréquence plus élevées dans une zone particulière où elles trouvent leur optimum écologique.

Les autres espèces du groupement ou de la communauté zonale sont qualifiées d'espèces «compagnes».

- Groupement I: biocénotype de l'épipotamon (4 st.)

- espèces exclusives

Bidessus minutissimus	(4 - 4)
Scarodytes nigriventris	(4 - 4)
Helichus substriatus	(4 - 4)
Laccophilus hyalinus	(3 - 4)
Stictonectes optatus	(3 - 4)
Stenelmis canaliculata	(3 - 4)
Normandia nitens	(3 - 4)
Guignotus pusillus	(2-4)
Hydrochus grandicollis	(2-4)
Aulonogyrus striatus	(1 - 4)
Laccobius mulsanti	(1 - 4)
Berosus affinis	(1 - 4)

- espèces préférentes

Haliplus lineatocollis, Deronectes moestus, Yola bicarinata, Graptodytes varius, Bidessus saucius, Orecto-

chillus villosus, Laccobius sinuatus, Limnius intermedius, Dryops costai.

- espèces compagnes

Potamonectes martini, Stictonectes rufulus, Elmis maugetii, Esolus brevis, Anacaena limbata.

- Groupement II: biocénotype de l'hyporhithron (4 st.)

- espèces exclusives

Hydraena evanescens (1 - 4) Hydraena pygmaea (1 - 4)

- espèces préférentes

Potamonectes martini, Stictonectes rufulus, Esolus brevis, Elmis maugetii.

- espèces compagnes

Haliplus lineatocollis, Agabus bipustulatus, Bidessus saucius, Deronectes moestus, Graptodytes varius, Hydroporus tessellatus, Yola bicarinata, Orectochillus villosus, Limnius intermedius, Dryops costai, Hydraena subacuminata, Laccobius sinuatus, Anacaena glabricollis, Hydrocyphon australis.

- Groupement III: biocénotype de l'épirhithron et du métarhithron d'altitude moyenne (5 st.)

- espèces exclusives

Dryops lutulentus (3 - 5) Dryops lutidus (1 - 5)

- espèces préférentes

Graptodytes sexguttatus, Hydroporus tessellatus, Limnius sulcipennis, Hydraena subacuminata, Anacaena glabricollis, Eubria palustris.

- espèces compagnes

Haliplus lineatocollis, Agabus binotatus, Deronectes moestus, Deronectes lareyniei, Graptodytes varius, Stictonectes rufulus, Limnius intermedius, Elmis maugetii, Elodes sp. 1.

- Groupement IV : biocénotype du crénom et de l'épirhithron d'altitude (14 st.)

- espèces exclusives

Agabus cephalotes	(9 - 14)
Hydroporus regularis	(5 - 14)
Agabus aubei	(2 - 14)
Elodes sp. 2	(2 - 14)
Hydroporus discretus	(1 - 14)
Ochthebius montanus	(1 - 14)
Elodes sp. 3	(1 - 14)

- espèces préférentes

Agabus binotatus, Helophorus glacialis, Deronectes lareyniei, Anacaena limbata, Limnius sulcipennis.

- espèces compagnes

Agabus didymus, Agabus bipustulatus, Graptodytes sexguttatus, Hydroporus tessellatus, Anacaena glabricollis, Anacaena limbata, Elmis maugetii.

D - REPARTITION DES ESPECES EN FONCTION DU SUBSTRAT

Dans chaque portion de cours d'eau et dans chaque station l'hétérogénéité du fond et les différences locales de l'intensité du courant créent une mosaïque plus ou moins serrée d'habitats différents.

Les Coléoptères fréquentent principalement les zones d'eau calme : portions rivulaires, mouilles, cuvettes. Les habitats de plein courant ne sont pas favorables aux Hydrocanthares. Par contre, les Elminthidés qui, à l'état larvaire et à l'état adulte possèdent des adaptations morphologiques à la vie dans les eaux rapides, font partie du peuplement des pierres et des rochers exposés au courant. Nous avons rencontré les Elmis et les Limnius jusqu'à des vitesses de courant de 120 cm/s mais leur optimum écologique correspond à des courants moyens (40-50 cm/s). Stenelmis canaliculata fréquente les mêmes habitats mais elle est plus rhéophile puisque nous l'avons récoltée aussi dans des courants dépassant 150 cm/s. L'habitat constitué par les mousses imergées est aussi très favorable aux Elminthidés (BERTHELEMY, 1966), mais dans les stations étudiées ce type de substrat est à peu près inexistant.

On retiendra dans les eaux calmes quatre habitats définis par la nature du substrat et possédant chacun un groupement caractéristique de Coléoptères.

1. Groupement des fonds vaseux.

On le trouve dans le cours inférieur du Tavignano et de la Restonica. Le sédiment est peu épais (1 à 2 cm), reposant sur la roche mère ou sur des cailloux de diverses tailles. Les seuls Coléoptères sont des Hydrocanthares. Quatre espèces sont caractéristiques de cet habitat : Yola bicarinata obscurior, Bidessus saucius bigoti, Haliplus lineatocollis, Laccophilus hyalinus. Les espèces compagnes sont Deronectes moestus, Scarodytes nigriventris, Stictonectes optatus, Potamonectes martini. Cette dernière espèce apparaissant dans la Restonica.

Dans les sources limnocrènes et dans les portions calmes des sources rhéocrènes ce substrat héberge Agabus cephalotes et A. binotatus.

Dans les petits affluents de la zone de l'épi et du métarhithron Deronectes lareyniei et Graptodytes sexguttatus vivent dans la mince couche de sédiment.

Les substrats vaseux se retrouvent en haute altitude dans des mares et des étangs de tourbières (pozzines) où vivent d'importantes populations de *Potamonectes* griseostriatus et d'Agabus bipustulatus intermedius.

2. Groupement des fonds de galets.

L'eau s'écoule lentement ; le courant est faible mais suffisant pour empêcher le dépôt de sédiments fins. Le peuplement est marqué par une forte participation des Elminthidés et Dryopidés (Dryopidés sensu lato).

Espèces caractéristiques : Bidessus minutissimus, Orectochillus villosus bellieri, Dryops costai, Limnius intermedius, Normandia nitens, Esolus brevis. Il faut ajouter Potamonectes martini qui est plus fréquent et plus abondant ici que sur les autres substrats.

Dans les affluents, le peuplement des galets avec courant lent a pour caractéristiques les *Dryops* et les *Limnius*: *Dryops luridus* et *Limnius sulcipennis damryi* dans les affluents hémisténothermes, *Dryops lutulentus* et *Limnius intermedius* dans les affluents plus chauds.

Les deux habitats que nous venons de considérer occupent des surfaces importantes et dominent dans le cours inférieur du Tavignano qui correspond à l'épipotamon (GIUDICELLI 1970) ; dans le cours inférieur de la Restonica (hyporhithron) ils sont encore fréquents jusqu'à 800 m d'altitude mais de dimensions plus réduites.

ILLIES (1958) avait distingué dans l'épipotamon de la Fulda deux substrats principaux : la vase et les galets (Schlamm und Geroll). Chacun héberge une biocénose caractéristique définie par sa communauté de Coléoptères. ILLIES retient un faciès à Haliplides (Haliplus fluviatilis, Laccophilus hyalinus...) comme indicateur de la biocénose des fonds vaseux ; il définit pour celle des fonds de galets un faciès à Dryopides dont les espèces les plus représentatives sont Elmis maugetii, Limnius tuberculatus, Stenelmis canaliculata, Orectochillus villosus... Des observations similaires ont été faites en Roumanie (ILLIES et BOTOSANEANU, 1963) et nous retrouvons en Corse les mêmes communautés de Coléoptères sur ces substrats.

3. Groupement des fonds sableux

Des bancs de sable grossier s'installent dans les parties aval de biefs calmes et sur les rives convexes. Le peuplement est pauvre en espèces et en individus ; les espèces qui s'y trouvent ne sont pas caractéristiques de cet habitat et elles proviennent des substrats voisins. Dans les relevés figurent Limnius intermedius, Esolus brevis, Hydraena.

4. Groupement de pierres

Cet habitat fait la transition entre les habitats lénitiques et les habitats de plein courant. Les eaux ne sont pas immobiles mais la vitesse du courant est inférieure à 40 cm/s. Les espèces les plus fréquentes sont Elmis maugetii, Hydrocyphon australis (larves), plus sporadiquement on note Potamonectes martini et Deronectes moestus.

BIBLIOGRAPHIE

Angelier E. (1959). – Hydrobiologie de la Corse. Les eaux douces de la Corse et leur peuplement. Vie et Milieu, suppl. nº 8, 1-56.

- Berthélémy C. (1966). Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et les Coléoptères d'eau courante (Hydraena et Elminthidae) des Pyrénées. Ann. Limnol., 2 (2), 227-438.
- Berthélémy C. (1977). Description de deux larves de Limnius et remarques sur la systématique et la répartition du genre (Coléoptères Elminthidae). Ann. Limnol., 3 (2), 253-266.
- Bertrand H. (1946). Notes écologiques sur la distribution des Coléoptères aquatiques orophiles. *Entomologiste*, 2, 143-154.
- Bertrand H. (1954). Hydrobiologie de la Corse Coléoptères (imagos et larves). Vie et Milieu, suppl. nº 8, 213-222.
- Bigot L. (1958). Notes entomologiques et biogéographiques sur l'île de Corse. Vie et Milieu, 9 (3), 361-378.
- Champion G.-C. (1894). An entomological excursion to Corsica. Trans. ent. Soc. Lond., 225-242.
- Dieck G. (1871). Ein entomologischer Ausflug in die Berge Süd-Corsica's. *Berl. ent. Zeitschr.*, 14, 397-404.
- Fairmaire L. (1859). Notice nécrologique sur Ph. Lareynie suivie d'observations sur les Coléoptères de l'île de Corse. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 261-286.
- Giudicelli J. (1970). Les biocénoses zonales d'un réseau hydrographique. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 43, B, 107-125.

- **Guignot F.** (1931). Les Hydrocanthares de France. *Toulouse*, 1057 p.
- **Guignot F.** (1947). Faune de France Coléoptères Hydrocanthares. *Lechevalier*, *Paris*.
- Illies J. (1958). Die Barbenregion mitteleuropäischer Fliessgewäser. Verh. int. Ver. theor. angew. Limnol., 13, 834-884.
- Illies J. et Botosaneanu L. (1963). Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes considérées surtout du point de vue faunistique. Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol., 12, 1-57.
- Rueschkamp F. (1925). Zur vertikalen und horizontalen Verteilung der aquatilen Koleopteren des Rhein.-westf. Schiefergebirges. Ver. naturhist. Verein preuss. Rheinl. westf., 82, 111-148.
- Sainte Claire Deville J. (1914). Catalogue critique des Coléoptères de la Corse Caen.
- Schaefer L. (1964). Dix voyages entomologiques en Corse. Ann. Soc. hort. Hist. nat. Hérault, 104 (2-3), 119 p.
- Vaillant F. (1956). Recherches sur la faune madicole de France, de Corse et d'Afrique du Nord. *Mem. Mus. nat. Hist. nat., Zool., 11,* 1-258.
- Verneaux J. (1973). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs essai de biotypologie. *Thèse Besançon*.
- **Vodoz G.-P.** (1900-1901). Excursions entomologiques en Corse. *Misc. Entomol.* 8, 89-92, 9, 49-52.

Sur la biologie et l'écologie des espèces du genre Hemineura Tetens en Provence occidentale (Psocoptères Elipsocidae)

F. GUILLAUMONT '

RESUME

Dans ce travail sont décrits les biocycles de deux espèces d'Hemineura strictement méditerranéennes, H. hispanica et H. bigoti. Ces espèces sont univoltines avec apparition des larves et des imagos en saison froide. En dehors de cette saison, les deux espèces subsistent sous forme d'œufs soumis à un état de vie ralentie comparable à une diapause.

Le développement larvaire se déroule en six stades ; sa durée s'échelonne, pour les deux espèces, entre un mois et un mois et demi. Les six stades sont décrits et figurés. Le développement larvaire est comparable chez ces *Hemineura*; par contre, leur éthologie diffère quelque peu.

ABSTRACT

The life histories of two strictly mediterranean Psocoptera species, *Hemineura hispanica* and *H. bigoti*, are described in this paper. These species are univoltine. Nymphs and adults are found mainly throughout the winter season. Out of winter, the two species only remain in the egg stage. The eggs stay in a latent life, such as a diapause, until beginning of the cold period.

H. hispanica and H. bigoti have six instars. The early stages are described and figured. These Psocids have a similar larval developpement, but their ethology is often different.

Le Genre Hemineura a fait l'objet d'une mise au point systématique relativement récente (BADONNEL, 1970); ce genre regroupe trois espèces connues de France: H. dispar, H. hispanica et H. bigoti.

Jusqu'à présent dans la région provençale seules étaient signalées *H. hispanica* et *H. bigoti* (BADONNEL, 1938 et 1970, BIGOT et BODOT, 1972), mais récemment *H. dispar* a été prise au Mont Ventoux (2) (cédraie, le 7.10.1975 : 1 & et le 20.1.1976 : 2 \(\rightarrow). Mention doit être faite d'une autre station à la Bolline, Alpes-Maritimes, où la présence de ce Psoque a été constatée.

La figure 1 donne un aperçu des différences existant dans les impressions du vertex, front et postclypéus chez les trois espèces du genre. Ces taches servent de caractère différentiel en systématique.

La présente étude ne concerne que les espèces H. hispanica et H. bigoti. Ces Hemineura font partie de la communauté des Psocoptères du pin d'Alep en Provence occidentale (GUILLAUMONT, 1976). Ce sont de bonnes caractéristiques du biotope ; de plus elles présentent des biocycles originaux, par rapport aux autres espèces de la communauté, en ce sens que les individus se manifestent uniquement en saison hivernale. Il s'agit d'espèces strictement localisées dans la région méditerranéenne, qui réagissent de façon significative aux particularités climatiques régionales par une adaptation de leur biocycle.

Jusqu'à présent, il n'existait aucune information sur la biologie et l'écologie des espèces méridionales du genre *Hemineura*: *H. hispanica et H. bigoti*.

J'ai étudié les populations d'Hemineura d'une part dans leur milieu naturel (au sein de la communauté des Psoques), d'autre part au laboratoire où j'ai pu suivre leur cycle de vie.

Le milieu naturel est représenté par une pinède à pins d'Alep sise dans la proche banlieue marseillaise. L'étude de terrain a été menée dans deux stations (1 et 2) situées sur la plate-forme d'une même colline : la station 1 est caractérisée par une formation arborescente dense ; la station 2 a un couvert forestier plus clairsemé. Une station (station 3) située à la lisière de la pinède et des cultures, a été exploitée de façon temporaire dans le but de fournir des données complémentaires.

^(*) Laboratoire de Biologie Animale-Ecologie, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme – 13397 Marseille Cedex 4.

⁽¹⁾ Ce travail est extrait d'une thèse de spécialité soutenue à l'Université de Provence en Avril 1976.

⁽²⁾ Les captures dans la station du Mont Ventoux ont été effectuées par Monsieur BIGOT et moi-même ; celles de la Bolline par Monsieur BIGOT.

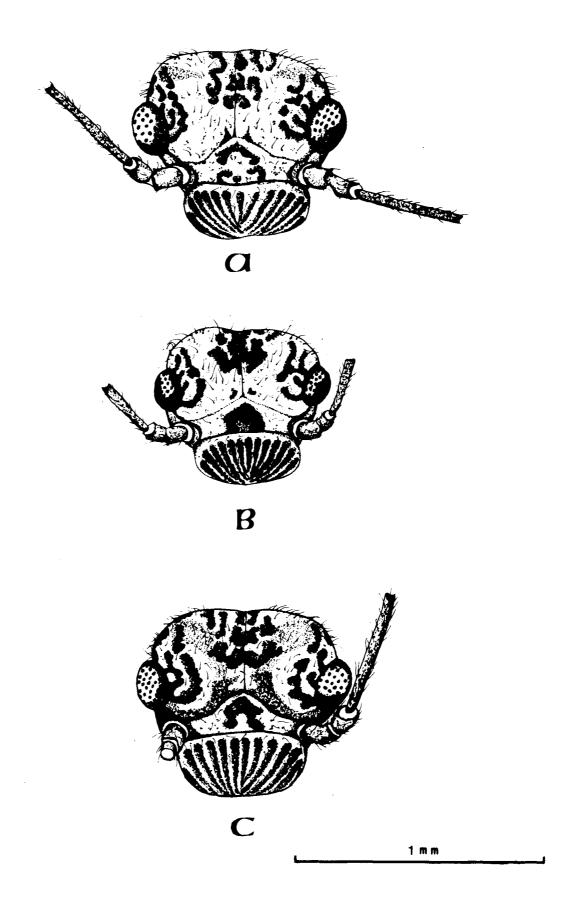


Fig. 1 – TETES DES TROIS ESPECES D'HEMINEURA : A/H. BIGOTI - B/H. HISPANICA - C/H. DISPAR.

I. – LOCALISATION ET DISTRIBUTION DES HEMINEURA

Des trois espèces d'Hemineura connues, deux ne peuvent se rencontrer dans une même station en raison de leur différence de biotope : ce sont H. dispar et H. bigoti. H. dispar a été récoltée en Provence seulement dans deux stations : le Mont Ventoux (Vaucluse) et la Bolline (Alpes-Maritimes). Il s'agit de stations d'altitude à la limite du domaine méditerranéen. D'ailleurs, H. dispar est signalée par BADONNEL (1943 et 1970) des pays septentrionaux : Allemagne, Finlande, Suède, Suisse par exemple. Pour cet auteur «c'est probablement une relique post-glaciaire».

Les seules stations de *H. bigoti* que nous connaissons, à l'heure actuelle, appartiennent au domaine méditerranéen de la chênaie verte ; elles sont au nombre de deux :

- 1/ forêt de Cadarache, Bouches-du-Rhône (ROUGON, 1970).
- 2/ Marseille, la Bethéline (BIGOT et BODOT, 1972).

L'espèce serait représentative de la garrigue et liée aux formations xériques (BIGOT, GRAUBY, POINSOT.. 1973).

La troisième espèce provençale, *H. hispanica*, a une amplitude écologique plus étendue que l'espèce précédente. D'ailleurs, elle peut se rencontrer en Provence aussi bien dans les stations de *H. bigoti* que de *H. dispar*. Les stations de *H. hispanica* se situent en France dans la région de Montpellier (QUEZEL, RIOUX et VERDIER, 1949) ainsi que dans le massif de l'Estérel (BADONNEL, 1938). Je mentionne que l'espèce a été prise récemment à Cadarache, Bouches-du-Rhône. A l'étranger, cet *Hemineura* est cité d'Espagne seulement (EINDERLEIN, 1907).

II. – TECHNIQUES DE RECOLTE ET D'ELEVAGE

2.1. RECOLTE

Les Hemineura sont prélevés par battage des branches de pin d'Alep. Ces insectes sont récoltés de manière très simple en faisant grimper les individus sur des fragments d'écorce ou des branchettes de pin. La récupération des Psoques suivant cette méthode nécessite un temps relativement long mais réduit considérablement le facteur mortalité, qui au demeurant ne doit pas être négligé dans le cas de ces espèces rares et représentées par très peu d'individus.

Il faut préciser que dans la pinède, seul *H. bigoti* est très rare, alors que *H. hispanica* est assez abondant

en lisière (station 3). La prospection de la zone périphérique à cette station de lisière a permis de constater, que les individus de *H. hispanica* restaient cantonnés sur une dizaine d'arbres âgés; les pins jeunes de la station 3 n'abritent aucun exemplaire de ce Psoque. Cette localisation très ponctuelle est à mettre en relation avec la sédentarité de l'espèce, qui semble être une conséquence de l'aptérisme.

On peut supposer que sur le plateau (station 1 et 2), où seul un exemplaire de *H. hispanica* a été trouvé, l'espèce est présente accidentellement, probablement transportée de façon passive par le vent ; ce dernier doit d'ailleurs jouer un rôle important dans la dissémination des espèces aptères.

Grâce à la prospection de la station 3, il a été possible de récupérer 47 exemplaires de H. hispanica.

Le battage de nombreux arbres de la pinède s'est révélé négatif quant à la présence de *H. bigoti* qui semble être une espèce aussi dispersée que rarissime. Seulement quatre exemplaires de cet *Hemineura* figurent dans mes relevés ; un autre individu a été recueilli dans une station du plateau (station 4) (1).

2.2. METHODES D'ELEVAGE

H. bigoti et H. hispanica, dont le développement s'effectue conjointement dans le biotope en période hivernale, vivent sur le pin dans des conditions abiotiques analogues. Il est donc nécessaire de réaliser des élevages en tenant compte, le plus possible, des conditions climatiques régnant dans le milieu naturel. J'ai pu constater, dans la conduite de mes élevages, que chez ces insectes un facteur prépondérant était l'hygrométrie. La température ne semble être qu'un facteur secondaire dont le rôle exact n'a pas été mis en évidence.

Avant d'exposer la méthode d'élevage utilisée pour les *Hemineura*, il faut préciser que dans le cas de ces Psoques, il est nécessaire :

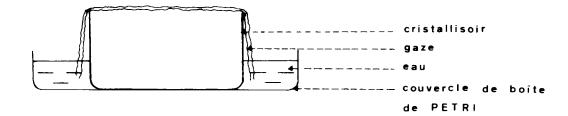
- en premier lieu, de créer une humidité ambiante à saturation;
- en second lieu, de fournir un substrat sans excès d'humidité (2). Si ce substrat est trop humidifié, les insectes ne s'alimentent pas.

J'ai donc mis au point un système d'élevage simple, respectant ces deux exigences principales.

Pour ce faire, j'ai utilisé des petits cristallisoirs recouverts de plusieurs épaisseurs de gaze ; chaque cristallisoir repose dans un récipient de verre (genre couvercle de boîte de PETRI, rempli d'eau) (voir le schéma page suivante).

⁽¹⁾ La station 4 représentée par un pin âgé est située sur le plateau dans une zone périphérique à la station 1 ; les récoltes sur cet arbre n'ont été qu'épisodiques.

⁽²⁾ Le substrat est constitué par des branchettes de pin prélevées généralement sur des arbres âgés ; sur celles-ci se développe le *Pleurococcus* qui représente l'alimentation des *Hemineura*. Ces branchettes permettent par ailleurs aux larves de trouver des refuges (fissures par exemple).



La gaze très hygrophile joue le rôle de «pompe à eau» et assure au milieu d'élevage une humidité à saturation.

La méthode employée s'est révélée efficace dans tous les cas. La mortalité est restée très faible.

Deux sortes d'élevages ont été réalisés :

- élevages d'individus isolés dans des cristallisoirs de diamètre D = 3,7 cm, dans le cas de H. bigoti et H. hispanica;
- élevages d'individus en groupe dans des cristallisoirs de diamètre D = 6 cm pour H. hispanica seulement.

III. – DONNEES SUR LES CYCLES VITAUX LA REPRODUCTION – LE DEVELOPPEMENT

3.1. ELEMENTS DES CYCLES VITAUX

3.1.1. Les données de terrain

En raison du nombre trop peu élevé d'individus récoltés, il n'est pas possible d'obtenir beaucoup de précisions sur les cycles des *Hemineura*. Néanmoins, on constate que ces Psoques sont recueillis dans la nature pendant la saison hivernale et disparaissent avec le retour de la belle saison.

H. hispanica, récolté sur le plateau le 20.1.73, n'est représenté dans les prélèvements que par un exemplaire femelle. Cette même espèce est nettement plus abondante dans une station de lisière (station 3). Dans cette station H. hispanica a été recueilli dès le mois de novembre. J'indique ici les dates de récolte et le nombre d'individus obtenus :

```
le 20.11.73, 16 larves;
le 18.12.73, 11 femelles;
le 29.12.73, 7 femelles;
le 8. 1.74, 13 femelles.
```

Après la date du 8.1.74, les battages, malgré leur répétition pendant les mois de janvier et février n'ont fourni aucun individu de cette espèce. Par contre, un individu femelle a été récolté le 3.3.75. J'ai gardé cet exemplaire en vie jusqu'au 16.4.75. Il est donc probable que *H. hispanica* se manifeste dans la nature jusqu'au début du mois d'avril.

H.bigoti qui paraît plus abondante que H. hispanica dans les relevés sur le plateau (stations 1 et 2) est en réalité une espèce plus rare que cette dernière ; en effet, tous les individus de H. bigoti ont été prélevés uniquement pendant l'année 1973. Depuis lors, des battages effectués pendant la période froide, qui correspond au cycle de cet Hemineura, n'ont donné aucun résultat. Cette remarque est à rapprocher des observations de BIGOT (ab ora) qui n'a pas repris l'espèce à Cadarache depuis 1970.

Comme pour *H. hispanica*, je précise les dates d'obtention de *H. bigoti* et le nombre d'exemplaires recueillis dans les trois stations du plateau :

```
- stations 1 et 2 : le 24. 1.73, 2 femelles ;
: le 20. 3.73, 2 femelles ;
- station 4 : le 29.12.73, 1 larve.
```

3.1.2. Les données d'élevage

Les cycles des *Hemineura* ont été obtenus à partir de la mise en élevage :

- d'une part, de 45 femelles de H. hispanica (provenant des récoltes dont les dates ont été précisées précédemment) totalisant un peu plus de 1.100 œufs obtenus entre le 8.12.73 et le 12.1.74;
- d'autre part, d'une femelle de H. bigoti (cet individu a été prélevé au dernier stade larvaire le 29.12.73), qui a déposé une ponte de 80 œufs entre le 11.1.74 et le 23.1.74.

Chez les deux *Hemineura* les pontes ont subi un long repos de près de neuf mois. Les premières éclosions de *H. bigoti* se sont produites le 20.8.74 et se sont poursuivies jusqu'au 29.9.74; pour l'espèce *H. hispanica*, les éclosions se sont échelonnées du 25.8.74 au 28.10.74. Je dois signaler que pour cette dernière espèce, les éclosions ne se font pas régulièrement; en effet, j'ai pu remarquer que sur le total des pontes obtenues à partir de la génération de 1973, environ 90 % des œufs ne se sont pas développés et subissent donc un repos plus long (le parfait état de conservation des pontes a été constaté très régulièrement par de nombreuses dissections).

Les imagos, toujours représentés par des femelles, ont été observés un mois environ (parfois un peu plus) après les éclosions pour les deux *Hemineura*

Les femelles de *H. bigoti* (individus de la génération de 1974, obtenus en élevage) ont déposé leurs pontes entre le 9.10.74 et le 6.11.74. Ces pontes ont été gardées

et je dois signaler qu'en 1975 les éclosions ont eu lieu à partir du 10 octobre ; soit un retard de plus d'un mois et demi, par rapport à la génération de 1974, pour cet *Hemineura*.

Les pontes des femelles de *H. hispanica* (femelles obtenues en élevage en octobre 1974) ont été peu fréquentes et très irrégulières.

En définitive, *H. bigoti* et *H. hispanica* sont des espèces à génération annuelle unique et doivent être considérées comme univoltines aussi bien en élevage que dans la nature.

3.2. REPRODUCTION

3.2.1. Modalités de la ponte

Elle se déroule de façon identique chez les deux espèces. La femelle sur le point de pondre présente un comportement caractérisé par une vive agitation. Cette grande activité correspond à la recherche d'un substrat adéquat pour le dépôt des œufs. L'agitation de la femelle prend fin sitôt qu'un endroit propice a été trouvé.

La reconnaissance du substrat se fait toujours selon le même processus : la femelle «traîne» littéralement son extrémité abdominale à la surface des branchettes de pin présentes dans les enceintes d'élevage. Il est certain que les soies sensorielles des pièces génitales et de l'apex abdominal jouent un rôle prépondérant dans cette reconnaissance

Lorsque l'emplacement est choisi, la ponte commence immédiatement. Chez H. hispanica, j'ai remarqué que les femelles procèdent parfois à une reconnaissance supplémentaire du futur emplacement de l'œuf; cette reconnaissance se déroule de la même façon que la première. Ce dernier comportement n'a pas été remarqué chez H. bigoti.

Chez les deux espèces l'acte de ponte s'effectue de manière suivante : l'œuf de couleur blanchâtre, dont seule l'extrémité postérieure est visible, reste engagé quelques secondes dans cette position à l'intérieur des voies génitales. Pendant ce laps de temps, il est enduit de mucus provenant d'une «sécrétion rectale» (BA-DONNEL, 1943) auxquels se mélangent des débris grossiers d'écorce ingérés peu avant la ponte et qui n'ont pas subi une digestion complète. Sitôt que l'œuf est recouvert de son enduit, et que celui-ci prend une consistance visqueuse au contact avec l'atmosphère, la femelle plaque sa ponte au substrat d'un mouvement très vif de l'abdomen. Il est à noter que l'apex de l'œuf reste engagé dans les voies génitales, tandis que l'enduit commence à sécher. Lorsque la femelle se dégage, l'apex de l'œuf, qui n'a pas été recouvert de mucus, apparaît ทน

Seul H. hispanica tisse (grâce à une sécrétion des glandes labiales), de façon irrégulière, quelques fils de soie sur ses œufs. Chez cette espèce, ce tissage est

toujours absent dans le cas où les individus sont élevés isolément et existe dans la majorité des cas chez les individus groupés. Je n'ai jamais observé de «toile» sur les pontes de *H. bigoti*.

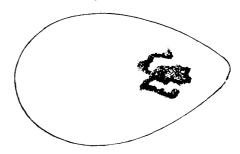
3.2.2. Lieu de ponte, description des pontes, fécondité

- H. hispanica

L'endroit choisi par la femelle est une fissure de l'écorce ou une dépression de celle-ci ; ce Psoque peut pondre aussi sur des surfaces lisses. La ponte est isolée. J'ai très rarement observé des groupes de trois ou quatre œufs ; il est probable que dans ce cas les œufs ont été ajoutés lors des différentes pontes par le même individu ou par d'autres femelles

Pour observer l'œuf, il est nécessaire de le débarrasser de son «enduit encroûtant». J'ai toujours effectué cette opération à l'aide d'une minutie. L'œuf grossièrement débarrassé de son revêtement écailleux est ensuite éclairei à l'acide lactique.

Cet œuf, de forme allongée, est arrondi à son extrêmité postérieure et légèrement acuminé à l'apex. Le chorion, de couleur blanchâtre, ne présente aucune ornementation. La membrane vitelline est mince et translucide ; elle possède vers l'apex une pigmentation brunâtre formant une tache que l'on retrouve à quelques variantes près dans tous les œufs de cette espèce (voir schéma ci-dessous).



La même pigmentation a été observée chez *H. bigoti*; il est possible que cette tache brune soit caractéristique des espèces du genre *Hemineura*. A ma connaissance dans la littérature scientifique que j'ai consultée, il n'est pas fait mention de cette pigmentation de la membrane vitelline chez les Psoques.

Dimensions concernant l'œuf de H. hispanica $(\pm 0.02 \text{ mm})$

 $-\,moyennes:longueur\quad 0,\!50\,mm\,.$

largeur 0,25 mm.

 $-\mbox{ extrêmes : longueur } \mbox{ 0,49 à 0,52 mm.}$

largeur 0,24 à 0,27 mm.

Des élevages individuels et des élevages groupés ont été tentés pour *H. hispanica*. Les résultats obtenus dans ces cas et concernant les pontes sont les suivants :

 individus isolés : 32, 36 et 60 œufs (pontes de trois femelles) ; - individus groupés : moyenne de 25 œufs par femelle avec des variations de 12 à 47 œufs.

Pour les individus élevés isolément, la première ponte est déposée six à sept jours après la dernière exuviation. Ce laps de temps est nécessaire à la maturation des œufs. La durée totale de la période de ponte varie individuellement entre 12 et 45 jours.

La femelle de *H. hispanica* a tendance à disperser ses œufs sur toute la surface du substrat dont elle dispose.

H. hispanica est donc peu prolifique, et il semble que les individus isolés pondent un nombre d'œufs plus élevé que les individus groupés. Des phénomènes d'ordre compétitif doivent manifestement intervenir dans les groupes ; la compétition se faisant ici exclusivement pour les lieux de pontes. Dans la nature, où les femelles de H. hispanica disposent d'une aire vitale plus importante, cette concurrence territoriale ne doit pas intervenir.

- H. bigoti

La femelle pond sur des branchettes à écorce rugueuse au relief accentué. Les branchettes à écorce lisse n'ont jamais été utilisées comme substrat de ponte par les individus. La ponte est groupée et se présente comme une masse brunâtre qu'il est facile de confondre avec un relief de l'écorce. Les œufs sont disposés régulièrement en quinconce ; ils sont généralement parallèles les uns aux autres. Les pontes isolées sont observées très rarement ; par contre, il est fréquent de rencontrer plusieurs pontes regroupées en un amas unique.

De même que pour *H. hispanica*, les observations ne sont rendues possibles qu'après avoir enlevé l' «enduit encroûtant» qui entoure l'œuf. L'œuf, de forme ovoide, présente un apex légèrement incurvé vers la face supérieure. Les caractères du chorion et de la membrane vitelline sont analogues à ceux de *H. hispanica*. La zone pigmentée remarquée chez cette espèce, existe aussi chez *H. bigoti*.

Dimensions concernant l'œuf de H. bigoti ($\pm 0,02 \text{ mm}$)

- moyennes: longueur 0,60 mm

largeur 0,30 mm

- extrêmes : longueur 0,59 à 0,61 mm

largeur 0,29 à 0,33 mm.

Les pontes de quatre femelles élevées individuellement totalisent respectivement : 81, 105, 152, 155 œufs, ce qui représente une moyenne de 123 œufs par individu. L'intervalle s'écoulant entre la mue imaginale et le dépôt de la première ponte est de six à sept jours. Ce délai est identique chez *H. hispanica*. La durée de la période pendant laquelle la femelle dépose ses œufs varie suivant les individus de 23 à 35 jours. La femelle dépose la totalité de la ponte sur quelques branchettes seulement (deux ou trois). La tendance

à la dispersion remarquée chez H. hispanica est, dans ce cas beaucoup moins nette.

On remarque, d'après ces quelques résultats, que *H. bigoti* peut pondre, en élevage, un nombre élevé d'œufs. On peut penser que dans la nature les pontes de ce Psoque sont numériquement comparables, mais il y a contradiction entre le nombre relativement important d'œufs déposés par la femelle de *H. bigoti* et le fait que l'espèce soit trouvée très rarement dans le milieu naturel. D'autre part, on note que la fécondité de *H. bigoti* est grande comparée à celle de *H. hispanica*.

La reproduction est parthénogénétique chez les deux *Hemineura*. Bien que connu, le mâle de *H. hispanica* reste d'une grande rareté; je ne l'ai jamais rencontré dans mes prélévements. Le mâle de *H. bigoti*, s'il existe, reste inconnu.

Les œufs, chez les deux espèces, subissent un long repos d'une durée de neuf mois à un an. Une particularité remarquable est à signaler à propos de *H. hispanica*: dans une même ponte, de nombreux œufs peuvent rester en état de repos au moins pendant une année supplémentaire.

3.3. ETUDE DU DEVELOPPEMENT PRE-IMAGINAL

3.3.1. H. hispanica

Le développement larvaire a une durée totale s'échelonnant entre 40 et 48 jours. Comme chez la plupart des *Elipsocidae*, on observe six stades larvaires au cours desquels l'insecte augmente de taille tandis que sa pigmentation s'accentue.

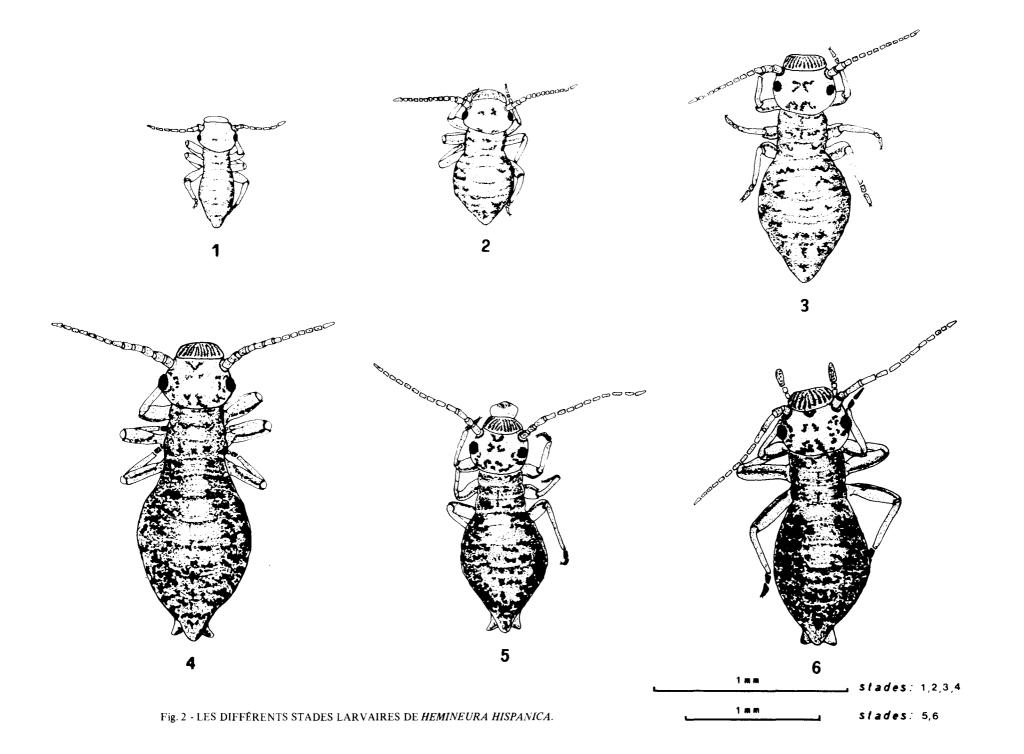
Je donne dans la suite du texte quelques caractères de pigmentation et des dimensions concernant les stades larvaires : de L_1 (larve de premier stade) à L_6 (larve de sixième stade).

- Stade I (Fig. 2.1)

J'ai remarqué que ce stade était toujours critique pour les larves ; en effet, des observations relatives aux L₁ à la naissance ont permis de constater que si le milieu d'élevage ne bénéficie pas d'une humidité à saturation, les larves ne se nourrissent pas et finissent par se dessécher au bout de deux ou trois jours.

La durée du premier stade, relativement longue, est de six à douze jours avec une moyenne de huit jours.

La coloration générale de la larve est très claire, le plus souvent jaunâtre ; seule la tête, gris brun très clair, est légèrement plus foncée que le reste du corps. L'abdomen est translucide. Aucune pigmentation n'est visible sur l'abdomen ou sur la tête. Les yeux sont petits et noirs. Les antennes de 8 articles sont pubescentes.



Dimensions: longueur moyenne du corps (en alcool): 0,57 mm.

- Stade II, III, IV, V (Fig. 2.2, 3, 4, 5).

La durée des différents stades, du 2ème au 6ème est de quatre à neuf jours avec une moyenne de six jours.

- tête : les zébrures du postclypéus sont perceptibles dès le stade II. Les taches brunes du vertex n'apparaissent partiellement qu'au stade III ; ces dernières se précisent chez la larve de quatrième stade. Dès le deuxième stade larvaire, les individus présentent des antennes à 13 articles.
- thorax : une vague pigmentation apparaît sur le thorax au stade II.
- abdomen : la pigmentation des tergites abdominaux est visible dès le stade II ; elle se précise et s'accentue au fur et à mesure des différentes mues.
 La pilosité générale est marquée ; chaque poil présente une petite tache basale sombre.
- pattes : au stade III, des bandes longitudinales brun clair apparaissent sur les fémurs des trois paires de pattes. Dès le stade II, les tarses acquièrent une coloration générale brune plus foncée que le reste de la patte. Au stade V, les tarses sont brun très sombre.

L ₂	L ₃	L4	L ₅
0,93 mm	1,20 mm	1,38 mm	1,50 mm

Dimensions: longueur moyenne du corps (en alcool).

- Stade VI (Fig. 2.6)

La durée de ce stade est de six à sept jours.

- tête : à ce stade, les dessins du vertex, du front, et du postclypéus sont distincts et définitifs ; ils se retrouveront chez l'imago avec une pigmentation plus accentuée brun foncé. La capsule céphalique présente une forte pilosité.
- thorax : les taches thoraciques, brun sombre tendent à prendre leur allure définitive.
- abdomen: les taches brun foncé, très denses, sont concentrées latéralement sur les tergites et les pleures abdominaux; elles contrastent avec la teinte de fond jaune clair et confèrent à l'insecte une coloration générale foncée. Cependant, dans la partie médiane des tergites, les taches sombres sont moins denses. L'abdomen se présente donc avec une partie médiane plutôt claire, entourée de deux bandes latérales brun foncé. Des exemplaires montrent, toutefois, une réduction notable de cette ligne médiane claire. Les taches de l'abdomen n'ont, de plus, aucun emplacement précis, et les variations individuelles sont nombreuses. La pilosité abdominale est marquée.

- pattes : les caractères de la larve de cinquième stade sont valables pour celle du sixième stade. On note que la pigmentation s'est légèrement accentuée. Les fémurs et les tibias de toutes les pattes sont brun, clair, les tarses demeurent brun foncé.

Dimensions: longueur moyenne du corps (en alcool) 1.95 mm.

La figure 2 est relative aux six stades larvaires de *H. hispanica*. Les échelles, variables pour les différents stades, sont indiquées pour chaque représentation. La pubescence générale n'a pas été représentée.

3.3.2. H. bigoti

Chez cette espèce, la durée du développement larvaire est de 34 à 39 jours. Comme chez *H. hispanica*, on observe dans le cas de *H. bigoti* six stades larvaires.

La nomenclature adoptée pour *H. hispanica* reste valable pour *H. bigoti*.

- Stade I (Fig. 3.1)

La larve de stade I de *H. bigoti* présente la même sensibilité à l'hygrométrie du milieu d'élevage, que celle de *H. hispanica*. En conséquence, la mortalité est sévère si l'humidité n'est pas maintenue à saturation dans les enceintes d'élevage.

Le premier stade a une durée de six à dix jours avec une moyenne de sept jours. Il est intéressant de noter que le stade I d'une larve a duré 16 jours.

A la naissance, la jeune L₁ est blanc jaune très clair. L'abdomen est translucide. La tête, de même coloration que le reste du corps, ne révèle pas encore de taches au niveau du vertex ou du postclypéus. Les yeux sont petits et noirs. Les antennes pubescentes ont huit articles de couleur brun clair.

Dimensions - longueur du corps :

- sur l'insecte vivant, 0,51 à 0,60 mm;
- en alcool, 0,75 mm.

- Stades II, III, IV, V (Fig. 3.2, 3, 4, 5)

Les stades larvaires, du deuxième au sixième, ont une durée de quatre à sept jours avec une moyenne de cinq jours.

- tête: les taches brunes du vertex, du front, et du postclypéus sont visibles dès le stade II, mais leurs contours restent imprécis. Au stade III, les zébrures du postclypéus prennent une coloration plus foncée.
 Ce n'est qu'au stade IV que les taches du vertex et du front se précisent et se pigmentent. Les yeux noirs sont relativement petits par rapport à la tête.
 Dès le stade II on observe 13 articles antennaires à pilosité marquée.
- thorax : chez la L3 les tergites sont partiellement colorés par des taches brun clair qui foncent chez la larve de quatrième stade.

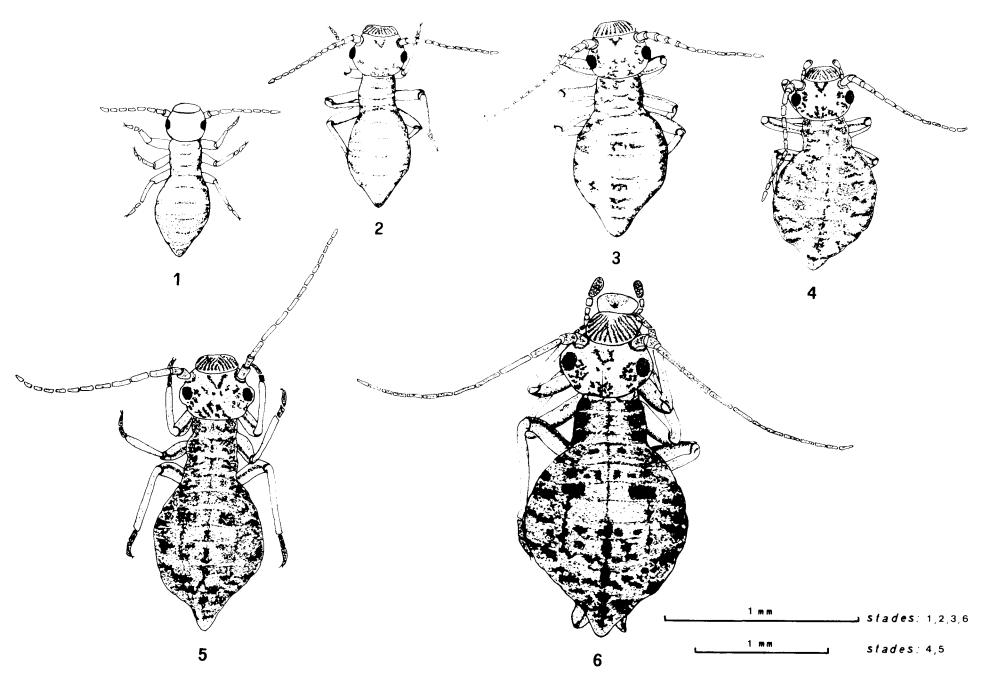


Fig. 3 - LES DIFFÉRENTS STADES LARVAIRES DE HEMINEURA BIGOTI.

- abdomen : la pigmentation abdominale apparaît
 à partir du quatrième stade et se précise au stade V.
 Les taches pigmentées en brun sont dispersées sur
 les segments abdominaux sans former de dessins
 caractéristiques. L'abdomen est pubescent, et le
 poil, comme chez H. hispanica, est simple, brun clair,
 une petite tache basale sombre marque son emplacement.
- pattes: chez la L3 les tarses sont colorés plus intensément que le reste de la patte. Les fémurs de chaque paire de pattes sont marbrés longitudinalement de brun foncé.

- Stade VI (Fig. 3.6)

La période correspondant à ce stade, neuf jours, est légèrement plus longue que la durée des autres stades, mis à part le stade I.

- tête : les taches brunes du vertex, du front, et du postclypéus sont les mêmes que chez la L5 mais sont plus pigmentées. La couleur brun foncé de ces taches, contraste avec le fond plus clair, blanc jaunâtre, de la capsule céphalique. Les antennes sont brun foncé ; leur pilosité est marquée. Les yeux noirs demeurent petits, par rapport au volume de la tête.
- abdomen : les caractères sont les mêmes que chez la larve de stade V. Les taches des tergites et des pleures abdominaux sont pigmentées en brun foncé ; elles demeurent dispersées et peu denses, localisées latéralement sur l'abdomen. Dans la partie médiane, et irrégulièrement sur chaque segment, les taches, très dispersées, laissent apparaître une large zone claire. On note l'existence de quelques taches brun clair localisées latéralement sur les sternites.
- pattes : les marbrures longitudinales des fémurs des trois paires de pattes sont un peu plus pigmentées que chez la L5. Les tarses sont brun foncé.

Dimensions : longueur du corps exprimée en mm. (mesures effectuées sur les individus vivants)

L ₂	L ₃	L4	L ₅
1 = 0,75	1 = 1,02	1 = 1,20	1 = 1,62
L = 0.96	L = 1,20	L = 1,50	L = 1,80
M = 0.81	M = 1,14	M = 1,35	M = 1,65

1 = longueur minimale observée

L = longueur maximale observée

M = moyenne des longueurs.

longueur du corps, exprimée en mm, des individus (en alcool)

L ₂	L3	L4	L ₅
0,90	1,14	1,59	2,10

Dimensions: longueur du corps (en alcool): 2,49 mm.

longueur du corps des insectes vivants, du premier au septième jour du stade VI (longueurs exprimées en mm).

JOURS									
ler	2e	3e	4e	5e	6e	7e			
1,89	1,99,	2,04	2,20	2,24	2,35	2,38			

La figure 3 représente les six stades larvaires de *H. bigoti*. Pour chaque stade l'échelle est précisée. La pubescence n'est pas mentionnée.

IV. – OBSERVATIONS SUR L'ACTIVITE CHEZ LES LARVES DE H. hispanica ET H. bigoti

Peu de temps après l'éclosion, les jeunes larves de *H. hispanica* sont sujètes à une activité exploratrice. Cette exploration amène très fréquemment les insectes à quitter leur milieu nourricier.

Ce comportement peut entraîner une forte mortalité au stade I, car les larves remontent rarement sur les branchettes de pin et n'ont donc plus la possibilité de se nourrir.

Chez cet Hemineura, le comportement de recherche peut durer plusieurs jours ; il aboutit, pour les insectes qui ont retrouvé le milieu nourricier, dès la fin du stade I ou au début du stade II, au choix d'un refuge plus ou moins grand, représenté généralement par une fissure de l'écorce ou une écaille soulevée. Lorsque l'abri est assez grand pour contenir l'insecte jusqu'au stade adulte, il est rare que l'individu change de cachette. J'ai toujours remarqué que devant l'entrée du refuge, H. hispanica tissait quelques fils de soie. Dans ce comportement, observé chez H. hispanica, il semble qu'interviennent des manifestations de phototactisme négatif et de thigmotactisme positif.

Les larves de *H. bigoti* ont très rarement été observées dans des abris tels que les fissures ; elles ne s'y réfugient que temporairement pour échapper aux agressions : par exemple un excès de lumière.

Pendant la période larvaire, les deux espèces se caractérisent donc par des activités différentes :

- H. hispanica est sédentaire et se réfugie dans un abri ;
- H. bigoti est active et se tient continuellement à la surface des branchettes de pin.

Nous devons tenir compte aussi de la mobilité des individus de chaque espèce ; en effet, *H. hispanica*, hors de son abri, présente à tous les stades une extrême vivacité (cette mobilité a souvent rendu les observations

difficiles). Par contre, *H. bigoti* est relativement peu mobile, tant à l'état larvaire qu'à l'état adulte.

Les deux espèces d'Hemineura, très voisines du point de vue biologique, se révèlent donc différentes quant à leur mode de vie. H. hispanica, qui se réfugie dans les fissures de l'écorce, échappe ainsi probablement plus facilement aux prédateurs que H. bigoti, d'autant plus qu'elle présente une grande mobilité jointe à une homochromie marquée avec son milieu de vie (BADONNEL, 1951). Ainsi s'expliquerait le fait que dans la nature les effectifs de H. hispanica soient plus importants que ceux de H. bigoti.

CONCLUSION

Malgré la parenté des deux espèces d'Hemineura (H. hispanica et H. bigoti) l'étude de la reproduction et du développement larvaire (suivi pour la première fois chez ces Psoques) a montré des différences, biologiques et surtout éthologiques, sensibles.

Ces espèces sont strictement méditerranéennes et, à l'heure actuelle, ne sont pas connues en dehors de ce biome. L'une d'elles (H. bigoti) semble même étroitement liée au domaine de la chênaie verte. Nos multiples investigations écologiques dans le sud-est français ne nous ont pas montré la présence de cette espèce ailleurs que dans les rares stations précédemment nommées. Il est curieux de constater que ces Psoques, qui sont des formes de saison froide, ne se rencontrent pas en dehors du domaine méditerranéen ; leur résistance aux basses températures dans notre Midi, devrait leur permettre théoriquement d'occuper un territoire plus étendu.

La découverte de *H. dispar*, au Mont Ventoux et dans les Alpes-Maritimes, ajoute une espèce de Psoque à la faune provençale tout en élargissant l'aire de répartition de l'espèce en repoussant largement vers le sud sa limite méridionale.

REMERCIEMENTS

Je remercie Monsieur BADONNEL qui a toujours répondu, avec une extrême amabilité, aux questions posées par les problèmes de détermination et de répartition des Psocoptères.

TRAVAUX CITES

- **Badonnel** A. (1938). Psocoptères de France (9ème note). Diagnoses préliminaires et nouvelles captures. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 43:17-22.
- Badonnel A. (1943). Psocoptères, in Faune de France, 42: 1-164.
- **Badonnel A.** (1951). Ordre des Psocoptères, in Grassé: *Traité de Zoologie*, **10**: 1301-1340.
- Badonnel A. (1970). Sur les espèces françaises du genre *Hemineura* Tetens (*Psocoptera, Elipsocidae*). Bull. Soc. Ent. Fr., 75: 134-140.
- Bigot L., Bodot P. (1972). Contribution à l'étude biocoenotique de la garrigue à *Quercus coccifera*: étude descriptive de l'habitat et de la faune des Invertébrés inventoriés. *Vie et milieu*, 23: 15-43.
- Bigot L., Grauby A., Poinsot N., Rougon D., Tchemia F. (1973). Influence d'une irradiation gamma chronique sur la faune et la microflore d'un écosystème forestier à Cadarache. *Radioprotection*, 8: 243-256.
- Einderlein G. (1907). Actenotarsus, eine neue Copeognathen Gattung ans Spanien. Zool. Jahrb. Abt. Syst., 25: 503-506.
- Guillaumont F. (1976). Etude du peuplement et de la biologie des Psocoptères frondicoles du pin d'Alep dans la région méditerranéenne française. Thèse Marseille: 1-91.
- Quezel P., Rioux J.A., Verdier P.H. (1949). Les Psocoptères dans la biocénose hivernale des écorces de platane (région de Montpellier). Feuille Nat. (N.S.), 4:87-88.
- **Rougon D.** (1970). Etude écologique des Coléoptères d'une chênaie soumise à une irradiation gamma chronique. *Thèse Marseille*: 1-92.

Analyse du cycle biologique d'Ancylus fluviatilis (Gastropoda Basommatophora) dans un ruisseau temporaire de la Provence calcaire

Pierre LEGIER*

RESUME

Le cycle biologique de Ancylus fluviatilis peuplant les biotopes temporaires d'un cours d'eau de la Provence calcaire, est comparé à celui des individus vivant dans les biotopes permanents de ce ruisseau.

En milieu temporaire, l'estivation des animaux a lieu sur les cailloux, au niveau d'une frange d'eau capillaire. Toutefois, la croissance estivale des coquilles met en évidence l'existence d'un rapport immédiat entre l'entrée ou la sortie de l'état de vie ralentie et la disparition ou le rétablissement des conditions vitales pour l'espèce. En outre, le substrat joue un rôle de tamis en sélectionnant les individus les moins gros.

ABSTRACT

A comparative description of the life cycle of Ancylus fluviatilis from the intermittent biotops in a calcareous stream of Provence and the life cycle of animals which live in permanent biotops is given. Animals estivation in intermittent biotops is analysed. Estival growth of their shell points out an immediate agreement between entrance or outlet of dormancy and disappearance or re-establishment of vital conditions for this species. The substrat works as sieve: only the smaller animals move between the stones and survive.

1. - INTRODUCTION

Ancylus fluviatilis habite les cours d'eau permanents d'Europe. En Provence, cette espèce occupe la plupart des cours d'eau perennes mais aussi certains cours d'eau intermittents caractérisés par la présence en été, d'une nappe phréatique superficielle (LEGIER, TALIN 1973). Elle est abondante dans le ruisseau temporaire du Destel situé dans le département du Var, à l'Ouest de Toulon.

1.1. DESCRIPTION DU COURS D'EAU

Les récoltes ont été effectuées dans le secteur inférieur de ce ruisseau (fig. 1), en aval d'une zone permanente coupée de barres rocheuses où s'installe en gradins, une série de plans d'eau peu profonds et calmes. Après ce secteur peu perturbé, le cours d'eau présente sur une portion de 1 km environ, une succession de pertes par infiltration à travers un substrat de galets, graviers et sables grossiers. Dans ce secteur, en période de basses eaux, le lit s'assèche progressivement avec l'abaissement du niveau de la nappe phréatique.

Au début de l'assèchement, les eaux phréatiques affleurent un temps formant des flaques temporaires qui disparaissent à leur tour à partir du mois de juin (fig. 1).

L'évolution de la population d'Ancylus fluviatilis a été suivie dans trois de ces flaques avant leur assèchement et après leur remise en eau. Aux fins de comparaison, la même étude a été entreprise sur une population vivant dans un biotope permanent du même ruisseau.

Les stations à Ancylus prospectées restent isolées les unes des autres pendant toute l'année et ne sont que très rarement réunies à la suite de crues souvent brutales. Un ruissellement horizontal a lieu entre les cailloux pendant la phase inondée, il s'interrompt dès le mois de mai. A partir de cette date, l'eau s'infiltre et ne circule plus qu'en profondeur.

Station I : Station permanente de référence. Profondeur (1) : 30 cm. Substrat : dépression remplie de graviers. Surface : 6 m².

Station II : Station temporaire. Profondeur (1): 50cm.

Substrat : dépression comblée par des cailloux arrondis de 15 à 20 cm de diamètre. Surface : 1 m² (la surface réduite de cette station ne permet pas d'effectuer des récoltes abondantes suivies).

^(*) Université Aix-Marseille III, Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme – Laboratoire de Biolologie Animale (Ecologie), Rue H. Poincaré – 13397 Marseille cedex 4.

⁽¹⁾ Profondeur maximum mesurée pendant la période inondée du cours d'eau.

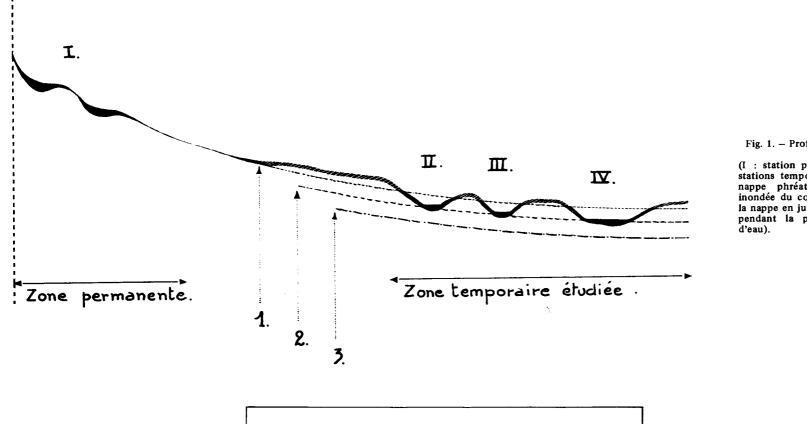


Fig. 1. - Profil en long du cours d'eau

(I : station permanente ; II, III, IV : stations temporaires ; 1 : niveau de la nappe phréatique pendant la phase inondée du cours d'eau ; 2 : niveau de la nappe en juin ; 3 : niveau de la nappe pendant la phase exondée du cours d'eau)

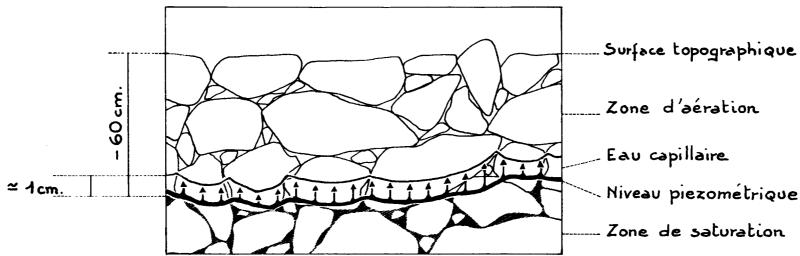


Fig. 2. – Conditions hydriques dans les stations temporaires pendant la phase exondée du ruisseau

Station III: Station temporaire située à une dizaine de mètres en aval de la station précédente. Profondeur (1): 20 cm. Substrat: accumulation de cailloux et de galets de 10 cm de diamètre et de graviers. Surface: 6 m².

Station IV: Station temporaire située à 500 m en aval des deux stations temporaires précédentes. Profondeur (1): 10 cm. Substrat: élargissement du lit, constitué de petits cailloux de 5 à 10 cm, de graviers et de sables grossiers. Surface: 10 m².

Avant l'assèchement du cours d'eau, Ancylus fluviatilis est abondant dans les trois flaques temporaires. Lors de la remise en eau, les individus apparaissent en nombre. Se pose alors le problème de la survie des individus, et donc la persistance de cette espèce dans les biotopes temporaires.

1.2. CARACTERISTIQUES DE L'HABITAT DES AN-CYLES PENDANT LA PERIODE EXONDEE DES STATIONS TEMPORAIRES

A partir du mois de mai, la nappe phréatique commence à baisser et l'eau de surface s'infiltre entre les galets.

Au mois d'août, les trois stations sont à sec et on note, en profondeur, la permanence d'une zone de saturation (2) (fig. 2). Le niveau piézométrique (2) se situe entre -20 et -60 cm (photographie nº 1) selon l'exposition et la texture du substrat. Au-dessus du niveau piézométrique, se situe une bande étroite de 1 à 2 cm d'eau capillaire.

La figure 3 schématise les conditions thermiques présentes dans cet habitat pendant la période exondée (les mesures ont été faites au mois d'août 1975). Dans les habitats protégés par une végétation arbustive, la température (mesurée au thermomètre à sonde) au niveau piezométrique (-20 cm) est de 18°5 alors qu'elle est de 26° en surface (station III). Dans les habitats directement exposés aux rayons du soleil (station IV), la température au niveau piezométrique (-60 cm) est de 20° alors qu'elle est de 42° en surface. Ces conditions thermiques ne sont pas très différentes à celles observées dans la station permanente de référence (station I) à cette date : la température de l'eau est de 19°5.

A cette époque, les Ancyles récoltés au niveau de l'eau capillaire sont vivants mais inactifs (photographie n° 2). Dans la zone d'aération, on ne trouve que des individus morts. Il apparaît donc qu'une partie de la population, celle qui est située au niveau de l'eau capillaire, est en état de survie, le reste étant éliminé par l'assèchement des biotopes. Il importe de connaître les modalités de cette survie.

Afin d'étudier la fraction de la population d'Ancylus fluviatilis susceptible de résister en état de vie latente à l'assèchement des biotopes, j'ai réalisé une

étude biométrique des populations avant l'exondation des biotopes et après leur remise en eau. Une étude similaire a été réalisée sur la population de la station permanente.

2. – ETUDE BIOMETRIQUE D'ANCYLUS FLUVIATI-

1629 individus ont fait l'objet de mesures ; elles portent sur la grande longueur de la coquille (HUNTER 1961 a retenu cette caractéristique dans son étude biométrique sur la croissance d'Ancylus fluviatilis).

2.1. BIOCYCLE DE ANCYLUS FLUVIATILIS DANS LA STATION PERMANENTE

Dès la mi-avril, des pontes apparaissent en grand nombre ; l'éclosion des œufs s'étale sur trois mois environ. Pendant cette période, la population est constituée de jeunes individus dont la taille varie entre 0,96 et 1,28 mm (la taille moyenne des individus néonates est de 1,05 mm pour HUNTER 1961, de 0,5 à 1,2 mm pour GELDIAY, 1956).

J'ai pu reconstituer les différentes étapes de la croissance de *Ancylus fluviatilis* en suivant le déplacement des modes sur un histogramme des valeurs de la longueur de la coquille (fig. 4), ces valeurs sont rangées dans des classes d'intervalle de 0,80 mm.

Le tableau 1 et la figure 5 indiquent les différentes étapes de la croissance de *Ancylus fluviatilis*. J'ai suivi l'évolution des moyennes des tailles au cours du cycle en tenant compte d'un intervalle de confiance t : 0,01.

La croissance maximum a lieu à la fin de la période hivernale (février et mars) (différences des moyennes des longueurs hautement significatives) c'est-à-dire jusqu'à la période de ponte. Cette phase de croissance maximum est suivie d'une réduction du taux de croissance (différence non significative) qui s'étend de la période de ponte jusqu'à la disparition de la génération entre les mois d'août et de septembre restituant aux histogrammes de fréquence un caractère de distribution unimodale (fig. 4). Dans son travail HUNTER (1961) a observé, de la même façon, la disparition des individus des classes de tailles supérieures entre les mois d'août et de septembre.

Le taux de croissance augmente lentement en automne (la différence entre les moyennes des tailles des mois d'août et de septembre est significative à la limite pour t : 0,05 mais non significative pour t : 0,01), il se ralentit en hiver.

⁽¹⁾ Profondeur maximum mesurée pendant la période inondée du cours d'eau.

⁽²⁾ Les termes utilisés dans ce paragraphe sont empruntés à J. LOUP 1974.

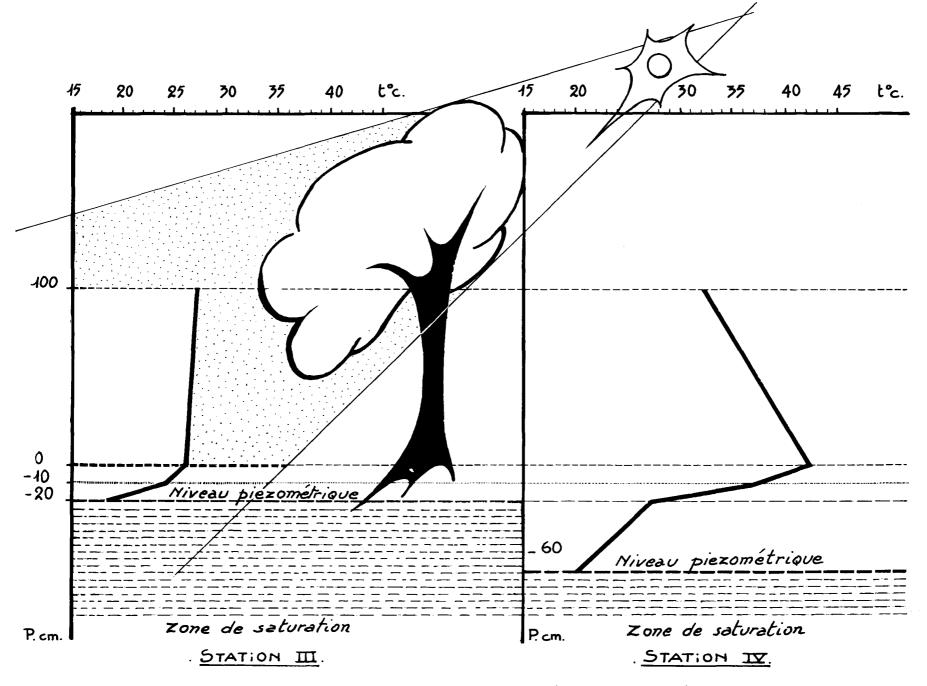


Fig. 3. - Conditions thermiques dans les stations III et IV pendant la phase exondée du ruisseau (Zone en grisé : zone d'ombre).



Photographie 1. - Niveau de la nappe phréatique dans la station IV en août 1975



Photographie 2. – Ancyles fixés au niveau de la frange d'eau capillaire

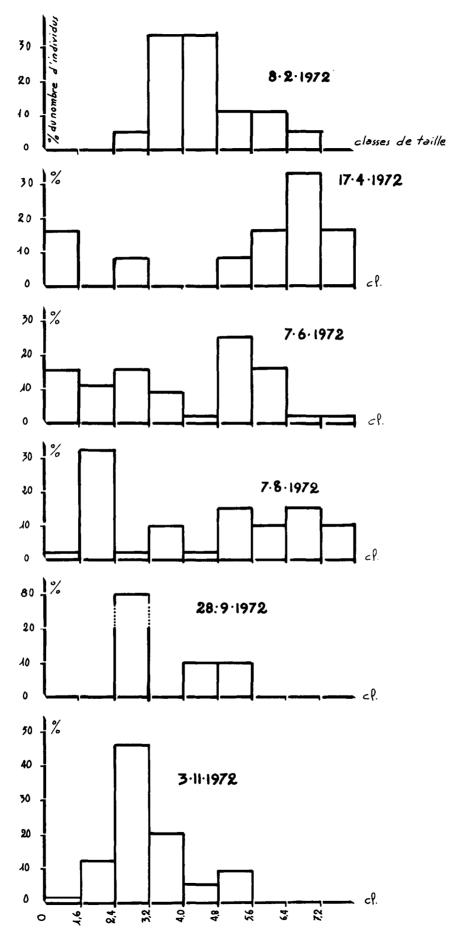


Fig. 4. – Evolution du grand diamètre de la coquille de Ancylus fluviatilis dans la station permanente.

longueurs. moyennes en mm	intervalles de confiance (t : 0,01)
$\bar{x} = 4,11$	<u>+</u> 0,73
$\bar{x} = 4,59$	<u>+</u> 0,65
$\bar{x}_1 = 6,57$	± 1,03
$\bar{x}_2 = 1,70$	<u>+</u> 0,59
$\bar{x}_1 = 5,67$	<u>+</u> 0,36
$\bar{x}_2 = 2,31$	<u>+</u> 0,49
$\bar{x}_1 = 6,44$	<u>+</u> 0,72
$\bar{x}_{2} = 2,30$	<u>+</u> 0,43
$\bar{x} = 3,25$	<u>+</u> 0,65
$\bar{x} = 3,25$	<u>*</u> 0,67
$\bar{x} = 3,50$	<u>+</u> 0,28
	en mm $\bar{x} = 4,11$ $\bar{x} = 4,59$ $\bar{x}_1 = 6,57$ $\bar{x}_2 = 1,70$ $\bar{x}_1 = 5,67$ $\bar{x}_2 = 2,31$ $\bar{x}_1 = 6,44$ $\bar{x}_2 = 2,30$ $\bar{x} = 3,25$ $\bar{x} = 3,25$

Tabl. 1. – Mesures du grand diamètre moyen de la coquille de Ancylus fluviatilis dans la station permanente (d'avril à septembre, il y a superposition de deux générations).

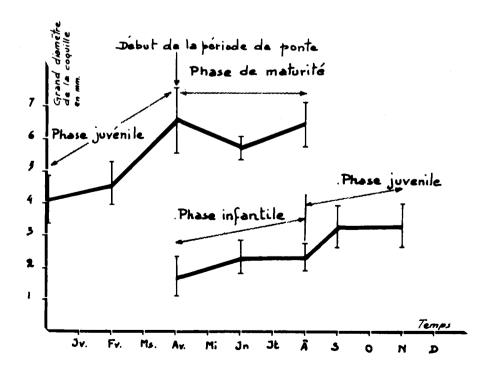


Fig. 5. - Croissance de Ancylus fluviatilis dans la station permanente.

Ancylus fluviatilis est par conséquent une espèce univoltine dont le plan de croissance est caractérisé par trois étapes principales (3): une phase infantile (croissance lente) qui débute dès le mois d'avril et qui se prolonge jusqu'au mois d'août, cette phase est caractérisée par l'évolution des individus les plus jeunes (la croissance lente n'est qu'apparente, elle est due à l'apport d'individus néonates qui abaissent la pente de la courbe de croissance des individus éclos les premiers. Suit une phase juvénile (croissance d'abord lente puis plus rapide dans la deuxième partie de l'hiver) qui conduit les animaux jusqu'à la période de ponte. La phase de maturité (croissance ralentie) s'achève à la disparition complète de la génération en août.

L'analyse de la croissance de ce Mollusque montre l'importance des facteurs externes et en particulier de la température. Cette action est sensible sur la phase juvénile : la première partie de cette phase est caractérisée par une légère croissance automnale suivie d'une réduction du taux de croissance durant la période hivernale ; la croissance maximum des individus se produit dans la deuxième partie de cette phase, à la fin de l'hiver alors que la température des eaux s'élève (fig. 5).

2.2. BIOCYCLE DE ANCYLUS FLUVIATILIS DANS LES STATIONS TEMPORAIRES

Au début de l'exondation du ruisseau, l'écoulement de surface s'interrompt et l'eau migre verticalement par infiltration entre les galets qui constituent le substrat des stations. Les individus suivent l'enfoncement de la nappe phréatique et se localisent dans la frange d'eau capillaire (fig. 2). C'est à ce niveau, dont la profondeur varie avec la situation des stations et la texture du substrat, que les animaux subissent en état de vie ralentie l'exondation des biotopes.

Dans la station III (fig. 6), la taille moyenne des individus avant l'assèchement (juillet) est de

$$x_1 = 2,05 \pm 0,23 \text{ mm}$$

(intervalle de confiance : t : 0,01). Après la remise en eau de la station, la longueur moyenne est passée à $x_2=3,41\pm0,39$ mm (t : 0,01). Cette différence de taille est hautement significative pour l'année 1972, elle l'est encore en 1975 à la même date : la longueur moyenne de la coquille passe de $x_1=2,72\pm0,19$ mm à $x_2=3,50\pm0,21$ mm (t : 0,01).

En 1972, dans la station IV, la taille moyenne des individus avant l'assèchement des biotopes est de $x_1 = 1.81 \pm 0.28$ mm, elle passe à $x_2 = 2.79 \pm 0.23$ un mois et demi après la remise en eau (fig. 7). Dans cette station aussi la différence des tailles avant et après la phase exondée est hautement significative.

Ces mesures sont confirmées par une expérience de survie à l'assèchement effectuée en laboratoire. Des individus prélevés en 1975 dans la population de la station III juste avant l'assèchement du biotope et conservés pendant deux mois (juillet-août) dans une atmosphère saturée en eau et en présence de cailloux recouverts de periphyton, voient leur taille moyenne passer pendant le temps de l'expérience de

 $2,72\pm0,19$ mm à $3,13\pm0,17$ mm (t:0,01) la différence est significative à la limite. Il y a donc une légère augmentation de la taille, elle est probablement la conséquence de la dessication progressive du milieu d'élevage jusqu'à l'obtention d'une atmosphère saturée en eau, les animaux pouvant s'alimenter pendant cette période.

L'augmentation à peine significative de la taille des coquilles des individus de Ancylus fluviatilis, conservés en atmosphère saturée et la croissance hautement significative de ceux de la même population en milieu naturel, étayant l'idée d'un rapport immédiat entre la sortie des animaux de l'état de léthargie et le rétablissement, même temporaire, des conditions de vie normale.

La rupture de l'état d'estivation, conditionnée par les apports d'eau, intervient à tout instant. Les animaux peuvent se réactiver à l'occasion des rares pluies d'été et se nourrir pendant ces brèves périodes (observations en laboratoire).

La comparaison des pentes des courbes de croissance des individus des stations permanentes et temporaires pendant la période estivale indique que le taux de croissance est sensiblement le même dans toutes les stations étudiées. Les animaux des stations temporaires sont donc capables de se nourrir rapidement après une période pluvieuse et de compenser la croissance ralentie ou nulle de la période non pluvieuse. Cette observation avait été faite en laboratoire par P. CALOW (1974).

Puisque la remise en eau des biotopes est progressive, j'ai essayé (après inondation de la station III, le 7.12.1972) de confirmer cette observation en comparant la taille moyenne des individus localisés au fond de la flaque (population 1 : P1) (fig. 8) qui sont les individus les premiers réactivés, à celle des individus situés sur les bords de la dépression (population 2 : P2). L'ensemble de la population (P1 + P2) est de 57 individus.

La différence des moyennes des tailles entre P1 et P2 est significative à t : 0,05 (fig. 8) mais non significative à t : 0,01. Cette légère dissemblance confirme l'existence d'un rapport immédiat entre la sortie des individus de l'état de vie ralentie (c'est-à-dire entre l'accélération de la croissance) et le rétablissement des conditions de vie active (inondation du biotope).

Les variances de distributions des tailles de P1 et de P2 sont significativement différentes (s² P2 > s² P1). Ce résultat corrobore l'idée exprimée plus haut : les animaux sont capables, après le ralentissement de la

⁽³⁾ Je retiendrai les termes utilisés par D. BONAVITA (1972) à propos du biocycle de Leucochroa candidissima.

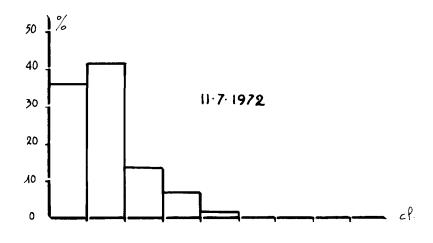
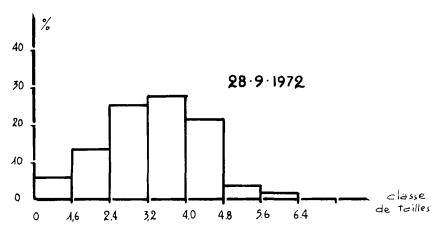


Fig. 6

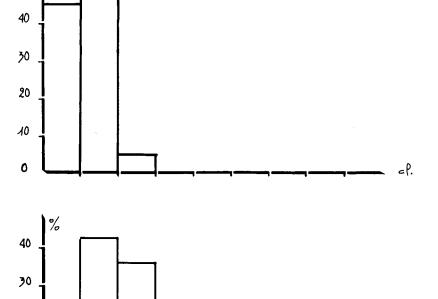
Evolution du grand diamètre de la coquille de *Ancylus fluviatilis* pendant l'assèchement de la station III.





Evolution du grand diamètre de la coquille de *Ancylus fluviatilis* pendant l'assèchement de la station IV.

cP.



4.0

4.8

3.2

5.6

*5*0

20

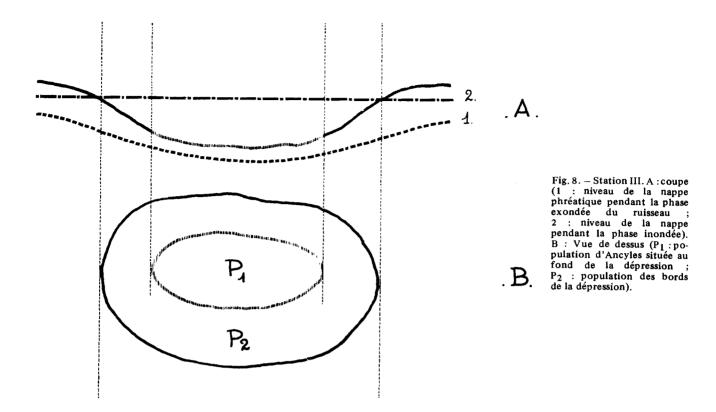
*1*0

0

0

1.6

2.4



croissance dû à la phase sèche du biotope, de compenser rapidement ce déficit. En effet, l'étalement des mesures chez la population P_2 diminue après quelques jours de reprise d'activité : la répartition des tailles devient plus homogène (la variance devient plus faible).

3. – INFLUENCE DE LA TEXTURE DU SUBSTRAT SUR LA STRUCTURE DES POPULATIONS

3.1. ETUDE DE TERRAIN

J'ai suivi, dans la station temporaire III, les modifications de l'histogramme de fréquence de la longueur des coquilles et des phases successives de l'évolution du biotope au cours de son assèchement.

Lorsque la nappe phréatique n'affleure plus la surface topographique (son niveau se situant à quelques centimètres de profondeur dans le substrat), on observe une distribution unimodale des tailles pour le lot d'individus récolté sur les galets baignant dans l'eau de la nappe (mesures effectuées le 25 juin 1975, sur 182 individus) (fig. 9).

Une semaine plus tard, la nappe phréatique est à son niveau le plus bas (fig. 2). J'ai effectué un relevé portant sur 232 animaux répartis entre la surface topographique et le niveau piézométrique : 165 animaux vivants sont localisés au niveau de la frange d'humectation, les autres individus situés au-dessus de la frange, sont tous morts. La distribution des tailles des animaux

vivants est semblable à celle relevée quelques jours plus tôt (fig. 10). Par contre, la distribution des tailles de l'ensemble de la population (animaux morts et animaux vivants) présente un caractère bimodal très net (fig. 11), ce caractère est essentiellement dû à la présence des animaux morts (la figure 12 représente le pourcentage des animaux morts dans chacune des classes de fréquence).

On constate donc que le caractère bimodal de la distribution existe avant l'assèchement du biotope mais qu'il disparaît dès que le niveau de la nappe phréatique descend au-dessous de la surface topographique. Il y a disparition des individus les plus gros, le pourcentage des individus morts augmente dans les classes les plus élevées (fig. 12), alors que le pourcentage des individus vivants est plus important dans les classes basses (fig. 10).

La mortalité supérieure des individus les plus gros peut être due à deux causes différentes :

1/ à la résistance moins grande des gros individus (et donc des plus âgés) à l'assèchement.

2/ à l'impossibilité pour les gros individus de rejoindre la frange d'humectation.

3.2. ETUDE EN LABORATOIRE

Pour vérifier ces hypothèses, j'ai réalisé en laboratoire, une expérience de survie à l'assèchement qui s'est prolongée du 1.7.1975 au 24.9.1975. A l'issue de cette expérience, j'ai comparé les pourcentages des

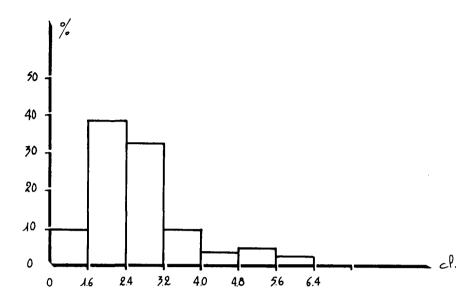


Fig. 9. – Distribution des tailles des coquilles de Ancylus fluviatilis au moment de l'exondation de la station III.

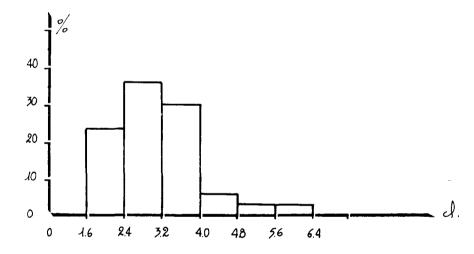


Fig. 10. — Distribution des tailles des coquilles de Ancylus fluviatilis (prélevées au niveau de la frange d'eau capillaire une semaine après l'assèchement de la station.

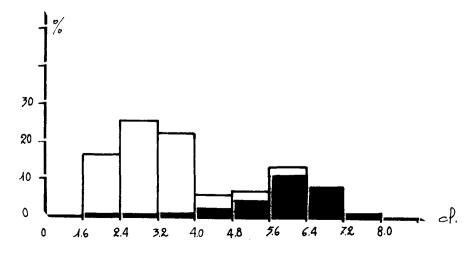
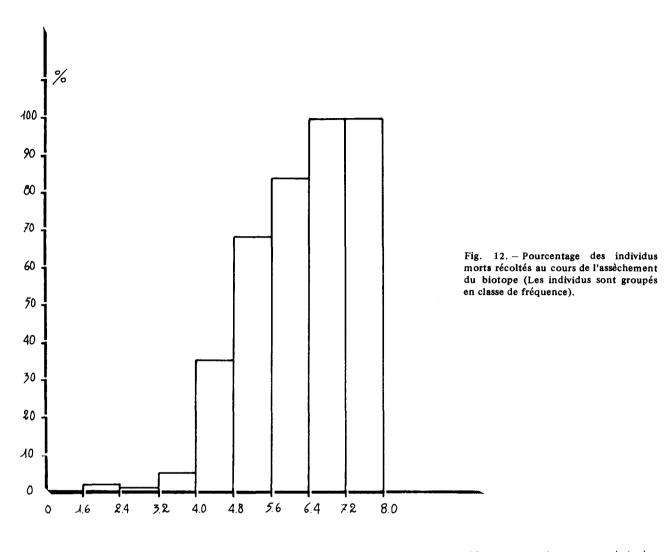
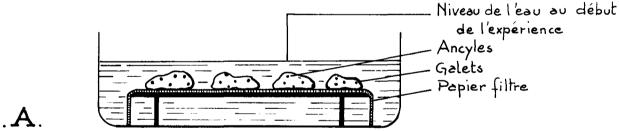


Fig. 11. — Dsitribution des tailles des coquilles de Ancylus fluviatilis prélevées une semaine après l'assèchement de la station entre la surface topographique et la frange d'eau capillaire. (en noir : les individus morts).





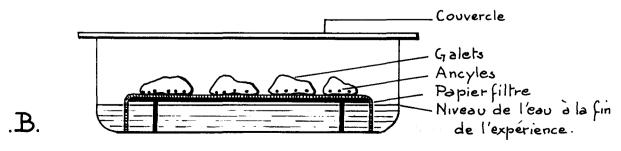
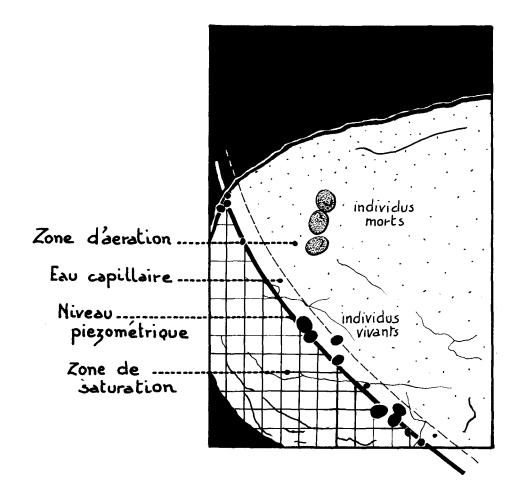


Fig. 13. – Conditions expérimentales de la survie de Ancylus fluviatilis au laboratoire.





Photographie 3. — Les Ancyles fixés au-dessus de la frange d'eau capillaire ne survivent pas à la phase exondée du ruisseau (individus signalés par une flèche sur la photographie.

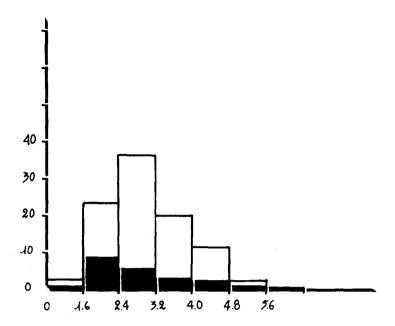
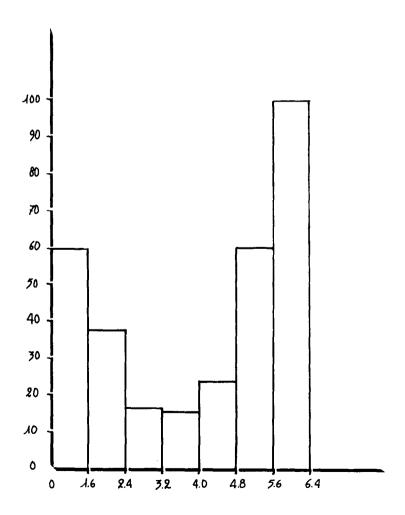


Fig. 14. — Distribution des tailles des individus vivants au début de l'expérience (en noir : pourcentage des individus morts au cours de l'expérience).



 $Fig.\ 15.-Pour centage\ des\ individus\ morts\ au\ cours\ de\ l'expérience.$

animaux morts et des animaux vivants (175 individus ont été mesurés).

3.2.1. Conditions expérimentales

Une grille surmontée d'une épaisseur de 5 mm de papier filtre est placée à 5 cm du fond d'une cuvette remplie d'eau. Des galets prélevés dans le cours d'eau alors qu'il était encore en eau, sont disposés sur le papier filtre. Ces galets sont recouverts d'un périphyton algal et les Ancyles sont présents (fig. 13 A).

Au fur et à mesure que le niveau de l'eau baisse par évaporation, les Ancyles migrent vers la face inférieure des cailloux bien que ceux-ci soient totalement humides (on n'observe pas de frange capillaire). Le récipient est recouvert pour limiter l'évaporation (fig. 13 B).

3.2.2. Résultats

Environ deux mois après le début de l'expérience, les individus morts et les individus vivants sont dénombrés. Les résultats figurent sur le graphique 14. Le pourcentage des animaux morts est plus grand aux deux extrémités de la distribution, les classes intermédiaires sont les plus résistantes (fig. 15).

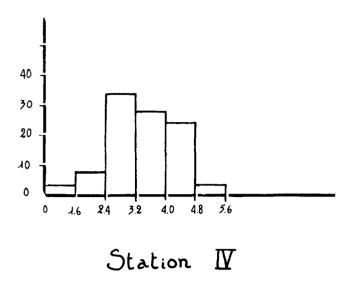
Le pourcentage de gros individus décédés au cours de l'expérience (80 % dans les deux classes de taille les plus élevées) est presque aussi important que celui constaté sur le terrain (100 %); mais au laboratoire la mort des Ancyles intervient plus tardivement; cette période se situe, comme dans la station permanente de référence, entre les mois d'août et de septembre (elle se situe entre juin et juillet dans les stations temporaires).

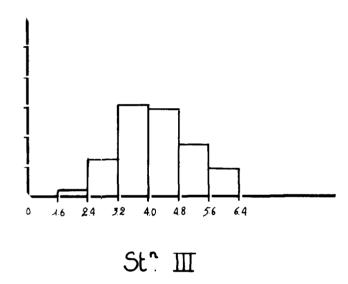
Par contre, les pourcentages des jeunes individus tués ne correspondent pas à ceux observés dans la nature

3.3. DISCUSSION

Cette expérience prouve donc que les gros individus conservés au laboratoire dans des conditions d'humidité maximum ont un cycle comparable à celui des individus peuplant la station permanente de référence; la mort plus précoce des individus vivant dans les stations temporaires ne peut être imputable qu'au «filtrage» exercé par le substrat. Au moment du retrait de la nappe phréatique les individus les plus gros sont arrêtés les premiers dans leur migration verticale; ils ne peuvent pas survivre en dehors de la frange capillaire (photographie n° 3). Cette frange remplit toutes les conditions nécessaires à la survie de la plupart des individus qui ont pu s'y fixer: humidité proche de la saturation, nourriture composée d'Algues et de Diatomées.

Si l'on compare les distributions des populations d'Ancyles prélevés dans les trois stations temporaires, en septembre 1975, on remarque que cette distribution s'écarte de plus en plus vers la droite (c'est-à-dire vers les





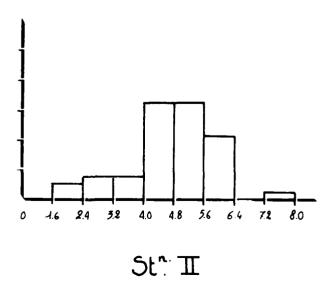


Fig. 16. — Distribution des tailles de la coquille de Ancylus fluviatilis dans les stations IV, III et II.

classes de tailles supérieures) lorsqu'on passe de la station IV à la station II (fig. 16). Or, la texture du substrat est de plus en plus grossière lorsqu'on passe de la station IV à la station II.

Cette remarque confirme donc l'observation faite précédemment : les espaces laissés libres entre les cailloux jouent donc un rôle de tamis en sélectionnant les individus les moins gros (donc les plus jeunes).

4. - CONCLUSION

Les Ancyles représentent un élément important du peuplement des cours d'eau permanents et de certains cours d'eau temporaires. Leur biocycle débute au mois d'avril (période de ponte) et dure jusqu'au mois d'août de l'année suivante (disparition de la génération). Ancylus fluviatilis est donc une espèce univoltine.

Dans les cours d'eau temporaires, la texture du substrat conditionne la structure de la population qui survit au moment de l'exondation des biotopes. En effet, lorsque les précipitations et l'évaporation provoquent un déficit d'écoulement dans les cours d'eau, la nappe phréatique commence à s'enfoncer et les Ancyles résistent à la déshydratation des biotopes en se cantonnant à la frange d'eau capillaire située audessus du niveau piézométrique. Les espaces vides entre les galets jouent un rôle de tamis ; selon la granulométrie du substrat, les populations d'Ancylus qui résistent à la période sèche ont une distribution de tailles différentes et directement conditionnée par la dimension des espaces vides du substrat.

Les individus d'Ancylus fluviatilis estivent en état de vie ralentie, cependant, pour l'ensemble de la période estivale, une croissance se manifeste chez les individus. Il existe un rapport immédiat entre l'entrée des animaux en estivation et le retrait des conditions favorables à la vie de cette espèce ; il y a d'autre part un rapport direct et immédiat entre la sortie des animaux de l'état d'estivation et l'inondation des biotopes (rétablissement des conditions vitales pour l'espèce). Donc l'activation et le retour à l'état de vie ralentie peuvent se faire à tout instant pendant la phase exondée du cours d'eau, en fonction des pluies estivales ou de l'oscillation de la nappe. La croissance estivale résulte de la possibilité d'alimentation des animaux à l'occasion de ces périodes humides.

L'analyse de la persistance de Ancylus fluviatilis dans certains ruisseaux temporaires illustre le rôle du substrat sur la diversité des zoocénoses aquatiques temporaires. Dans ces milieux, la survie de certains groupes zoologiques peut se faire à deux niveaux :

1/ hors de la nappe phréatique si le substrat conserve une humidité importante : c'est le cas des Mollusques tels Ancylus fluviatilis (dans les conditions précédemment définies) et des Diptères essentiellement représentés par les Chironomidae et les Cératopogonidae.

2/ dans la nappe phréatique, dans ce cas le substrat joue un rôle important en sélectionnant les espèces les plus petites ; ce sont : Oulimnius rivularis, Grapto-dytes ignotus et Stictonectes lepidus pour les Insectes, les Copépodes et les Isopodes Asellidés pour les Crustacés (les Asellidés ont souvent été rencontrés dans le sous écoulement : HENRY et MAGNIEZ 1970), enfin les Vers : Dugesia trigrina et D. subtentaculata.

Lorsque le lit du cours d'eau ne comporte pas de secteur caillouteux ou possède un pourcentage élevé d'éléments fins (sable, vase), la diversité de la zoocénose est plus réduite car les organismes ne peuvent s'enfoncer dans le substrat.

BIBLIOGRAPHIE

- Berg K. (1952). On the oxygen consumption of Ancylidae (Gastropoda) from an ecological point of view. *Hydrobiologia*, 4:225-267.
- Berg K. (1961). On the oxygen consumption of some freshwater snails. *Verh. int. verein. Limnol.* 14: 1019-1022.
- Berg K., Lumbye J., Ockelmann K.w., (1958). Seasonal and experimental variations of the oxygen consumption of the limpet *Ancylus fluviatilis* (O.F. Müller). *J. Exp. Biol.* 35:43-73.
- Bonavita D. (1972). Eléments pour une monographie écologique et biologique d'un gastéropode terrestre : Leucochroa candidissima (Drap.). Thèse doct. Sci. nat. Marseille.
- Calow P. (1973). Field observations and laboratory experiments on the general food requierements of two species of freshwater snail, *Planorbis contortus* (Linn.) and *Ancylus fluviatilis Müll. Proc. malac. soc. Lond.* 40: 483-489.
- **Calow P.** (1973). Gastropod associations within Malham Tarn. *Yorkshire Freshwat. Biol.* 3, 6: 521-534.
- Calow P. (1974). Somes observations on the dispersion patterns of two species populations of littoral, stone swelling gastropods (Pulmonata) Freshwat. Biol. 4:557-576.
- **Calow P.** (1975). Cellulase activity and niche separation in freshwater gastropods. *Nature* 255, 5508: 478-480.
- Calow P. (1975). The feeding strategies of two freshwater gastropods Ancylus fluviatilis Müll and Planorbis contortus (Linn.) (Pulmonata) in terms of ingestion rates and absorption efficiencies. Oecologia 20:33-49.
- Calow P. (1975). Defaecation strategies of two freshwater gastropods, *Ancylus fluviatilis* Müll. and

- Planorbis contortus Linn. (Pulmonata) with a comparison of field and laboratory estimates of food absorption rate. Oecologia 20:51-63.
- Calow P. (1975). Length dry weight relationships in snails: some explanatory models. *Proc. malac. soc. Lond.* 41:357-375.
- Clifford H.F. (1966). The ecology of invertebrate in an intermittent stream. *Invest. Indiana Lakes and streams*, 7, 2:57-98.
- Cridland C.C. (1957). Ecological factors affecting the numbers of snails in permanent bodies of water. J. Trop. Med. Hyg. 60: 250-256.
- Cridland C.C. (1957). Ecological factors affecting the numbers of snails in temporary bodies of water. J. Trop. Med. Hyg. 60: 1-7.
- Cridland C.C. (1958). Ecological factors affecting the numbers of snails in permanent stream. J. Trop. Med. Hyg. 61: 16-20.
- Dyk V. et Dykova S. (1973). The snail Ancylus fluviatilis O.F. Müller, 1774 as indicator organism. Acta veter (Brno). Tchecosl. 42, 4: 377-384.
- Eckblad J.W. (1973). Population studies of three aquatic gastropods in an intermittent backwater. Hydrobiologia, 41, 2:199-219.
- Garner H.N. (1975). -- The limpet Ancylus fluviatilis in lakes of the Gudena river system, Denmark. malacol. Rev. U.S.A. 8, 1/2:1-6.
- Geldiay R. (1956). Studies on local populations of the freshwater limpet *Ancylus fluviatilis* Müller. *J. Anim. Ecol.* 25:389-402.
- **Hubendick B.** (1949). Vara Snäckor i sött brackt vatten *Bonnier, Stockholm* 53-56 et 102-103 (In Garner).
- Hunter W.R. (1953). On the growth of the freshwater limpet, Ancylus fluviatilis, Müller. Proc. Zool. Soc. Lond. 123:623-636.
- Hunter W.R. (1961). Annual variation in growth and density in natural populations of freshwater snails in the west of Scotland. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 136: 219-253.

- Hynes H.B.N., Williams D.D., Williams N.E.(1976). Distribution of the benthos within the substratus of the Welsh mountain stream. *Oikos* 27:307-310.
- **Keiling D.** (1958). The problem of anabiosis or latent life: history and current concept. *Proc. Roy. Soc.* (B) 150: 149-191.
- Légier P., Talin J. (1973). Comparaison de ruisseaux permanents et temporaires de la Provence calvaire. Annls Limnol. 9, 3: 273-292.
- Légier P., Talin J. (1975). Recolonisation d'un ruisseau temporaire et évolution du degré de stabilité de la zoocénose. Ecologia méditerranea nº 1: 149-164.
- Loup J. (1974). Les eaux terrestres. Hydrologie continentale Ed. Masson 1-174.
- Maitland P.S. (1965). Notes on the biology of Ancylus fluviatilis in the River Endrick, Scotland. Proc. Malac. Soc. Lond. 36:339-347.
- Poole W.C., Stewart K.W. (1976). The vertical distribution of macrobenthos within the substratum of the Brazos River Texas. *Hydrobiologia*, 50, 2:151-160.
- Stanford J.A., Gaufin A.R. (1974). Hyporheic communities of two Montana Rivers. *Science* 185:700-702.
- Strandine E. J. (1941). Effect of soil moisture and algae on the survival of a pond snail during periods of relative dryness. *Nautilus* 54, 4:128-130.
- Streit B. (1976). Comparative bioenergetics of freshwater snail populations. *Natuzwissenschaften*. *Dtsch* 63, 1:46-47.
- **Streit B.** (1976). Studies on carbon turnover in the freshwater snail *Ancylus fluviatilis* (Basommatophora). *Experientia* 32:478.
- Streit B (1976).3—Energy flow in fom different field populations of *Ancylus fluviatilis* (Gastropoda-Basommatophora). *Oecologia, Allem*. 22,3:261-273.
- Young M.R. (1975). The life cycle of six species of freshwater molluscs in the Worcester-Birmingham canal. *Proc. Malac. Soc. Lond.* 41, 6: 533-548.

Application du concept de la diversité spécifique à la dynamique de trois populations d'oribates (acariens) de la forêt de la Sainte Baume (Var)

Jean-Claude LIONS

2 ème Partie:

VARIABILITE TEMPORELLE SELON LES DIFFERENTS NIVEAUX PROSPECTES(1)

RESUME

Par la même méthode que celle employée dans la première partie de ce travail (Théorie de l'Information) on a étudié la diversité spécifique cyclique dans les trois niveaux prospectés (litière 0-5 cm,-5-10 cm) et cela dans trois stations de la forêt domaniale de la Sainte Baume (Var).

On a essayé de rapporter dans la mesure du possible et si cela était le cas, les variations faunistiques aux variations des caractéristiques du pédoclimat.

ABSTRACT

Using the same method as in the first part of this work, Theory of Information. We have studied the cyclic specific diversity of three prospected levels, litter, 0 -5 cm, -5 -10 cm in three stations of Sainte Baume forest (Var).

We have showed as best as possible the variations of the fauna in function of pedoclimatic characteristics.

INTRODUCTION

L'ensemble des données quantitatives et qualitatives ainsi que la description des stations ayant été fourni dans la première partie de ce travail, je n'y suis pas revenu, priant le lecteur de bien vouloir s'y reporter (3, p. 165 à 172). De même celui-ci trouvera dans la bibliographie de ce premier article toutes les références sur les méthodes utilisées. Je rappelle simplement que l'étude de la diversité spécifique est réalisée ici encore par la méthode issue de la Théorie de l'Information.

Les expressions utilisées sont :

H(S) =
$$-K \sum_{r=1}^{S} Pr \log Pr$$

Diversité maximale ou hypothétique $H(S)mx = K \log S$

Diversité relative

$$Hr = \frac{H(S)}{H(S)mx}$$

où : K est une constante variable avec la base logarithmique choisie (ici on a utilisé les logarithmes de la base 2 et K = 3.321928)

r = 1,2; ... S, S étant le nombre d'espèces

N = nombre d'individus total,

$$Pr = \frac{Nr}{N} \quad \text{où} \\ Nr = \text{ nombre d'individus de chaque espèce.} \\ \text{et} \quad \sum_{r=-1}^{S} Pr = P = 1.$$

En fait j'ai utilisé des expressions équivalentes (4, p. 258) permettant le calcul de H(S) en évitant de calculer les probabilités Pr, ainsi :

$$H(S) = \frac{K}{N} (N \log_{10} N - \sum_{r=1}^{S} Nr \log_{10} Nr).$$

et $H(S)mx = K \log_{10} S$

Je rappelle également que j'ai calculé la diversité relative générale Hr G% $=\frac{H(S)}{H(S)mx}$, H(S)mx étant la valeur du plus grand ensemble étudié dans chaque cas (1, p. 367).

A la fin de l'étude sur la diversité générale par stations et cyclique globale, il était apparu nécessaire de savoir quel horizon était responsable de la plus ou moins grande diversité des stations et surtout quelle

^(*) Laboratoire de Biologie Animale - Ecologie Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme 13397 Marseille Cédex 4.

⁽¹⁾ Ce travail est une fraction de la troisième partie d'une thèse de Doctorat d'Etat soutenue le 24.6.1972.

était la dynamique des peuplements propres à chaque couche : litière, 0 -5cm et -5 -10cm. Comme auparavant les stations seront examinées séparément, puis je procèderai à une comparaison finale entre-elles.

I – STATION HETRAIE PURE (Tabl. 1, 2, 3, 4)

A - LA LITIERE:

Si la diversité maximale est élevée, la diversité réelle observée est relativement faible (valeur maximale 3,71). La stabilité et l'équitabilité sont médiocres (\bar{x} Hr % = 64,8 %). Les mois où la diversité est élevée sont les mois d'été : juillet, août et septembre. La diversité est faible l'hiver.

Il y a un paradoxe apparent. Les mois les plus froids, bien qu'ayant un nombre d'espèces (S) important et de nombreux individus (N), ont une diversité et une «équitabilité» plus faibles que les mois d'été. Il faut revenir sur la définition de la diversité. L'indice tient compte de la distribution des individus (N) selon le nombre des espèces (S) présentes. Ceci ne traduit pas forcément un moins bon comportement des Oribates (globalement) l'hiver, et un bon développement par temps sec et chaud. On peut simplement dire que l'hiver, certaines espèces vont proliférer et dominer les autres, d'où des indices de diversité faibles. L'été, toutes les espèces (sauf quelques-unes résistantes) sont atteintes et un «meilleur» équilibre s'établit (meilleur au sens statistique du terme). Si chaque espèce n'était plus représentée que par un seul individu, la diversité réelle serait égale à la diversité hypothétique ou maximale. Si l'hiver toutes les espèces avaient un grand développement (et égal pour toutes), nous aurions le même résultat. Dans la nature, les choses se passent autrement. Les résultats doivent être «interprétés». Il ne s'agit pas d'une «interprétation» subjective, mais de comprendre ce qui se passe dans un contexte donné.

La plus faible valeur de H(S) est en janvier 1969, mois où les moyennes des maximums ne dépassent pas + 1,1° et la moyenne des minimums atteint - 3,6° pour la semaine précédant l'échantillonnage (températures mesurées dans la litière)(1). Pendant cette même semaine, la neige recouvrait toute la station HP. En janvier 1969, 5 espèces dans la litière représentent presque 90 % de la densité totale; deux dominent nettement : E. cordiformis (d.r. = 35,4 %)(2) et C. incisus (d.r. = 41,3 %). Les autres ont une densité relative de 4,3. Il s'agit de L. horridus, L. perpusillus et E. silvestris. En première analyse, il semblerait que ces espèces soient bien adaptées aux basses températures, mais pour certaines d'entre elles, il s'agit surtout d'une indifférence, d'une résistance à tous les niveaux des températures.

Considérons septembre 1969, mois où la diversité réelle est maximale. Trois des espèces précitées ont

encore une densité relative notable : E. cordiformis (17,2), E. silvestris (13,8) et C. incisus (9,2). L. horridus et L. perpusillus n'ont pas été récoltées (la moyenne des maximums et des minimums est de 15,8° et de 12° pour la semaine précédant les prélèvements).

En août 1969 (la température est particulièrement élevée), *E. cordiformis* n'est représentée que par un seul individu. *E. silvestris* correspond au quart de la population (d.r. = 25,3 %). *L. perpusillus* a deux individus. *L. horridus* n'est pas récoltée. *E. silvestris* semble bien adaptée à tous les niveaux de température, mais elle a surtout une bonne résistance aux températures élevées. *E. cordiformis* est également résistante; en décembre 1968, sa densité relative atteint 28,7 et en juillet 1969, elle est de 41,3. Cependant, elle s'accommoderait plus longtemps des faibles températures que des élevées (un seul exemplaire en août 1969). Il est difficile de dire si la température est le seul facteur influent.

 $C.\ incisus$ apparaît comme une espèce résistante (en août, d.r. = 10,6). Elle se rencontre tous les mois avec quelques fluctuations maximales sans que l'on puisse en tirer une quelconque conclusion. C'est une espèce ubiquiste.

L. horridus est un peu différente : elle se rencontre surtout les mois à faibles températures; la récolte de décembre 1968 corrobore la remarque faite pour janvier 1969 (d.r. = 29.8 % en décembre 1968).

L. perpusillus semble une espèce résistante préférant les basses températures (d.r. en décembre 1968 = 3,31 confirmant la remarque faite en janvier 1969). Elle est absente ou presque de la litière les mois les plus chauds.

B - L'HORIZON 0 - 5 cm (Sol I):

Cet horizon contraste nettement avec la litière. \overline{x} Hr % atteint 83,85 alors que cette moyenne n'était que de 64,79 % pour la litière. Le tableau 4 montre que les coefficients CV (3) sont bien moins élevés à 0 -5 cm que dans la litière. Ces coefficients, calculés sur les différentes expressions de la diversité, peuvent être considérés comme l'inverse de celle-ci. Plus ils sont élevés, plus la stabilité et donc la diversité sont moindres.

Comme précédemment, le cadre de ce travail limite l'analyse des résultats aux seules valeurs maximales et minimales. Une étude totale de tous les mois et de leur diversité permettrait par la recherche des densités relatives de chaque espèce une bonne compréhension de l'autoécologie de celles-ci. Cette étude sera publiée «in extenso» par la suite.

⁽¹⁾ Tous les résultats sur les facteurs abiotiques se trouvent exposés en détail dans mon travail de 1972 : page 5 à 73 et pages 513 à 518. Il est impossible de les rappeler ici ou de citer leurs références à chaque fois qu'ils sont mentionnés dans le texte.

⁽²⁾ d.r. = densité relative = nbr. d'ind. d'une espèce A x 100 nbr. d'ind. récoltés dans l'horizon et le prélèvemt mensuel considérés

⁽³⁾ Coefficient de variation \pm rapport exprimé en pourcentage de l'écart-type à la moyenne.

		S (nb. d'espèces)	N (nb. individus)	H(S) bits/espèces	H(S)mx bits/espèces	Hr %	Hr G%
Â	68	22	414	3,00	4,46	67,3	47,5
0	68	24	315	2,97	4,58	64,9	47,0
N	68	31	263	3,20	4,95	64,6	50,6
D	68	24	574	2,62	4,58	57,2	41,5
J	69	27	373	2,34	4,75	49,2	37,0
F	69	14	46	2,50	3,81	65,7	39,6
Mr	69	23	160	2,81	4,52	62,2	44,5
Αv	69	29	281	3,28	4,66	67,5	51,9
Ma	69	35	525	3,16	5,13	61,7	50,0
Ju	69	23	284	2,65	4,52	58,6	41,9
JI	69	36	401	3,50	5,17	67,7	55,3
Â	69	19	75	3,60	4,25	84,7	56,9
s	69	29	390	3,71	4,86	76,4	58,7
0	69	32	505	2,97	5,00	59,4	47,0

TABLEAU 1 : DIVERSITE CYCLIQUE PAR NIVEAU : HP — LITIERE

		S (nb. d'espèces)	N (nb. individus)	H(S) bits/espèces	H(S)mx bits/espèces	Hr %	Hr G%	H'r
Â	68	26	85	3,77	4,70	80,1	59,9	59,2
0	68	31	146	4,18	4,95	84,5	66,6	65,8
N	68	35	194	4,57	5,13	89,2	72,8	71,9
D	68	34	254	4,37	5,09	85,2	69,5	68,7
J	69	35	262	4,16	5,12	81,2	66,2	65,5
F	69	38	229	4,59	5,25	87,5	73,1	72,2
Mr	69	36	194	4,35	5,17	81,2	69,3	68,5
Αv	69	29	175	4,30	4,86	88,4	68,3	67,6
Ма	69	33	192	4,38	5,04	86,9	69,8	69,0
Ju	69	42	180	4,76	5,39	88,2	75,7	74,8
JI	69	35	254	4,27	5,00	85,4	68,0	67,2
Â	69	29	231	4,09	4,85	84,2	65,1	54,3
S	69	26	158	3,46	4,70	73,6	55,0	54,4
o	69	44	439	4,28	5,46	78,4	68,1	67,3

TABLEAU 2 : DIVERSITE CYCLIQUE PAR NIVEAU : HP - SOL I

		S (nb. d'espèces)	N (nb. individus	H(S) bits/espèces	H(S)mx bits/espèces	Hr %	Hr G%	H'r
Â	68	12	29	3,24	3,58	90,5	56,4	51,0
0	68	18	41	3,74	4,17	89,7	65,0	58,8
N	68	16	43	3,20	4,00	80,1	55,7	50,4
D	68	18	36	3,93	4,17	94,2	68,3	61,8
J	69	16	34	3,56	4,00	89,0	61,9	56,0
F	69	16	32	3,71	4,00	92,8	64,5	58,4
Mr	69	15	34	3,48	3,91	89,0	60,4	54,7
Αv	69	13	24	3,42	3,70	92,5	59,5	53,8
Ma	69	17	46	3,64	4,08	89,0	63,2	57,2
Ju	69	18	38	3,80	4,17	91,1	66,0	59,7
JI	69	18	51	3,80	4,17	91,0	66,0	59,7
Â	69	24	58	4,18	4,58	91,2	72,7	65,8
S	69	11	84	1,31	3,46	37,9	22,8	20,6
0	69	15	36	3,56	3,91	91,2	61,9	56,0

TABLEAU 3 : DIVERSITE CYCLIQUE PAR NIVEAU : HP — SOL II.

		S	N	H(S)	H(S)mx	Hr %	Hr G%
	x	26,285	329,000	3,022	4,674	64,792	47,814
Litière	σ	5,948	153,420	0,401	0,356	0,194	6,315
	cv	22,600	46,600	13,200	7,600	12,600	13,200
0 -5 cm	x	33,785	213,785	4,252	5,050	83,857	67,671
Sol I	σ	5,175	77,923	0,317	0,234	4,299	5,092
	cv	15,300	36,400	7,400	4,600	5,100	7,500
-5 -10 cm	<u> </u>	16,214	41,857	3,469	3,992	86,371	60,307
Sol II	σ	3,076	14,461	0,650	0,282	13,808	11,274
	cv	18,900	34,500	18,700	7,000	15,900	18,600

TABLEAU 4 : VALEURS DES COEFFICIENTS \overline{X} , \overline{O} et CV POUR LES DIFFERENTES VALEURS DES TABLEAUX 1, 2 et 3.

La diversité dans le sol I (0 -5 cm) est toujours supérieure à 4. Deux mois font exception : août 1968 et septembre 1969 (3,77 et 3,46).

En août 1968, 'deux espèces rompent l'équilibre du sol I. Ce sont *E. cordiformis* (d.r. = 30,7) et *E. silvestris* (d.r. = 13). Au sujet de *E. cordiformis*, il faut signaler son abondance en août 1969 (c'est l'espèce la plus nombreuse dans l'horizon sol I ce mois là). Cette prospérité de l'espèce dans les horizon moins superficiels que la litière, pendant les mois chauds, confirme l'opinion précédente quant à la définition de l'espèce comme résistante certes, mais celle-ci est moindre pour les températures élevées. Nous avions vu par ailleurs (2, p. 354, fig. 75 C) l'augmentation de l'indice DV et une nette tendance humicole en août 1969. Septembre 1969 voit la prolifération de trois espèces sur 26 recensées ce mois là : *Oppia nova var. 1* (d.r. = 30,4), *D. cf. flagellifer* (d.r. = 17,1) et encore *E. cordiformis* (d.r. = 13,3).

L'horizon 0 -5 cm de la station HP est donc un milieu d'une remarquable stabilité pour les deux mois précédemment cités (août 1968 et septembre 1969) et pour une valeur de H(S) faible, Hr % atteint 80,1 % et 73,6 %. Ce sont des valeurs pratiquement inconnues dans la litière de cette même station. Le mois d'août 1969 est caractérisé par une très faible teneur en eau (5,4 %) (2, p. 64 à 67), ce qui est probablement endessous du seuil d'eau disponible. Il semble que les Oribates n'en soient pas très importunés. Les différentes expressions de la diversité sont élevées. 29 espèces se répartissent en 231 individus. Hr % = 84,2 % indique une remarquable stabilité. Ceci confirme la tolérance des Oribates aux déficits hydriques et la persistance de la pédofaune après le point de flétrissement permanent (6, p. 351). On peut noter cependant que le nombre d'espèces est moindre que dans la plupart des autres mois; mais la teneur en eau n'a pas ici plus d'influences sur les caractéristiques qualitatives que sur les caractéristiques quantitatives. En avril 1969, on récolte un nombre d'espèces (29) identique avec une teneur en eau de 156.7 %. En septembre 1969, on obtient encore moins d'espèces (26) pour une teneur en eau de 32,1 %. Il n'est donc pas étonnant que dans le sol II (-5 -10 cm) on ne puisse établir une corrélation entre les faibles teneurs en eau de certains mois et une mauvaise stabilité.

C - L'HORIZON - 5 - 10 cm (sol II):

C'est un milieu très stable. La variation plus grande est due à la diversité très faible en septembre 1969 (H(S) = 1,31). Malgré la valeur de Hr % de ce mois là, la moyenne est de 86,4 %. La position d'équilibre est pratiquement atteinte en décembre 1968 et février 1969. En décembre 1968, les espèces suivantes réalisent une communauté d'une parfaite équitabilité(1) : E. cylindrica minima (3) (*), Phthiracarus cf. italicus (1), Phthiracarus sp. E. (1), Steganacarus cf. striculum (2), Steganacarus pulcherrimus (2), Steganacarus sp. 3 (4),

Tropacarus pulcherrimus (2), Hermaniella dolosa (1), E. cordiformis (5), D. asperatum (3), O. minus (1), O. cf. obsoleta (1), O. cf. obsoleta var. 1 (3), O. fallax (1), O. hypogeum (2), O. nova var. 1 (1), Suctobelba sarekensis (1), A. coleoptrata (3), C. incisus (1). Si nous revenons sur la plus faible valeur de la diversité en septembre 1969, nous constatons que sur 84 individus, 68 appartiennent à O. nova var. 1. Les autres espèces sont B. jugatus suecicus, E. cylindrica minima, D. cf. flagellifer, E. silvestris, O. insculptum, O. minus, O. cf. obsoleta, O. fallax, O. hypogeum, A. coleoptrata.

La plus forte équitabilité est réalisée dans l'horizon le plus riche en humus, où le rapport C/N est le plus élevé. L'étude granulométrique a montré qu'il s'agissait d'un profil peu argileux.

Nous verrons plus loin que la diversité relative («équitabilité») augmente très régulièrement dans les trois stations au fur et à mesure que l'on gagne la profondeur (seul l'horizon Sol II de la Chénaie est à part). Il est probable que les espèces habitant les horizons profonds y sont bien inféodées et que les ubiquistes et migratrices sont dans un milieu très stable face aux aléas microclimatiques.

II – STATION HETRAIE A IFS DENSES (Tableaux 5, 6, 7 et 8)

A - LA LITIERE:

La diversité est relativement importante pour un horizon litière. Cependant, si la variabilité de H(S)mx est faible, celle de H(S) et celle de Hr % sont assez élevées. Les variations semblent aléatoires et ne suivent pas un rythme saisonnier. Si les valeurs moyennes des différentes expressions de la diversité sont plus grandes que celles des mêmes expressions dans la station HP, il ne faut pas conclure à une plus grande stabilité de Hid. Au contraire, la variabilité y est beaucoup plus importante.

Quatre mois ont une diversité H(S) faible : décembre 1968, février 1969, juin 1969 et août 1969. La diversité relative (équitabilité) est très mauvaise en juin 1969 (Hr = 47,3%). On constate pour ces quatre mois une dominance (plus ou moins importante) de *E. cordiformis*. *E. cordiformis* a une densité relative de 47,4% en décembre 1968, 58,1% en février 1969, 18,8% en juin 1969 et 14,9% en août 1969.

Les autres espèces dominantes sont, selon les mois : A. coleoptrata en décembre 1968 (d.r. = 9,2); C. incisus en décembre 1968 (d.r. = 17,6) et juin 1969 (d.r. = 59,7); S. laevigatus (d.r. = 26,7); O. caliptera (d.r. = 28,8) en août 1969. La plus grande diversité réelle est

⁽¹⁾ Voir dans la première partie de ce travail ma remarque au sujet de l'évaluation de l'équitabilité par Hr %.

^(*) Entre parenthèse, le nombre d'individus.

		S (nb. d'espèces	N (nb. individus)	H(S) bits/espèces	H(S)mx bits/espèces	Hr %	Hr G%
Â	68	22	391	3,59	4,46	80,4	56,7
0	68	37	403	3,92	5,20	75,3	62,1
N	68	37	857	3,16	5,21	60,7	50,0
D	68	32	392	2,84	5,00	56,8	44,9
J	69	36	454	3,49	5,17	67,5	55,2
F	69	35	669	2,63	5,13	51,3	41,7
Mr	69	31	383	3,34	4,95	67,4	52,8
Αv	69	40	562	4,16	5,32	78,2	65,8
Ма	69	43	708	3,83	5,43	70,7	60,7
Ju	69	22	425	2,11	4,46	47,3	33,4.
Ji	69	42	844	3,33	5,39	61,8	52,7
Â	69	17	127	2,91	4,08	71,2	46,0
s	69	35	862	3,91	5,13	76,2	61,8
0	69	45	642	3,96	5,49	72,1	62,7

TABLEAU 5 : DIVERSITE CYCLIQUE PAR NIVEAU : Hid — LITIERE.

		S (nb. d'espèces)	N (nb. individus)	H(S) bits/espèces	H(S)mx bits/espèces	Hr %	Hr G%	H'rG
Â	68	35	113	4,38	5,13	85,5	72,8	71,5
0	68	17	54	3,42	4,09	83,6	56,7	55,7
N	68	31	271	4,03	4,95	81,4	67,0	65,8
D	68	32	159	3,89	5,00	77,8	64,6	63,5
J	69	43	426	4,36	5,43	80,4	72,5	71,2
F	69	34	419	3,53	5,09	69,3	58,5	57,5
Mr	69	33	182	4,47	5,04	88,6	74,2	72,9
Av	69	33	395	3,39	5,04	67,2	56,3	55,3
Ma	69	40	529	3,98	5,32	74,8	66,1	65,0
Ju	69	32	181	3,59	5,00	71,9	59,7	58,6
JI	69	33	262	3,86	5,04	76,6	64,1	63,0
Â	69	16	105	3,09	4,00	77,4	51,4	50,5
S	69	19	51	3,34	4,25	78,7	55,5	54,5
0	69	33	170	4,15	5,04	82,2	68,8	67,6

TABLEAU 6 : DIVERSITE CYCLIQUE PAR NIVEAU : Hid — Sol I.

		S (nb. d'espèces)	N (nb. individus)	H(S) bits/espèces	H(S)mx bits/espèces	Hr %	Hr G%	H'r
Â	68	12	21	3,40	3,58	94,9	62,3	55,5
О	68	6	7	2,52	2,58	97,5	46,2	41,1
N	68	16	41	3,54	4,00	88,6	64,9	57,8
D	68	5	7	2,23	2,32	86,3	41,0	36,5
J	69	6	59	1,21	2,58	46,8	22,2	19,7
F	69	12	48	2,89	3,58	80,5	52,8	47,1
Mr	69	8	24	1,98	3,00	65,9	36,2	32,2
Αv	69	11	29	2,73	3,46	79,0	50,1	44,6
Ma	69	10	19	2,90	3,32	87,2	53,1	47,3
Ju	69	9	15	2,81	3,17	88,8	51,6	45,9
JI	69	8	10	2,85	3,00	94,9	52,1	46,4
Â	69	9	17	2,82	3,17	88,8	51,6	46,0
S	69	6	11	2,22	2,58	86,0	40,7	36,2
0	69	5	6	2,25	2,32	97,0	41,2	36,7

TABLEAU 7: DIVERSITE CYCLIQUE PAR NIVEAU: Hid - SOL II.

		S	N	H(S)	H(S)mx	Hr %	Hr G%
	x	33,857	551,357	3,370	5,030	66,921	53,321
Litière	σ	0,088	212,005	0,567	0,400	8,718	8,987
	CV	23,800	38,400	16,800	7,900	14,500	16,800
0 -5 cm	X	30,785	236,928	3,820	4,887	78,242	63,442
Sol I	σ	7,713	146,012	0,419	0,426	5,846	6,969
	CV	25,000	61,600	10,900	8,700	7,400	10,900
-5 -10 cm	x	8,785	22,428	2,596	3,047	85,157	47,571
Sol II	σ	3,076	15,837	0,574	0,497	13,501	10,491
	CV	35,000	70,600	22,100	16,300	15,800	22,000

TABLEAU 8 : \overline{X} , \overline{O} et CV POUR LES DIFFERENTES VALEURS DES TABLEAUX 5, 6, 7 DE LA STATION Hid.

en avril 1969 et la meilleure «équitabilité» en août 1968.

B - L'HORIZON 0 - 5 cm (Sol I):

Si la variabilité du nombre d'espèces et du nombre d'individus est supérieure à celle de la litière, le Sol I, par contre, offre de plus grandes possibilités aux Oribates; d'une part la moyenne de la diversité réelle $(\overline{\mathbf{x}})$ est plus élevée que celle rencontrée dans la litière, mais surtout la variabilité de toutes les valeurs H(S), H(S)mx, Hr et HrG, au cours des mois du cycle, est beaucoup plus faible.

La diversité réelle ainsi que la diversité relative sont maximales en mars 1969. Néanmoins, l'espèce habituellement dominante, E. cordiformis, reste la plus abondante. Cette espèce est «équilibrée» par les individus des espèces suivantes: L. perpusillus, Z. falzonii, O. insculptum, O. minus, O. cf. obsoleta, O. hypogeum, O. fixa, S. sarekensis, S. trigona, A. coleoptrata et S. laevigatus. Toutes ces espèces ont une densité relative égale ou supérieure à 3,8. Dix espèces sur 33 sont représentées par un seul exemplaire.

Il faut remarquer que dès que l'on atteint la couche du sol située sous la litière, les *Oppia* et les *Suctobelba* constituent une part importante des peuplements, quel que soit le biotope envisagé.

La diversité réelle et la diversité relative n'atteignent jamais des valeurs très basses. La valeur la plus faible de H(S) est en août 1969, celle de Hr % en avril 1969. En août 1969 H(S) est égal à 3,09. E. cordiformis a une densité relative de 38,1. Oppia nova var. 1 venant ensuite n'a qu'une densité relative égale à 9,5. L'équitabilité n'est pas médiocre (77,4 %). Sur 16 espèces, 6 ont une densité relative supérieure à 4,8; 8 sont représentées par 1 ou 2 individus. En avril 1969, H(S) atteint une valeur en-dessous de la moyenne annuelle. Hr % est peu élevée. Trois espèces sont particulièrement importantes numériquement : O. nova var. 1 (d.r. = 37,2), O. minus (d.r. = 14,2) et O. cf. obsoleta (d.r. = 12,6). A. coleoptrata a une densité relative un peu moindre (7,6). 26 espèces sont représentées par moins de 10 exemplaires.

C - L'HORIZON -5 -10 cm (Sol II):

Cet horizon se caractérise par sa texture à tendance très nettement argileuse, sa très faible teneur en humus et le rapport C/N le plus bas parmi celui des horizons où l'échantillonnage des Oribates a été effectué.

Le comportement des Oribates y sera très différent de l'horizon supérieur. Le nombre d'individus et le nombre d'espèces récoltées subissent une brusque et nette régression (Tableau 8). Si Hr % atteint généralement, comme je l'ai déjà dit pour les horizons -5 -10 cm, des valeurs toujours élevées, la diversité réelle reste faible. En janvier 1969, sur 59 individus relevés, 46 appartiennent

à O. nova var. 1. Les Oppia constituent la plus grande partie de ce peuplement endogé.

Epilohmannia cylindrica minima et Gehypochthonius sp. sont obtenues également avec une grande constance dans cet horizon. Sur 28 individus de Gehypochthonius sp. récoltés à Hid (c'est la seule station où cette espèce existe), 17 sont récoltés dans l'horizon Sol II

III – STATION CHENAIE NORMALE (Tableaux 9, 10, 11 et 12)

A - LA LITIERE:

La variabilité du nombre des individus récoltés est extrême (CV N=56,3%). L'équitabilité sera donc moins élevée que celle rencontrée dans les deux autres stations. Hr % atteint des valeurs minimales jamais observées.

La diversité réelle est minimale en décembre 1968, janvier 1969, mars 1969, avril 1969, juin 1969 et juillet 1969. Elle est maximale en novembre 1968. On ne peut donc en déduire une variation typiquement saisonnière. Tout au plus, peut-on constater une diminution l'hiver, au printemps et au début de l'été. L'étude de la diversité aide à mieux discerner les rapports entre la faune et les facteurs abiotiques.

Le mois où la teneur en eau est la plus faible dans la litière de CN est celui où le nombre d'Oribates est minimum. On ne peut savoir (étant dans la litière) si cette valeur de 18,4% (2, p. 64, tableau 5) est une limite à la disponibilité de l'eau pour les microarthropodes. Cela ne semble pas être le cas. Les différentes expressions de la diversité H(S) = 3,51, H(S)mx = 4,88 et Hr% = 76,5 montrent que si les individus sont moins nombreux, l'équilibre dynamique des peuplements d'Oribates dans la litière de CN n'est pas affecté ce mois-là. De plus, ces valeurs sont parmi les plus élevées relevées pour la litière dans cette station.

Pendant les six mois où la diversité est faible, les espèces dominantes sont les suivantes :

Décembre 1968 : C. incisus (d.r. = 55,5); E. cordiformis (d.r. = 11,1); A. coleoptrata (d.r. = 9,4).

Janvier 1969 : C. incisus (d.r. = 56,9); A. coleoptrata (d.r. = 6,7); P. craterifer (d.r. = 6,7); E. cordiformis (d.r. = 4,3).

Mars 1969 : S. laevigatus (d.r. = 39,7); C. incisus (d.r. = 23,5); A. coleoptrata (d.r. = 13,7); S. anomalus (d.r. = 4,1); X. tegeocranus (d.r. = 3,9); E. cordiformis (d.r. = 3,8).

Avril 1969 : C. incisus (d.r. = 52,7); S. laevigatus (d.r. = 25,8).

		S (nb. d'espèces)	N (nb. individus)	H(S) bits/espèces	H(S)mx bits/espèces	Hr %	Hr G%
Â	68	25	407	3,14	4,64	67,6	48,7
0	68	30	389	3,93	4,91	80,0	60,9
N	68	41	550	4,21	5,36	78,6	65,3
D	68	21	297	2,53	4,39	57,6	39,3
J	69	28	253	2,75	4,81	57,2	42,7
F	69	26	188	3,43	4,70	73,0	53,3
Mr	69	28	531	2,76	4,81	57,5	42,9
Av	69	31	438	2,38	4,95	48,0	37,0
Ma	69	37	1 027	3,01	5,21	57,8	46,8
Ju	69	27	349	2,08	4,75	43,8	32,3
JI	69	41	952	2,66	5,36	49,6	41,2
Â	69	24	138	3,51	4,58	76,5	54,4
S	69	47	1 021	3,92	5,55	70,6	60,8
0	69	37	816	3,64	5,21	70,0	56,5

TABLEAU 9: DIVERSITE CYCLIQUE PAR NIVEAU: CN - LITIERE.

Juin 1969 : C. incisus (d.r. = 46,4); S. laevigatus

(d.r. = 38,4).

Juillet 1969 : S. laevigatus (d.r. \pm 62,3).

C. incisus se confirme être une espèce ayant des exigences écologiques réduites. S. laevigatus a un bon développement dans la Chênaie mais semble craindre les basses températures hivernales régnant dans la litière; par contre, cette espèce se développe bien pendant les mois chauds ou à température plus clémente. En août 1969, S. laevigatus est l'espèce la plus abondante (d.r. = 28,3); immédiatement derrière elle, nous trouvons O. caliptera (d.r. = 21). La température de la litière était au moment du prélèvement de 23° et l'hygrométrie de 70 %. Il ne faut pas oublier que la strate herbacée est importante dans la Chênaie et que celle-ci joue un peu le rôle d'une forêt à l'échelle des Oribates. Parlant de ceux-ci, TRAVÉ (5, p. 12) pouvait dire : «Ces animaux dont la taille dépasse rarement le millimètre sont dans leur tapis de Mousses comme un Mammifère dans une forêt».

B - L'HORIZON 0 - 5 cm (Sol I):

Bien entendu, la variabilité des différentes données est moindre que pour la litière. C'est l'horizon le plus en équilibre pour CN (\bar{x} Hr % = 84,6). La teneur en eau faible d'août 1969 ne semble nullement importuner

les Oribates. La diversité réelle élevée est d'une remarquable stabilité (CV H(S) = 4,9 %). Là encore, les Oppia et les Suctobelba sont nombreux. Présents tous les mois, ils contribuent à la stabilité et à l'équilibre des peuplements. La diversité réelle est plus basse en août 1968. Deux espèces en sont responsables par leur importance : E. cordiformis et S. laevigatus. Cette diversité est également plus faible que les autres mois en nombre 1968. La diversité relative est médiocre. O. minus, O. cf. obsoleta, O. fallax, O. nova var. 1 et Z. falzonii, par leur nombre rompent l'équilibre.

C - L'HORIZON - 5 - 10 cm (Sol II):

C'est le Sol II le moins peuplé. Sa teneur en acides humiques est très faible. Il est à la fois le plus argileux et le plus humide des trois stations (2, p. 62 à 73). Ce double caractère provoque la raréfaction des Oribates en hiver et au printemps lorsque la teneur en eau est élevée. Le milieu s'asséchant redevient en été plus favorable aux Oribates. Dès l'automne, le phénomène s'inverse (fig. 1).

Lorsque la teneur en eau est maximale, la faune devient rare ou même disparaît (décembre 1968, février 1969). Le Sol II, pendant les mois humides, a une compacité élevée le rendant impropre à l'habitat des Oribates (les autres groupes arthropodiens sont atteints de la même manière) (fig. 2).

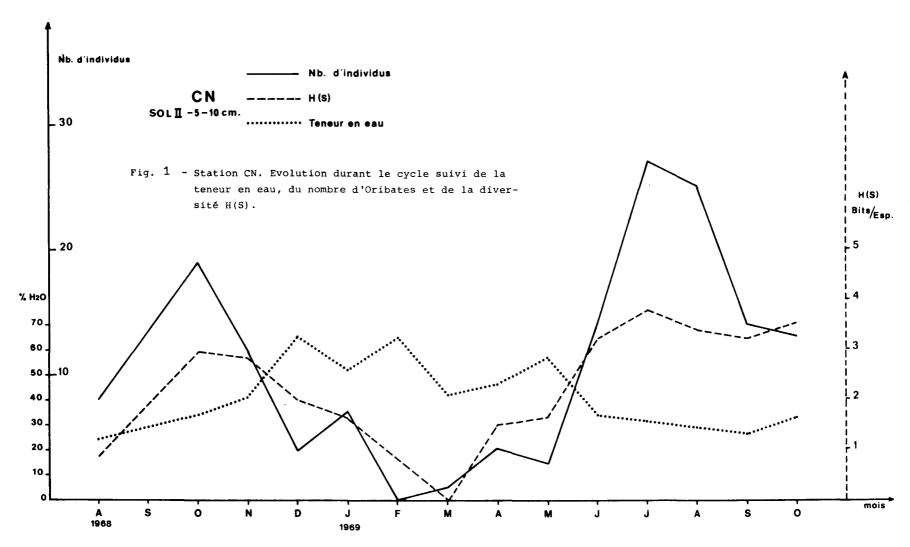


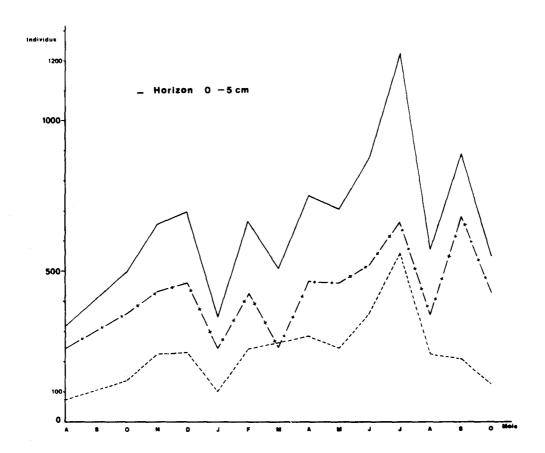
Figure 1 – STATION CN. EVOLUTION DURANT LE CYCLE SUIVI DE LA TENEUR EN EAU, DU NOMBRE D'ORIBATES ET DE LA DIVERSITE H(S).

		S (nb. d'espèces)	N (nb. individus)	H(S) bits/espèces	H(S)mx bits/espèces	Hr %	Hr G%	H'rG
Â	68	19	63	3,66	4,25	86,1	59,3	57,7
0	68	27	139	4,24	4,75	89,1	68,7	66,9
N	68	32	223	3,91	5,00	78,2	63,4	61,7
D	68	32	229	4,27	5,00	85,4	69,2	67,3
J	69	29	101	4,28	4,86	88,1	69,4	67,6
F	69	29	239	4,12	4,86	84,7	66,7	65,0
Mr	69	32	259	4,44	5,00	88,9	72,0	70,1
Αv	69	35	284	4,11	5,12	80,1	66,6	64,9
Ма	69	29	246	4,17	4,86	86,0	67,6	65,9
Ju	69	39	360	4,49	5,28	84,9	72,4	70,8
JI	69	40	558	4,30	5,32	80,8	69,7	67,8
Â	69	37	219	4,22	5,20	81,0	68,4	66,6
S	69	33	199	4,22	5,04	83,6	68,4	66,6
0	69	31	124	4,36	4,95	88,1	70,7	68,8

TABLEAU 10 : DIVERSITE CYCLIQUE PAR NIVEAU : CN - Sol I.

		S (nb. d'espèces)	N (nb. individus)	H(S) bits/espèces	H(S)mx bits/espèces	Hr %	Hr G%	H'rG
Â	68	2	8	0,81	1,00	81,1	14,8	12,8
0	68	10	19	2,90	3,32	87,5	52,9	45,8
N	68	8	12	2,85	3,00	95,2	52,0	45,0
D	68	4	4	2,00	2,00	100,0	36,4	31,5
J	69	4	7	1,66	2,00	83,2	30,3	26,2
F	69	0	0					
Mr	69	1	1	0	0	0	0	0
Av	69	3	4	1,50	1,60	94,6	27,3	23,6
Ma	69	3	3	1,60	1,60	100,0	28,9	25,0
Ju	69	10	14	3,23	3,32	97,4	58,9	51,0
JI	69	17	27	3,78	4,08	92,5	68,9	59,7
Â	69	12	25	3,38	3,58	94,4	61,6	53,4
 S	69	10	14	3,23	3,32	97,4	58,9	51,0
0	69	12	13	3,55	3,58	98,9	64,6	55,9

TABLEAU 11 : DIVERSITE CYCLIQUE PAR NIVEAU : CN - Sol II.



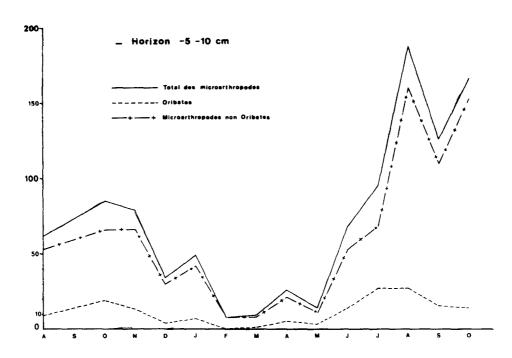


Fig. 2 - EVOLUTION DEMOGRAPHIQUE DES MICROARTHROPODES DANS LES HORIZONS 0 -5 cm et -5 -10 cm DE LA STATION CN.

		S	N	H(S)	H(S)mx	Hr %	Hr G%
	x	31,642	525,428	3,139	4,945	63,414	48,721
Litière	σ	7,406	295,920	0,626	0,328	11,445	9,671
	cv	23,400	56,300	19,900	6,600	18,000	19,800
0 -5 cm	x	31,714	231,642	4,199	4,963	84,642	68,036
Sol I	σ	5,134	117,632	0,207	0,264	3,378	3,292
	CV	16,100	50,700	4,900	5,300	3,900	4,800
-5 ~10 cm	x	6,857	10,785	2,177	2,314	80,157	39,678
Sol II	σ	4,911	8,222	1,241	1,295	33,207	22,610
501 11	CV	71,600	76,200	57,000	55,900	41,900	56,900

TABLEAU 12 : \overline{X} , O et CV POUR LES DIFFERENTES VALEURS DES TABLEAUX 9, 10 et 11 DE LA STATION CN.

La diversité réelle est en moyenne faible, mais elle augmente les mois les plus secs. Tout ceci provoque une variabilité très importante du nombre d'espèces et du nombre d'individus recensés. Cette variabilité se retrouve dans les différentes expressions de la diversité. La diversité est minimale en août 1968, janvier 1969, mars $1969 \, (H(S) = 0)$, avril $1969 \, et \, mai \, 1969$.

Les espèces présentes ces différents mois étant peu nombreux, il est possible d'en donner la nomenclature complète (entre parenthèse, le nombre d'exemplaires).

Août 1968 : Steganacarus sp. 3 (6) et M. nemato-

: phora (2).

Janvier 1969 : M. nematophora (4), O. fallax (1),

O. hypogeum (1) et Protoribates sp. 1

(1).

Mars 1969 : Une seule espèce présente : L. horri-

dus (1).

Avril 1969 : L. alestensis (1); O. fallax (1); Proto-

ribates sp. 1 (2).

Mai 1969 : O. fallax (1); C. mediocris (1); Proto-

ribates sp. 1 (1).

Les trois espèces Protoribates sp. 1, O. fallax et M. nematophora paraissent être les mieux adaptées aux sols argileux et humides. Protoribates sp. 1 (1) et O. fallax (3) sont également présentes en juillet 1969, mois où H(S), H(S)mx et HrG ont une valeur maximale. Les autres espèces présentes pour ce mois sont L. perpusillus (1); L. piluliferus (1); E. cylindrica minima (1); Steganacarus sp. 3 (2); E. cordiformis (1); M. callitoca (1); C. minusculus (6); O. denticulata (1), O. minus (2); O. cf. obsoleta (2); O. hypogeum (1); S. trigona (1); C. incisus (1); S. laevigatus (1); S. laevigatus var. A. (1). Comme toujours dans les horizons endogés, on rencontre à la fois des espèces typiques de ce milieu et des espèces ubiquistes et errantes.

IV – CONCLUSION DE L'ETUDE DE LA DIVERSITE CYCLIQUE PAR NIVEAU : COMPARAISON DES TROIS STATIONS (Fig. 3, 4, 5) :

Il m'a semblé inutile de revenir longuement sur les caractéristiques propres aux trois niveaux prospectés : cela a déjà été fait à propos de la diversité globale. La description de l'évolution cyclique par niveau a bien fait apparaître les différences et la lecture des divers tableaux suffit pour constater celles-ci. Je me limiterai donc à la question de savoir si des niveaux identiques ont un comportement semblable dans les différentes stations.

A - LA LITIERE :

La litière de la station Hid apparaît la plus diversifiée et la plus stable, ensuite viendraient la litière de la Chênaie et celle de la Hêtraie pure.

La litière de la Hêtraie pure a des indices de diversité faibles pendant les mois d'échantillonnage, mais c'est elle qui présente la variabilité des différentes valeurs (sauf pour N) la moins grande.

Je pense que ces caractéristiques sont dues à une litière beaucoup moins riche spécifiquement que celle des deux autres stations. Elle est constituée à peu près exclusivement de feuilles de Hêtre.

Le coefficient CV de la Chênaie est supérieur aux autres pour N, H(S), Hr % et HrG %. Compte tenu de la richesse de la litière de CN et de la strate herbacée, celleci devrait être le meilleur habitat pour les Oribates; en fait, ce caractère se trouve modifié par une plus grande exposition aux aléas climatiques, supérieure à celle des deux autres stations.

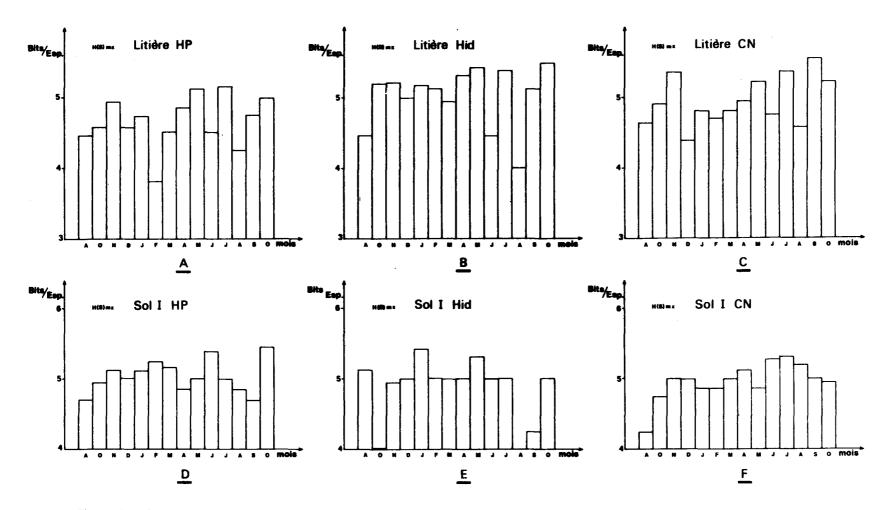


Fig. 3 – A, B, C, D, E, F, DIVERSITE SPECIFIQUE MAXIMALE CYCLIQUE DANS LA LITIERE ET LE SOL I POUR LES TROIS STATIONS HP, Hid et CN.

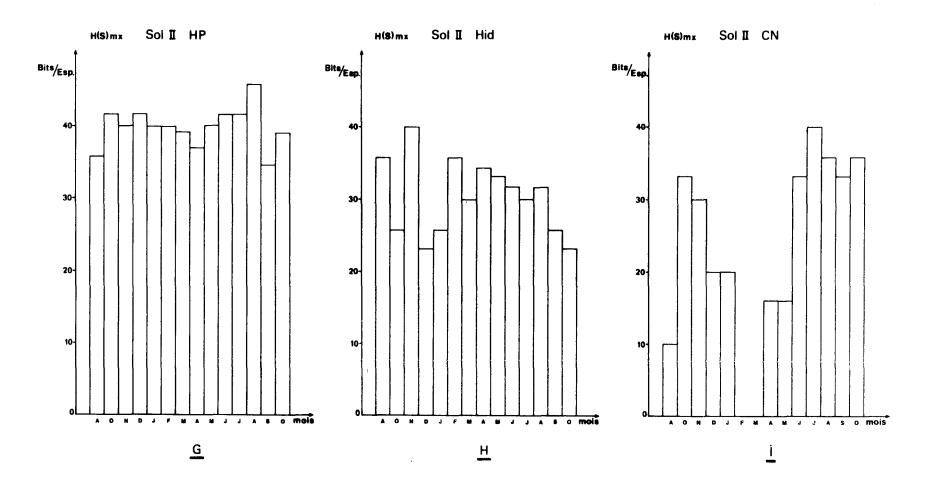


Fig. 3 – G, H, I, DIVERSITE SPECIFIQUE MAXIMALE CYCLIQUE DANS LE SOL II DES STATIONS HP, Hid, et CN.

Du point de vue de l'évolution, HP est la seule station ayant une évolution saisonnière de la diversité. CN est à peu près identique, mais HrG remonte en février 1969. Hid a une évolution totalement aléatoire et irrégulière. On peut cependant remarquer deux points de convergence: juin et septembre 1969.

En juin 1969, pour les trois stations, HrG diminue. Ceci est lié à un brusque assèchement (le premier), survenant à la suite d'une longue période humide. Les écarts entre les pourcentages de la teneur en eau de la litière entre les mois de mai et juin sont de :

193,8 pour HP 160,2 pour Hid

87,2 pour CN

Ce phénomène est corrolaire d'une élévation de la température et de l'évaporation.

La remarque faite en août 1969 dans la litière de CN, où une teneur en eau faible ne rompt pas l'équilibre de la population, peut provenir du fait que la faune s'est adaptée progressivement à la sécheresse. Les espèces les plus fragiles disparaissent et les «résistantes» voient leur nombre s'équilibrer. C'est le brusque changement climatique en juin qui bouleverse les peuplements.

En septembre 1969, HrG a une valeur élevée dans les trois cas. Le phénomène serait inverse. Une période humide succède à une période sèche.

B - LE SOL I (0 - 5 cm)

HP atteint une bonne diversité pendant le cycle étudié; l'horizon dans cette station est en équilibre. CN est très comparable quant à l'équilibre des communautés. Par contre, Hid se caractérise par sa très grande variabilité (Fig. 5).

L'évolution de HrG se situe à un niveau semblable pour HP et CN, mais les variations ne sont pas concomittantes. HP se distingue par une diminution très nette de HrG en septembre 1969 en corrélation avec une augmentation de HrG dans la litière. Hid a là encore une évolution «personnelle» et aléatoire.

C - SOL II (-5 - 10 cm):

Cet horizon, pour HP, a une bonne diversité et une bonne stabilité. HrG chute également en septembre comme pour le Sol I. Le reste de l'année, cet indice est stable. C'est dans HP que cet horizon est l'habitat le plus favorable.

Au deuxième rang, nous trouvons Hid.

La station CN a le comportement très spécial décrit précédemment et qui l'éloigne des deux autres stations (Fig. 4 C).

Il semble donc que l'évolution des peuplements d'Oribates dépende essentiellement des conditions

locales (facteurs abiotiques et biotiques). Les trois stations étudiées présentent un grand pourcentage d'espèces communes et, cependant, l'évolution de ces communautés est différente.

Certaines espèces d'Oribates montrent une grande plasticité, arboricoles dans certains biotopes, litiéricoles ou mêmes humicoles dans d'autres. D'autres espèces, sans montrer de telles variations, ont une plasticité effective et les cycles biologiques seront réglés par les caractéristiques microclimatiques, pédologiques et nutritives du milieu.

Dans un même ensemble forestier, une différence minime dans les facteurs abiotiques joue un rôle sur les peuplements d'Oribates. Le fait, connu depuis longtemps, de la très grande localisation des Oribates pourrait trouver son origine dans cette hypothèse. Une espèce peut proliférer à un endroit et être totalement absente aux alentours.

L'étude précédente semble montrer que si les peuplements d'Oribates dans la forêt de la Sainte Baume ne sont pas en dépendance absolue avec la teneur en eau du substrat (les valeurs mesurées de l'humidité étant situées pour la plupart à niveau tel qu'il ne s'agit pas du seuil critique), il arrive cependant que l'assèchement et le retour à une période humide provoquent une réaction de la faune (juin 1969 et septembre 1969 dans la litière des trois stations).

CONCLUSIONS

L'étude de la diversité spécifique cyclique et par niveau permettrait de suivre l'évolution de chaque espèce par rapport aux autres. Mais l'interprétation des résultats n'est pas possible pour les 153 espèces récoltés dans mes trois stations. Un phénomène habituel dans tous les échantillonnages fait, qu'il y a toujours un certain nombre d'espèces accidentelles dont les nombres faibles d'individus ne permettent pas une prise en considération valable.

Il reste qu'en comparant les résultats obtenus dans les deux parties de ce travail, on peut savoir quel horizon est responsable de la plus ou moins grande diversité dans une station et que l'on peut approcher la dynamique des peuplements d'Oribates propres à chaque couche.

Ainsi on peut classer les espèces dominantes dans les horizons prospectés.

Dans la litière de HP, nous rencontrons : E. cordiformis, C. incisus, E. silvestris et pour un degré moindre L. horridus et L. perpusillus.

Dans la station Hid, on a : E. cordiformis, A. coleoptrata, C. incisus, S. laevigatus et O. caliptera.

Pour CN et toujours pour la litière, on retrouve les mêmes espèces avec surtout C. incisus et S. laevigatus et avec un rôle modeste, P. craterifer, X. tegeocranus et S. anomalus.

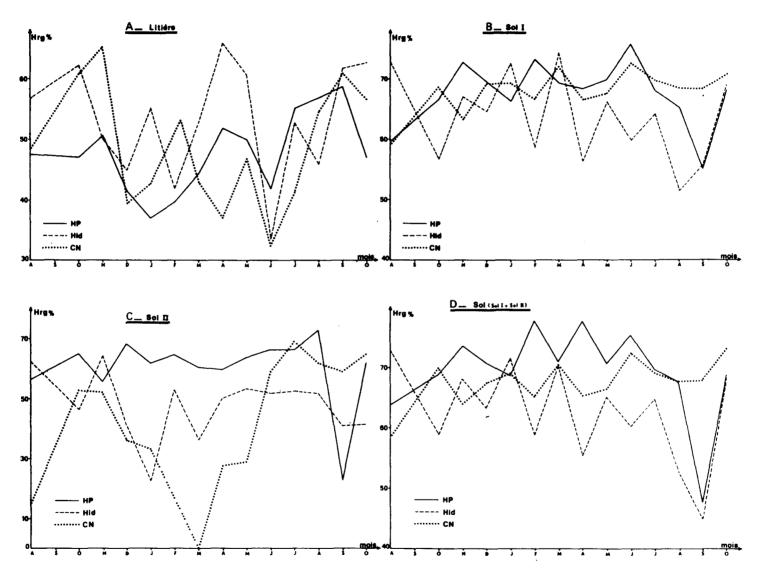


Fig. 4 – A, B, C, D. VARIATIONS MENSUELLES DE Hr G% DANS LES TROIS STATIONS (HP, Hid, CN)

ET DANS LA LITIERE (A), LE SOL I (B), LE SOL II (C), LE SOL I + II (D).

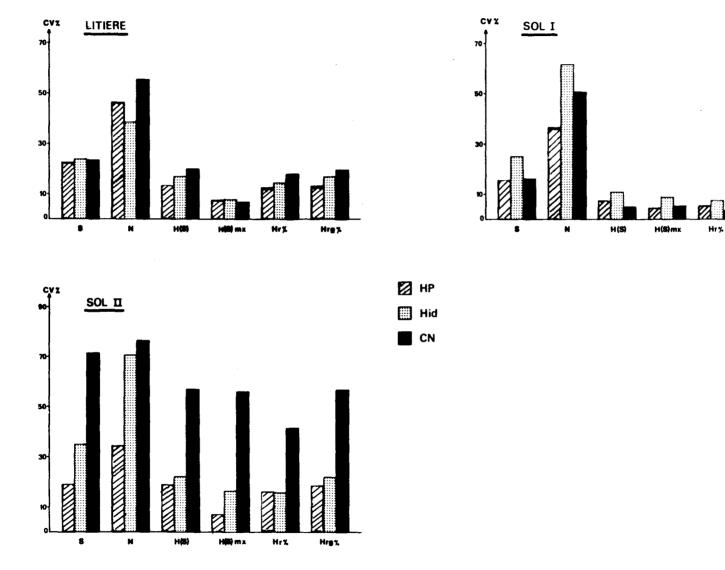


Fig. 5 - VALEURS DE CV % (COEFFICIENT DE VARIATION) POUR S, N, H(S), H(S)mx, Hr %, DANS LES HORIZONS DES TROIS STATIONS.

- Dans l'horizon 0 -5 cm on a :
- pour HP: E. cordiformis et E. silvestris avec une influence certaine mais faible de O. nova var. 1 et D. flagellifer.
- pour Hid, c'est principalement *E. cordiformis* qui est l'espèce dominante. *O. fixa* est une espèce importante mais elle est souvent équilibrée par d'autres *Oppia* (O. minus, O. nova var. 1) et par A. coleoptra.
- Dans la station CN, c'est S. laevigatus qui domine souvent les autres espèces. Cette dominance est partagée quelquefois par des Oppia (O. cf. obsoleta, O. fallax, O. minus, O. nova var. 1) et par Z. falzonii.
- Dans l'horizon -5 -10 cm de la station HP, aucune espèce n'est véritablement dominante. Pour Hid, on peut citer O. nova var. 1 et pour CN, M. nematophora, O. fallax et Protoribates sp. 1.

De cette énumération, on peut déduire l'importance, dans la forêt de la Sainte Baume, d'une espèce : E. cordiformis. Celle-ci a fait l'objet de quelques remarques préliminaires quant à sa biologie :

- il y a une mortalité importante des stases immatures. Celles-ci sont toujours plus abondantes que les autres;
- seule la station Hid permet d'aborder vraiment le cycle d'E. cordiformis. Certaines conclusions se trouvent néanmoins confirmées par la station HP et, dans une moindre mesure, par la station CN (E. cordiformis a une faible densité relative dans cette station);
 - la ponte a lieu en avril et en mai;
- les larves apparaissent un mois après et se rencontrent de juin à août, et même jusqu'en octobre (station HP);
- les premières nymphes se rencontrent en octobre.
 Elles existent toujours en novembre et décembre;
- les jeunes adultes se manifestent en avril et en mai.

On peut donc envisager un cycle vital s'étendant sur 12 à 14 mois, et cela en s'appuyant principalement sur les données de la station Hid. Le cycle semble être un peu plus long dans HP. On récolte toujours un certain nombre de larves qui indiquent qu'outre la ponte principale au printemps (avril, mai), il y a encore des pontes accidentelles (?) Celles-ci indiqueraient une fois encore l'excellence des conditions écologiques du sol de cette station pour les Oribates.

La station CN, bien qu'ayant peu d'individus d'E. cordiformis, permet d'observer le fait principal constaté ici, c'est-à-dire la ponte très marquée au printemps. Le nombre d'œufs pondus par chaque femelle doit être important. Avant et pendant la période présumée de la ponte le nombre d'adultes est faible.

La station Hid se différencie des deux autres par l'absence très nette des larves avant la période de ponte.

Cette étude phénologique d'E. cordiformis (très sommaire) sera poursuivie par des prospections plus longues sur le terrain (cycle s'étendant sur plusieurs années) et par des élevages.

Enfin l'étude de la diversité cyclique par niveau a permis de mieux discerner deux caractéristiques :

1) celle de l'horizon -5 -10 cm de la station CN.

La forte teneur en eau l'hiver et la texture argileuse rendent cet habitat impropre à tout microarthropode. Il serait intéressant de savoir si le repeuplement se fait par des individus venant de l'horizon supérieur ou par la présence d'œufs déposés dans cet habitat et servant de base au repeuplement. Les phénomènes de diapause et de quiescence sont inconnus chez les Oribates.

2) la particularité de la station Hid.

Les indices de diversité sont souvent plus faibles; il y a une grande variabilité de la communauté d'Oribates, un comportement particulier de E. cordiformis. On remarque l'absence totale de larves de cette espèce dans cette station à d'autres périodes que celle suivant la ponte. Cette station a, enfin, la plupart du temps, une évolution indépendante et peu comparable à ce qui se passe dans les autres stations. La présence de l'If est probablement la cause des particularités mais ne peut expliquer ce qui se passe au niveau des Oribates. Il faudrait rechercher ceci par des études de pédologie biologique et de microbiologie des sols. Les facteurs micro-climatiques ou physico-chimiques sont insuffisants pour expliquer cette individualité.

En constatant les innombrables corrélations jouant sur le déterminisme de la vie dans le sol, et la complexité de la pédogénèse et de la dynamique d'un sol (1, p. 38 fig. 6 et p. 73 fig. 1), on comprend la difficulté que l'on a à expliquer ou à interpréter les différents phénomènes écologiques constatés ou mis en évidence.

L'écologie du sol reste encore, pour l'instant, pour une grande part descriptive, l'explication n'étant que fragmentaire ou provisoire.

TRAVAUX CITES DANS LE TEXTE

- 1. Bachelier G. (1971).— La vie animale dans les sols. In: La vie dans les sols, P. Pesson. Gauthier -Villars, Paris.
- 2. Lions J.C. (1972).— Ecologie des Oribates (Acariens) de la Sainte Baume (Var). Thèse doct. sci. nat. univ. Provence, 1972 A.O. 7248 cent. doc. C.N.R.S., (1972-05-29). 2. vol. 29,5 x 20,5:1-549.

- 3. Lions J.C. (1975).— Application du concept de la diversité spécifique à la dynamique de trois populations d'Oribates (Acariens) de la forêt de la Sainte Baume (Var). lère partie : Résultats généraux et variabilité temporelle globale. *Ecologia mediterranea*, 1:165-192.
- 4. Lloyd M., Zar J.M., and Karr J.R. (1968).—On the circulation of Information-theoretical Measures of Diversity. *Amer. Midl. Nat.*, 79: 257-272.
- **5. Travé J.** (1963).— Ecologie et Biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. Suppl. 14, *Vie et Milieu*: 1-267.
- 6. Vannier G. (1971).— Signification de la persistance de la pédofaune après le point de flétrissement permanent dans les sols. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 8 (3): 343-365.

Recherches écologiques sur les cycles évolutifs de Trématodes dans une lagune de Provence (France). I. - Le cycle de Microphallus claviformis (Brandes, 1888) (Microphallidae - Travassos, 1920).

G. PREVOT *

P RARTOLI*

RESUME

Les auteurs étudient les conditions dans lesquelles se déroule le cycle biologique de Microphallus claviformis (BRANDES, 1888) (Trematoda, Microphallidae) dans la lagune du Brusc (Var, France). Le premier hôte intermédiaire, Hydrobia acuta, Mollusque Prosobranche, et le second, Orchestia mediterranea, Amphipode Talitridé, appartiennent à des écosystèmes différents. L'infestation des Orchestia e réalise à la suite d'une modification de leur comportement sous l'effet de facteurs abiotiques (température estivale élevée, sécheresse importante). Pour éviter leur déshydratation, les Crustacés gagnent le milieu lagunaire dans lequel vit le premier hôte et où ils s'infestent alors.

Dans la lagune étudiée, l'importance de l'infestation des Orchestia n'est pas uniforme le long du rivage mais varie souvent beaucoup d'un point à un autre. Les causes de ces variations sont liées à la configuration du profil de chaque station. Dans la lagune du Brusc, une seule station a la valeur d'un véritable endémiotope. Selon toute vraisemblance, le maintien de Microphallus claviformis dans cette lagune repose sur des apports extérieurs, c'est-à-dire sur les Oiseaux migrateurs faisant là de brèves haltes.

ABSTRACT

The authors study life cycle unrolling conditions of Microphallus claviformis, (Trematoda, Microphallidae) in the lagoon of Brusc (Var, France). The first intermediate host Hydrobia acuta, Prosobranch Mollusc, and the second one, Orchestia mediterranea, Talitrid Amphipoda, belong to unlike ecosystems. Orchestia infestation takes place after behaviour modifications on abiotic factors effects (high estival temperature, important dryness). To avoid deshydration Crustacea reach brackish water where the first host lives and then infests itself.

In the studied lagoon, infestation rates of *Orchestia* are not uniformly distributed along beach, but are varying from place to place. Causes of such variation correspond to the profile of any station. In the lagoon of Brusc only one station takes value of a really «endémiotope». Most likely maintenance of *M. claviformis* in the lagoon depends from foreign apports, that is to say on birds having here short stops.

Microphallus claviformis est un Trématode Microphallide commun. Au stade adulte, ce parasite a été trouvé chez de très nombreuses espèces d'Oiseaux. On le rencontre essentiellement chez les Charadriiformes, moins fréquemment chez des Ansériformes et des Lariformes, exceptionnellement chez les Passériformes. Sa distribution géographique est très vaste; en effet, cette espèce a été signalée en de nombreux points d'Europe, en Sibérie orientale (Primorié: M.M. BELOPOLSKAIA in S. DEBLOCK et F. ROSÉ, 1965) et même en Amérique Centrale (Porto-Rico: R.M. CABLE, R.S. CONNOR et J.W BALLING, 1960).

Le cycle biologique de M. claviformis, pressenti par S. DEBLOCK, A. CAPRON et F. ROSÉ (1961) puis par L. REIMER (1963) a été définitivement établi par S. DEBLOCK et F. ROSÉ (1965). Le premier hôte intermédiaire est Hydrobia acuta (Draparnaud), un Mollusque Prosobranche euryhalin. Les cercaires pénètrent et s'enkystent chez divers Crustacés Amphipodes et Isopodes. En France, les métacercaires ont été signalées chez Orchestia gammarella (Pallas) (S. DEBLOCK, A. CAPRON et J. BIGUET, 1960 : Baie de la Canche; J. REBECQ, 1964: Etang de Berre), chez Sphaeroma serratum Fabricius (S. DEBLOCK, A. CAPRON et J. BIGUET, 1960: Baie de la Canche), chez Sphaeroma hookeri Leach (J. REBECQ, 1964: Camargue) et accidentellement chez Idothea baltica (Pallas) (J. REBECQ, 1964 : Camargue).

En dehors des stations camarguaises signalées par J. REBECQ (1964), nous avons trouvé, sur la côte méditerranéenne française, un autre endémiotope dans une lagune située entre Marseille et Toulon, au fond du Golfe de Bandol, la lagune du Brusc. Dans cette région, le premier hôte intermédiaire est aussi Hydrobia acuta; le deuxième hôte est Orchestia mediterranea. Dans la nature, nous n'avons observé aucune métacercaire chez Idothea et chez Sphaeroma. Des vers adultes ont été trouvés dans l'intestin de plusieurs Gravelots à collier interrompu, Charadrius alexandrinus (Mai 1976).

Des contaminations expérimentales d'Orchestia mediterranea indemnes de parasites ont été réalisées avec

^{*} Département de Zoologie et Ecologie. Faculté des Sciences et Techniques Saint-Jérôme. Rue Henri Poincaré. F-13397 — Marseille cédex 4.

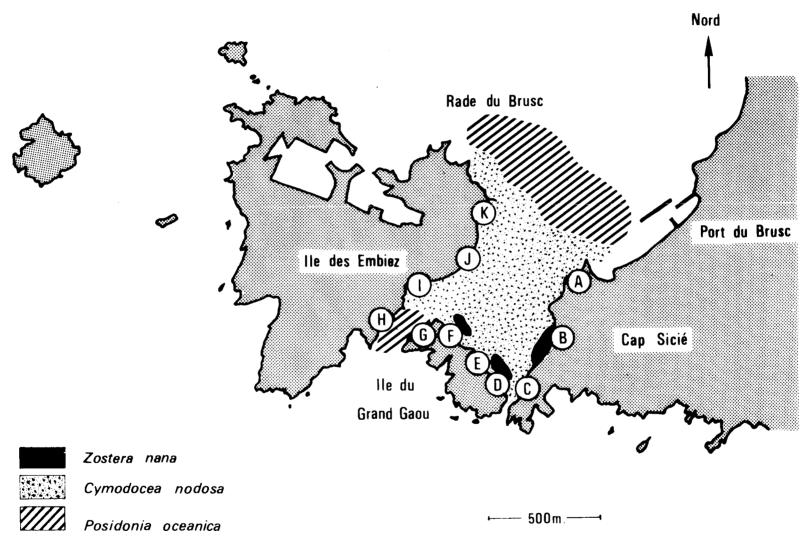


Fig. 1 – LA LAGUNE DU BRUSC (VAR) : SITUATION GEOGRAPHIQUE, COUVERTURE VEGETALE, STATIONS D'ÉTUDE.

succès et à diverses reprises à partir de cercaires émises par H. acuta. Les métacercaires ainsi obtenues sont identiques à celles que l'on observe dans la nature; leur développement expérimental chez Larus argentatus michaellis Nauman nous a permis d'identifier l'espèce à Microphallus claviformis, détermination confirmée par S. DE-BLOCK, spécialiste des Microphallidae.

Nos recherches écologiques sur le cycle biologique de *M. claviformis* se sont poursuivies pendant trois années, de 1974 à 1976; elles ont été réalisées uniquement à travers le parasitisme du deuxième hôte, *Orchestia mediterranea*. En ce qui concerne *Hydrobia acuta*, ce Mollusque sert de premier hôte intermédiaire à plusieurs espèces de *Microphallidae : Microphallus claviformis*, *M. papillorobustus*, *Maritrema subdolum*. Ces espèces ont des cercaires morphologiquement très semblables. Pour chaque *Hydrobia* trouvé contaminé, l'identification du parasite ne peut être réalisée que par le moyen de contaminations expérimentales. Ces difficultés nous ont poussé à négliger délibérément l'étude quantitative du parasitisme au niveau du premier hôte.

I. - LE MILIEU

La lagune du Brusc s'étend entre la côte ouest du Cap Sicié, l'île des Embiez et l'îlot du Grand Gaou (fig. 1). Elle est largement ouverte vers le nord tandis qu'au sud, elle communique avec la mer par deux passes d'importance différente.

La profondeur est très faible; elle dépasse rarement un mètre. Les dénivellations sont peu accusées aussi, des surfaces plus ou moins importantes sont découvertes à l'occasion des marées barométriques.

La presque totalité de la surface de la lagune est recouverte d'une prairie de *Cymodocea nodosa*. Dans sa bordure méridionale quelques rares taches de *Zostera nana* signalent des affleurements de la nappe phréatique d'eau douce; en effet, une certaine dessalure des eaux est indispensable à l'implantation de cette Phanérogame. Au nord, un herbier de *Posidonia oceanica*, constitue comme un récif brise-lames abritant la lagune des fortes houles du nord. Au sud, un autre herbier de Posidonies s'étend au-travers de la passe située entre les fles des Embiez et du Grand Gaou; la lagune est donc protégée des tempêtes du sud.

La lagune du Brusc est donc caractérisée par un mode extrêmement calme: les vagues y sont absentes. Malgré l'existence de faibles courants, les eaux sont peu renouvelées. A la périphérie de la lagune, d'importantes quantités de débris de feuilles de Cymodocées et de Posidonies sont abandonnées par les hautes eaux formant ainsi un cordon de laisses plus ou moins continu. Dans les fonds de criques très protégées, ces débris végétaux sont faiblement exondés et demeurent immergés; ils s'entassent souvent sur une grande épaisseur et parfois sur une importante surface.

Nos stations d'étude, au nombre de onze (A à K) sont réparties sur le pourtour de la lagune (fig. 1).

II. – ECOLOGIE DES HOTES DE MICROPHALLUS CLAVIFORMIS

1. LE PREMIER HOTE INTERMEDIAIRE

Hydrobia acuta n'est pas réparti d'une manière uniforme dans la lagune du Brusc; on ne le rencontre que

près de la rive, et en trois points seulement (fig. 2):

- le long de la côte est de la lagune, à son extrémité sud : stations B et C.
- le long de la rive nord-est du Grand Gaou : stations D et E.
- une tache sur la côte nord-ouest des Embiez : station ${\bf J}.$

H. acuta peut s'installer et survivre dans ces stations grâce à quelques remontées d'eau douce. Une dessalure des eaux est indispensable au maintien de ce Prosobranche. La répartition de ce Mollusque coïncide ainsi à peu près avec celle de Zostera nana (fig. 1).

La densité de la population de *H. acuta* est moyennement importante dans les stations B, C et J, très élevée dans les stations D et E.

H. acuta émet les cercaires de M. claviformis pendant la saison estivale.

2. LE DEUXIEME HOTE INTERMEDIAIRE

Orchestia mediterranea est un Amphipode Talitridé que l'on rencontre au niveau de l'étage supralittoral, sur toute la longueur du rivage de la lagune. Ces Crustacés accomplissent leur cycle de vie hors de l'eau; une humidité importante leur est toutefois indispensable. Ils vivent la plupart du temps, mais non toujours, dans les laisses de phanérogames marines accumulées sur le bord de la lagune. Ces débris végétaux, qui conservent l'humidité assez longtemps, ne sont pas humectés par les vagues puisqu'il n'y en a pas dans cette lagune, mais seulement lorsque le niveau de l'eau s'élève quelque peu. En été, la forte évaporation (vent sec violent, température élevée) a pour conséquence un déssèchement important des laisses. Les Orchestia doivent alors rechercher un habitat refuge qui, selon les stations, peut d'ailleurs ne pas être trouvé.

Il existe donc des stations favorables pour Orchestia mediterranea. Ces stations sont caractérisées par une population abondante dans laquelle toutes les classes d'âge sont représentées. Telle est par exemple la station D: un fond de crique ombragé où les laisses émergées et immergées sont en continuité et en très grande quantité. En été, lorsque les laisses exondées se dessèchent, les Talitres se déplacent latéralement vers les laisses immergées qui constituent alors leur habitat refuge.

Il y a aussi les stations défavorables pour O. mediterranea. Dans les laisses de ces stations, en hiver, les Orchestia sont assez bien représentés mais principalement par des individus relativement jeunes. En été, la population meurt en raison de l'absence d'un habitat refuge. Telles sont par exemple, les stations E et F.

Entre ces cas extrêmes, on remarque des stations qui sont plus ou moins favorables à ces Crustacés.

3. LES HOTES DEFINITIFS

En dehors de Larus argentatus michaellis extrêmement commun et toujours présent dans la lagune, les autres Oiseaux susceptibles d'abriter le parasite adulte ne font que de brefs séjours dans cette région. La raison est à rechercher dans le tourisme trop intense sur cette partie de la côte.

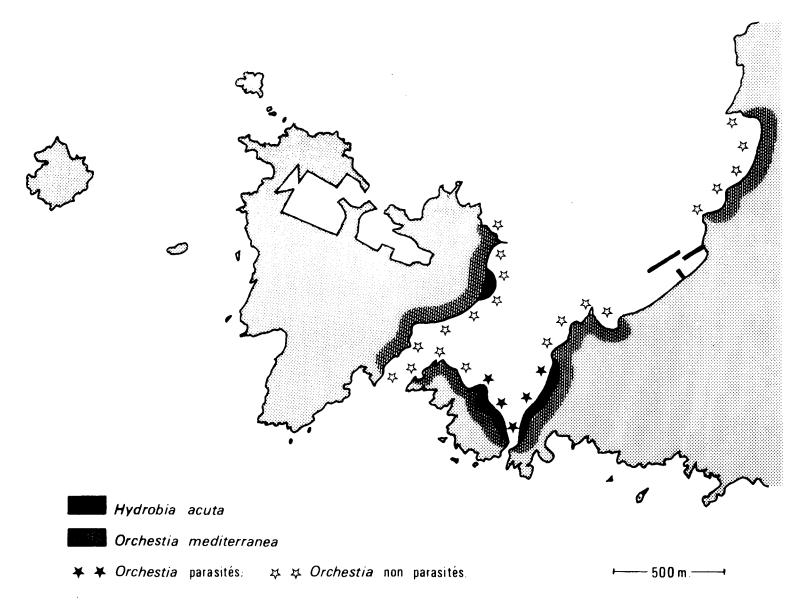


Fig. 2 – LA LAGUNE DU BRUSC (VAR). CYCLE EVOLUTIF DE MICROPHALLUS CLAVIFORMIS : REPARTITION DES HOTES INTERMEDIAIRES ET DU PARASITISME D'ORCHESTIA MEDITERRANEA.

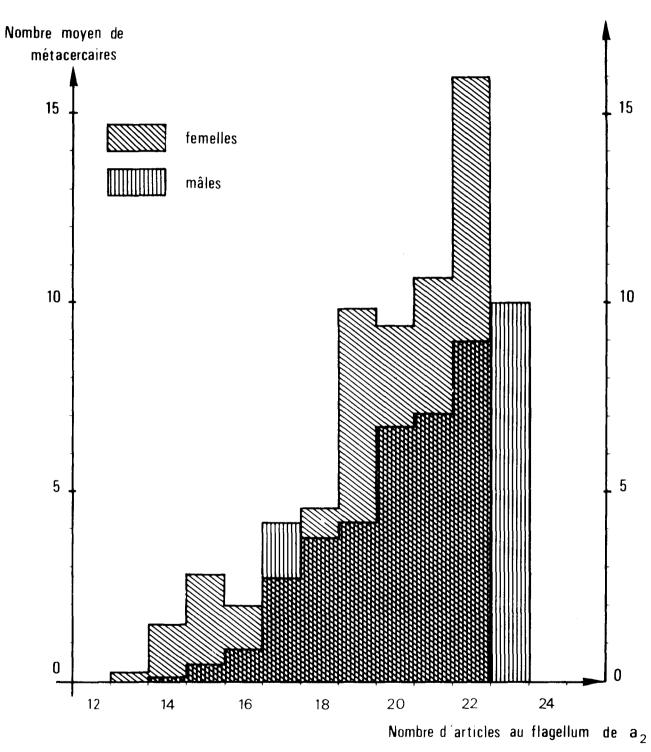


Fig. 3 – ORCHESTIA MEDITERRANEA – MICROPHALLUS CLAVIFORMIS. VARIATION DU PARASITISME EN FONCTION DE L'AGE ET DU SEXE DE L'HOTE.

L'examen de 4 Charadrius alexandrinus capturés sur les rives de la lagune a révélé la présence de Microphallus claviformis chez deux d'entre eux. Cet Oiseau limicole, vivant en bandes ne dépassant pas une vingtaine d'individus, s'arrête dans la lagune du Brusc au printemps et en automne; il n'y nidifie pas.

III. – ECOLOGIE DU PARASITISME

Nous rappelons que nous nous sommes limités à l'étude quantitative du parasitisme au niveau du deuxième hôte seulement.

1. - EVALUATION DE L'INTENSITE DU PARA-SITISME DANS UNE STATION DONNEE.

Un grand nombre d'Orchestia mediterranea a été prélevé au même moment, dans une station donnée. Le nombre de métacercaires de Microphallus claviformis a été compté en fonction du sexe de l'animal et de son âge(1). Les résultats montrent que l'animal est d'autant plus contaminé qu'il est plus âgé; par ailleurs, l'intensité du parasitisme est plus élevée chez la femelle que chez le mâle (fig. 3).

Devant de telles variations, nous avons choisi, arbitrairement, de caractériser une station donnée par le chiffre représentant la moyenne du nombre de métacercaires parasitant vingt femelles dont le flagellum de l'antenne compte 19 anneaux.

2. - REPARTITION DU PARASITISME A LA PERI-PHERIE DE LA LAGUNE.

Les prélèvements et les comptages de métacercaires réalisés le même jour en différents points sur le pourtour de la lagune, nous ont permis de mettre en évidence de grandes différences entre les stations.

Sur les onze stations prospectées, le parasitisme est présent seulement dans les stations B, C, D et E. Pour la plupart des autres stations, l'absence du parasitisme s'explique par l'absence du premier hôte intermédiaire. Une apparente anomalie doit être toutefois relevée à la station J. Malgré la présence à cet endroit des différents hôtes intervenant dans le cycle, aucune métacercaire de M. claviformis n'a été trouvée dans de nombreux O. mediterranea examinés. La raison en est que toutes les conditions indispensables au bon déroulement du cycle biologique n'y sont pas réunies: la station J ne constitue pas un endémiotope pour le parasite.

3. – DETERMINATION DE L'ENDEMIOTOPE DU PARASITE.

Les premier et deuxième hôtes intermédiaires intervenant dans le cycle biologique de M. claviformis

appartiennent à des écosystèmes différents. Aussi, le problème de la transmission de l'agent infestant va-t-il être extrêmement délicat; ce sont les facteurs abiotiques tels que la température estivale élevée et la forte évaporation qui vont le résoudre. Pour échapper à la dessication, les Orchestia gagnent leur habitat refuge situé, dans la plupart des cas, dans le milieu marin lui-même. C'est à l'occasion des séjours dans l'eau de la lagune qu'ils se contaminent. A la lumière de ces remarques, il n'est pas surprenant que les femelles apparaissent davantage contaminées que les mâles. En effet, leurs séjours dans l'eau sont nécessairement plus fréquents que pour les mâles, les femelles devant conserver une humidité suffisante pour éviter la dessication de leur ponte. Par ailleurs, nous soulignons la remarquable adaptation du cycle luimême puisque c'est seulement pendant la saison chaude que les cercaires de M. claviformis sont essaimées.

Dans les stations où le parasitisme est présent, l'intensité de l'infestation des *Orchestia* n'est pas la même partout. Pour chaque station, l'importance du parasitisme, évaluée chez vingt femelles comme précédemment indiqué, est la suivante :

Station B: 4,1 Station C: 3,5 Station D: 9,3 Station E: 1,4

Ces grandes variations sont imputables à la composition du profil du liseré côtier (fig. 4). Par rapport au parasitisme, on peut schématiquement classer les stations en quatre catégories.

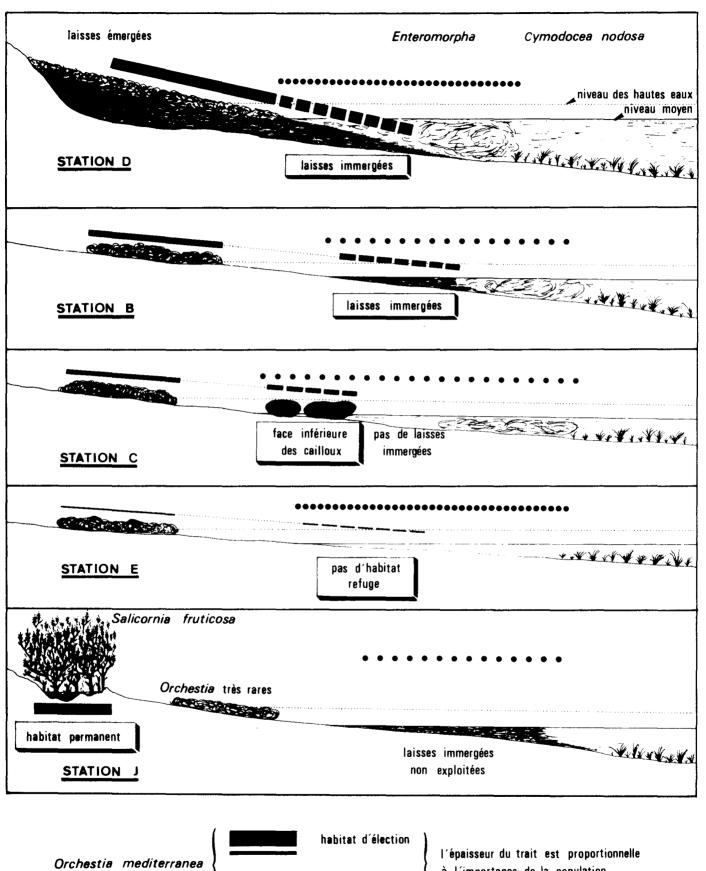
— les stations très favorables. Telle est la station D. Les laisses émergées et immergées sont en continuité. Les populations d'Orchestia et d'Hydrobia y sont extrêmement florissantes. Aucune barrière ne sépare les deux hôtes qui sont très souvent en contact et qui se contaminent ainsi abondamment.

— les stations moyennement favorables. Ce sont les stations comme B et C. Dans la station B, les laisses émergées et les laisses immergées ne sont pas en continuité mais séparées par une distance variant entre un mètre et quatre mètres. Dans la station C, l'habitat refuge n'est plus constitué par des laisses immergées mais par des pierres sous lesquelles les Orchestia trouvent des conditions de survie favorables. La population des Talitres n'est pas très florissante; par contre, Hydrobia est assez bien représenté. Dans ces stations, les contacts entre les premier et deuxième hôtes intermédiaires sont moins fréquents.

- les stations peu favorables

C'est le cas de la station E. C'est une plage sablonneuse d'une vingtaine de mètres de largeur, au milieu de laquelle s'étale un cordon plus ou moins continu de laisses émergées, éloignées d'une dizaine de mètres de l'eau de la lagune. Il n'y a pas de laisses immergées donc pas d'habitat refuge dans lequel les *Orchestia* trouvent un abri

⁽¹⁾ L'âge des Orchestia mediterranea peut être évalué d'après le nombre de segments composant le flagellum de l'antenne (A₂); ce nombre s'accroît avec l'âge.



habitat refuge

à l'importance de la population.

Hydrobia acuta

Répartition. La densité des points est proportionnelle à l'importance de la population.

Fig. 4 – ORCHESTIA MEDITERRANEA – MICROPHALLUS CLAVIFORMIS. VARIATION DU PARASITISME EN FONCTION DE LA CONFIGURATION DU PROFIL DU LISERÉ COTIER.

sûr, ils deviennent des proies faciles pour les Poissons. La population des *Orchestia* est pauvre tandis que les *Hydrobia* pullulent.

— les stations non favorables. Telle est la station J. Les laisses émergées sont séparées des laisses immergées par une faible distance, un ou deux mètres seulement. Mais en période de sécheresse, les Orchestia ne choisissent pas comme habitat refuge les laisses immergées; ils vivent en permanence du côté terrestre. Ils rencontrent au pied de Salicornia fruticosa (Salicornes), des flaques d'eau saumâtre dans lesquelles ils trouvent des conditions de vie favorables. Ainsi, dans cette station Orchestia et Hydrobia, bien que très proches, ne sont jamais en contact l'un avec l'autre et le parasitisme des Talitres est donc absent.

CONCLUSION

Les données de la bibliographie montrent que la répartition géographique des Microphallus claviformis est extrêmement vaste. Une aussi large distribution repose d'une part, sur la faible spécificité du parasite vis-à-vis de son hôte définitif, d'autre part sur la grande variété des deuxièmes hôtes intermédiaires. Aussi, le long de la côte, le parasite est-il présent partout où l'on rencontre le premier hôte intermédiaire, Hydrobia acuta. Ce Prosobranche étant inféodé au milieu saumâtre, il en résulte que le cycle de M. claviformis se réalise exclusivement dans les lagunes côtières.

Le cycle de M. claviformis se déroule dans la lagune du Brusc; là, le deuxième hôte est uniquement Orchestia mediterranea. Cet Amphipode vit dans les laisses de Phanérogames marines émergées; sa répartition est donc limitée à la périphérie de la lagune, dans l'étage supralittoral. Une étude détaillée montre que le parasitisme de ces Crustacés n'est pas présent partout sur le bord de la lagune mais seulement dans de petits foyers, là où les remontées d'eau douce permettent l'installation de H. acuta. Si la présence de l'hôte Mollusque est indispensable à l'existence du parasitisme, on peut toutefois remarquer que dans certaines stations, le parasitisme est absent malgré l'abondance d'Hydrobia. De telles variations sont liées à la composition du profil des stations. En effet, pendant la période estivale, le dessèchement des laisses provoque la fuite des Orchestia vers le milieu marin, véritable habitat refuge, où ils se contaminent alors. Dans les stations où les laisses sont en continuité avec le milieu marin, l'importance de l'infestation est élevée; ces stations, très favorables au déroulement du cycle, correspondent à des fonds de criques bien protégés. Par contre, l'infestation diminue quand les laisses sont largement séparées du milieu refuge. Dans certaines stations, le milieu refuge n'est pas constitué par la lagune mais par des flaques ou des fossés franchement séparés de la mer; les Orchestia

n'étant jamais en contact avec les *Hydrobia*, leur parasitisme est nul.

Dans la lagune du Brusc, une seule station est nettement propice au déroulement du cycle de *M. claviformis* et constitue un véritable endémiotope au sens de J. JOURDANE (1975). Etant données les faibles dimensions de ce foyer, il ne semble pas que le parasitîsme soit auto-entretenu dans la lagune du Brusc. L'essentiel de la contamination des *Hydrobia* parait plutôt être le fait d'Oiseaux migrateurs provenant de régions plus ou moins éloignées; la découverte de *M. claviformis* chez un Gravelot bagué en Camargue confirme la possibilité de tels échanges de faunes parasitaires.

TRAVAUX CITÉS

- Cable R.M., Connor R.S. et Balling J.W. (1960).—Digenetic trematodes of Puerto-Rican shore birds. Scientific Survey of Porto-Rico and the Virgin Islands, New-York Acad. Sc. Publ. 17 (2): 187-255.
- Deblock S., Capron A. et Biguet J. (1960).— Note de faunistique trématodologique française. I. Les Microphallides des côtes de la Manche (Pas-de-Calais). Bull. Soc. zool. France, 85 : 205-210.
- Deblock S., Capron A. et Rose F. (1961).— Contribution à l'étude des *Microphallidae* Travassos, 1920 (*Trematoda*). V. Le genre *Maritrema* Nicoll, 1907; cycle évolutif de *M. subdolum* Jaegerskioeld, 1909. *Parassitologia*, 3:105-119.
- Deblock S. et Rose F. (1965).— Contribution à l'étude des *Microphallidae* Travassos, 1920 (*Trematoda*) des Oiseaux de France XI. Identification de la cercaire de *Microphallus claviformis* (Brandes, 1888). *Bull. Soc. zool. France*, 90: 299-314.
- Jourdane J., (1975).— Ecologie du développement et de la transmission des Plathelminthes parasites de *Soricidae* pyrénéens. Thèse Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, nº d'ordre CNRS, A.O. 11332.
- Rebecq J. (1964).— Recherches systématiques, biologiques et écologiques sur les formes larvaires de quelques Trématodes de Camargue. Thèse Univ. Aix-Marseille, nº d'ordre CNRS, A.O. 122.
- Reimer L. (1963).— Zur Veibreitung der Adulti und Larven stadien der Familie *Microphallidae* Viana, 1924 (*Trematoda, Digenea*) in der Mittleren Ostsee. *Z. f. Parasitenk.*. 23: 252-273.

Essai d'interprétation écologique de la répartition des Ericacées en Provence (région du sud-est de la France).

G. AUBERT *

RESUME

L'auteur décrit et explique la répartition actuelle de cinq espèces d'éricacées en Provence, Erica multiflora L., Erica arborea L., Erica scoparia L., Arbutus unedo L., Calluna vulgaris (L.) Hull). Il considère successivement leur distribution géographique, leur inféodation à certains types de substrats ou à certains critères géomorphologiques, ainsi que leur répartition en fonction des données édaphiques, climatiques et phytosociologiques. L'étude de la floraison et surtout de la roissance dans divers milieux naturels, a permis de mieux comprendre leur localisation dans l'espace et dans le temps, et d'aboutir à la notion de types de «milieux optimaux».

ABSTRACT

The author describes and explains the present distribution of the five species of Ericaceaes over Provence, (Erica multiflora L., Erica arborea L. Erica scoparia L., Arbutus unedo L., Calluna vulgaris (L.) Hull). In succession he deals with their geographical distribution, their dependence to some supports or to some geomorphological factors, as also their distribution according to edaphic, climatic and phytosociological values. The study of the blooming and especially of the growth in various natural environments, has been a good help for a better understanding. Of their localization in space and time, and has led to the notion of types of «optimical habitats».

INTRODUCTION

A la suite de nombreux travaux phy tosociologiques réalisés en Basse - Provence occidentale, notamment par René MOLINIER, les éricacées posaient un certain nombre de problèmes au niveau de leur répartition provençale. Ces derniers ont fait l'objet d'une étude détaillée dont les résultats ont été publiés dans un mémoire intitulé «Les éricacées en Provence : répartition, édaphologie, phy tosociologie, croissance et floraison». Le présent article a pour but de résumer les résultats essentiels qui ont été développés dans le travail précédemment cité, auquel le lecteur pourra se reporter pour obtenir des informations complémentaires et en particulier les données quantitatives. (1)

La famille des éricacées est représentée en Provence par six espèces : Erica multiflora L., Erica arborea L., Erica scoparia L., Arbutus unedo L., Calluna vulgaris (L.) Hull, et Arctostaphylos uva-ursi L. Cette dernière n'a pas été retenue car elle n'apparaît qu'en Haute-Provence, en général à partir de l'étage montagnard, la station la plus méridionale et occidentale étant celle de la chaîne du Luberon (Pons, 1952).

Les cinq premières espèces précédemment citées, jouent en Provence un rôle important, d'une part dans la constitution de la couverture végétale, et d'autre part dans la genèse et la protection des sols. Ainsi l'interprétation de leur localisation dans l'espace et dans le temps, méritait d'être tentée. Une telle étude n'a pu être abordée que sous certains angles pour des raisons essentiellement matérielles. Elle a été orientée notamment vers les problèmes relatifs à la répartition géographique, édaphique, climatique et phytosociologique (séries et groupements végétaux). Enfin, deux aspects phénologiques (floraison et élongation des rameaux terminaux), ont été étudiés en milieux naturels, afin de mieux comprendre la place de ces éricacées au sein de la végétation provençale. Avant de développer ces différents thèmes, il sera effectué un bref rappel des problèmes posés par les espèces considérées ici.

Dans la littérature relative à la flore et à la végétation de la Provence, notamment à partir de certaines publications réalisées par René MOLINIER, les éricacées apparaissaient sous l'angle écologique de la manière suivante :

 Erica multiflora considéré essentiellement comme thermophile et xérophile en raison de sa relative

^{*} Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Méditerranéenne, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, 13397 Marseille, Cedex 4 – FRANCE

⁽¹⁾ Afin de conserver à cet article un caractère succinct (nombre de pages limité) il n'a pas été possible d'y inclure des cartes, figures et tableaux.

abondance sur les collines sud-marseillaises et littorales, paraissait insolite dans certains secteurs plus internes comme ceux de l'Olympe, Signes et Brignoles (René MOLINIER, 1943, 1960, 1966). Sa présence en Provence témoignait-elle donc de conditions xérothermiques ?

- Erica arborea, Erica scoparia et Calluna vulgaris étaient généralement qualifiés de calcifuges, car la plupart des phytogéographes ne les avaient observés en abondance que sur des terrains siliceux, en particulier en Provence cristalline. Leur présence en certaines localités de la Provence «calcaire» avait déjà attiré l'attention de L. LAURENT (1914) puis celle de René MOLINIER. Ce dernier avait pressenti que l'existence de ces espèces était liée à la présence d'enclaves siliceuses ou dolomitiques mises en évidence par les géologues ; mais aucune analyse édaphique détaillée n'avait été réalisée à ces niveaux. Dans un article consacré à la végétation des collines formant le cadre montagneux de Toulon, René MOLINIER (1960) ne pouvait, à partir des observations phytogéographiques, que s'exprimer de la manière suivante : «Toutes les bruyères s'accommodent ici des sols sablonneux ; on les observe également en Provence calcaire, sur les grès coniaciens, santoniens et aussi sur les sables dolomitiques». En 1966, le même auteur dans un compte-rendu intitulé «Vingt années d'excursions mensuelles avec la Société Linnéenne de Provence» qualifiait la bruyère à balai de calcifuge, terme qui n'exprimait pas exactement les exigences édaphiques de cette espèce.

L'arbousier, fréquent en Provence cristalline, n'était cité que çà et là en Provence «calcaire», et était considéré comme une espèce silicicole préférentielle.

Enfin, les études fragmentaires effectuées en Provence cristalline par René MOLINIER, l'avaient conduit (1950 et 1959) à n'envisager que deux types de maquis se succédant dans ses séries évolutives (à Quercus ilex et à Q. pubescens): le maquis «haut» à Arbutus unedo et Erica arborea, et le maquis «bas» à Erica scoparia et Calluna vulgaris.

Ainsi la présence ou l'absence des éricacées dans les différents secteurs de Provence n'avaient pas reçu d'explication satisfaisante. Leur distribution était-elle liée en particulier à l'édaphisme, au climat, à la dynamique de la couverture végétale, à la vitesse de croissance, ou à l'aptitude à fleurir? Les paragraphes qui suivent vont traiter de ces différents aspects de la question.

I. – POSITION DE LA PROVENCE PAR RAPPORT AUX AIRES DE REPARTITION MONDIALE DES CINQ ESPECES D'ERICACEES ET LOCALISATION DE CES DERNIERES AU SEIN DE LA REGION CONSIDEREE

A – POSITION DE LA PROVENCE PAR RAPPORT AUX AIRES MONDIALES

La Provence se situe sur les marges des aires de répartition mondiale des cinq espèces, et plus précisément en limite :

- septentrionale de celles d'Erica multiflora, Erica arborea, et Arbutus unedo.
- méridionale de celle de Calluna vulgaris (station de Corse mise à part),
- nord-orientale de celle d'Erica scoparia.

B - LOCALISATION GEOGRAPHIQUE

La localisation en Provence des cinq espèces considérées peut être résumée de la manière suivante :

1) Erica multiflora

Erica multiflora se situe dans un polygone dont les sommets seraient : Rognac, Trets, Châteauvert, Cotignac, Méounes, Sanary et l'extrémité ouest du Massif de Marseilleveyre. En dehors de cette zone se trouvent encore deux localités à Erica multiflora, l'une entre Carry et le Rouet dans la chaîne de la Nerthe (René MOLINIER, 1951), l'autre à l'ouest de Puyloubier, sur le plateau du Cengle, prés de Saint-Antonin (NEGRE, R., 1950). Dans ces deux localités les peuplements d'Erica multiflora sont très limités.

Au sein du polygone défini précédemment, il faut préciser que la bruyère multiflore n'a pas une aire de répartition continue, mais au contraire morcelée. Sur le littoral méditerranéen, de Marseilleveyre à Bandol, elle est assez commune et offre une vitalité moyenne. Elle est présente dans les unités topographiques suivantes : massif de Marseilleveyre, Carpiagne, Puget, Cap Canaille, Pas de Belle-Fille, bassin du Beausset ; collines de Bandol et chaîne du Gros Cerveau.

Au nord des bassins de Marseille, d'Aubagne et du Beausset, *Erica multiflora* se cantonne dans des localités assez éloignées les unes des autres (Vitrolles, massifs de l'Etoile et d'Allauch, Roquevaire, Cuges, Trets, Signes, Montrieux, les Basses-Bastides au sud-ouest de Brignoles, Correns-Le Val, Flassans).

2) Arbutus unedo

L'aire de répartition de l'arbousier en Provence, peut être subdivisée en trois zones qui se disposent successivement du sud-est vers le nord-ouest de la manière suivante.

La première, où il est très fréquent, comprend le Cap Sicié, les Maures, l'Estérel, la Colle du Rouet, le Tanneron, les dépressions siliceuses qui les bordent au nord, et les îles d'Hyères.

La deuxième, où il est moins fréquent, se situe au nord-ouest de la précédente et englobe le Cap Canaille, le bassin du Beausset, le Gros Cerveau, les collines situées au nord de Toulon, les environs de Signes, du Thoronet (forêt de la Darboussière), de Draguignan (en particulier au sud de Châteaudouble et à proximité de Figanières).

La troisième, où il est rare et où il ne se présente que çà et là sous forme d'individus isolés ou de petits peuplements (cadre montagneux de Marseille, rebord occidental et septentrional du massif de la Sainte-Baume, versant méridional de la chaîne du Regaignas - Olympe - Aurélien, chaîne des Alpilles prés de Maussane et d'Eyguières et grottes de Lamanon, vallon des Cavaliers sur l'adret du grand Luberon et environs d'Apt).

3) Erica arborea

La bruyère arborescente a une aire de répartition provençale qui peut être subdivisée en deux parties.

La première, où *Erica arborea* est très fréquent, englobe les massifs cristallins (Cap Sicié, Maures, Estérel, Colle du Rouet, Tanneron, dépression permienne et îles d'hyères).

La seconde se situe en Provence calcaire, notamment là où les sédiments pauvres en calcaire (grès plus ou moins siliceux et dolomies) ont été mis à jour par l'érosion (cap Canaille, bassin du beausset, pentes du Gros Cerveau, Collines entre Toulon et Signes, environs de la Roquebrussanne, de Nans-les-Pins, de Vins sur Caramy, au nord de Draguignan, rebord occidental du massif de la Sainte-Baume, au nord-ouest de Peypin et sur l'adret de la chaîne de l'Etoile.

4) Erica scoparia

La bruyère à balai offre en Provence une aire de répartition qui peut être également subdivisée en deux parties.

La première correspond à la Provence cristalline (cap Sicié, Maures, dépression permienne, Estérel, Colle du Rouet, Tanneron, Port-Cros) alors que la seconde comprend en Provence calcaire les enclaves décalcarisées (collines entre Toulon et le Mourre d'Agnis, au sud de Nans, au sud de l'oratoire Saint-Jean du Puy, entre Trets et Saint Zacharie, au sud de Bras, à proximité de Vins sur Caramy, Villecroze et Ampus) et siliceuses (plateau du Cengle; ubac du mont Olympe; environs de Mazaugues, de Saint-Martin de Pallières et de Ponteves; bassins sédimentaires d'Apt-Forcalquier et de Méthamis - Villes sur Auzon, dans le Vaucluse).

5) Calluna vulgaris

La Callune espèce réputée la plus calcifuge et acidophile de toutes les éricacées de Provence, offre une aire de répartition relativement réduite. Elle est fréquente en Provence cristalline (cap Sicié, Maures, Estérel, Colle du Rouet, Tanneron, dépression permienne, Porquerolles), alors qu'en Provence calcaire, elle se cantonne là où l'histoire géologique a favorisé soit le dépôt de sédiments non calcaires, siliceux ou argileux (entre Trets et l'Oratoire Saint-Jean du Puy ; entre la partie nord-orientale de la Sainte-Baume, au lieu-dit les Glacières, et la montagne de la Loube ; entre Broves et Bargème, à l'est de la chappelle Sainte-Pétronille ; dans le bassin d'Apt, entre Goult et Ongles; dans la dépression de Méthamis - Villes sur Auzon), soit l'accumulation en surface d'argile ou de silex, à la suite d'une importante décalcarisation et décalcification (plateau de Saint-Christol et versant sud de la montagne de Lure).

Ainsi mis à part, Erica multiflora, localisé essentiellement en Basse - Provence calcaire, les quatre autres espèces sont surtout fréquentes en Provence cristalline, alors qu'en Provence calcaire elles ont des aires très morcelées qui parfois ne se superposent pas pour des raisons qui seront exposées dans les paragraphes suivants.

C - REPARTITION ALTITUDINALE

Dans les massifs cristallins, Arbutus unedo, Erica arborea, Erica scoparia et Calluna vulgaris occupent toutes les altitudes et expositions possibles, du littoral aux points culminants (779 m à la Sauvette dans les Maures). Cependant, il faut mentionner que les deux dernières espèces citées sont moins fréquentes que les deux premières, phénomène qui sera expliqué ultérieurement.

Dans les îles d'Hyères, ce sont seulement Arbutus unedo et Erica arborea qui colonisent toutes les pentes, Erica scoparia est très localisé à Port-Cros, alors que Calluna vulgaris ne figure qu'à Porquerolles dans des zones au sol épais.

En Provence calcaire, aux quatre espèces précédemment citées, s'ajoute la bruyère multiflore. Cette dernière parvient à coloniser des zones assez élevées (550 m en versant nord sur la chaîne de l'Olympe, au sud de Trets). Erica arborea et Arbutus unedo atteignent 600 m environ entre Signes et Toulon, ainsi qu'au sud de Châteaudouble. Erica scoparia parvient à s'élever à 700 m environ dans la partie nord-orientale du bassin sédimentaire d'Apt-Forcalquier, alors que Calluna vulgaris est la seule de ces cinq espèces à dépasser 800 m (plateau de Saint-Christol; Sainte-Pétronille dans leHaut-Var; versant sud de la montagne de Lure, où elle atteint 1250 m).

II. – REPARTITION PAR RAPPORT AUX AFFLEUREMENTS GEOLOGIQUES ET A LA GEOMORPHOLOGIE

La comparaison entre la répartition des éricacées provençales et celle des substratums géologiques, a permis de dégager les faits suivants :

Les peuplements de bruyère multiflore se localisent surtout sur les affleurements de roches calcaires friables (calcaires marneux, marnes, grès et argiles calcaires, dolomies).

L'arbousier et la bruyère arborescente très répandus en Provence cristalline sur tous les types de substratums, apparaissent en Provence calcaire surtout sur les grès et les dolomies, l'arbre aux fraises pouvant toutefois être observé sur les terrains calcaires.

La bruyère à balai présente en Provence cristalline et en Provence calcaire continentale, se rencontre sur des substrats généralement dépourvus de calcaire et sur des sols relativement profonds.

La callune colonise habituellement les substrats qui ont été favorables à la formation de sols décalcarisés et assez épais ; elle apparaît comme la plus calcarifuge de toutes les éricacées de Provence.

L'érosion, en créant des zones d'ablation et des zones d'accumulation de sédiments, est à l'origine de modelés favorables ou non à l'installation de certaines éricacées. Les colluvions et les alluvions épaisses et relativement riches en éléments fins (particules minérales de diamètre inférieur à 2 mm) sont propices à l'installation de la bruyère à balai, de la callune et de la bruyère multiflore, alors que celles qui sont superficielles ou éventuellement caillouteuses et graveleuses. constituent un milieu défavorable à la mise en place de ces espèces. Quant à la bruyère arborescente et à l'arbousier, ils peuvent très bien se développer sur des sols profonds et pauvres en éléments grossiers, mais ils ont aussi la possibilité de s'accommoder de substrats meubles, peu épais ou très caillouteux, à condition qu'entre les cailloux et les graviers existe un réseau continu de terre fine nécessaire à la croissance des racines en profondeur. Ainsi, la géologie et la géomorphologie permettent d'expliquer partiellement la répartition des éricacées en Provence.

III. - REPARTITION EDAPHIQUE

Les résultats essentiels concernant l'édaphologie des cinq éricacées considérées, peuvent être résumés de la manière suivante.

A – EPAISSEUR DES SOLS ET TENEUR EN ELE-MENTS FINS ET GROSSIERS

A l'échelle de la Provence, aucune relation n'a pu être mise en évidence entre l'épaisseur de l'ensemble des horizons A et B, et la répartition des différents peuplements d'éricacées. Cela provient d'un phénomène de compensation entre plusieurs facteurs, notamment entre ceux intervenant dans le régime hydrique, c'est-à-dire la teneur en éléments grossiers (graviers et cailloux), la pente, l'exposition et les infiltrations d'eau obliques le long des pentes.

Toutefois, à partir des observations réalisées dans les différentes unités topographiques de la Provence, on peut affirmer les faits suivants.

L'arbousier et la bruyère arborescente s'installent aussi bien sur des sols peu épais (10 à 20 cm) que sur des substrats meubles, profonds, pauvres ou riches en éléments fins.

La bruyère à balai et la callune se développent sur des sols ou substrats meubles, épais, à condition que les éléments grossiers ne soient pas dominants. Leur présence sur des sols superficiels est possible si la roche mère est relativement friable, et si le pédo-climat est caractérisé par la persistance d'une humidité suffisante pendant la période de sécheresse (zone de suintement, ubac).

Ainsi, ce qui importe le plus pour le végétal, c'est de pouvoir disposer d'un volume de terre suffisant pour y trouver en période de sécheresse, au moins un minimum vital d'eau «utile». La bruyère à balai et la callune sont les deux espèces d'éricacées de Provence les plus exigeantes de ce point de vue.

Enfin, les analyses granulométriques ont montré que l'installation de l'arbousier et de la bruyère multiflore était favorisée par la présence dans les 10 premiers centimètres du sol, d'une teneur relativement élevée en éléments fins par rapport aux horizons sous-jacents. Une quantité suffisante d'éléments fins serait nécessaire pour assurer la germination et la survie des plantules. L'abondance des éléments grossiers en profondeur ne constitue pas un obstacle à la croissance des individus.

B - TEXTURE DE LA TERRE FINE

La texture moyenne reste comprise dans les types limono-sableux, limoneux ou limono-argilo-sableux. Comme dans le cas de la teneur en éléments fins et en éléments grossiers, les cinq espèces se répartissent en deux ensembles : le premier comprend Calluna vulgaris et Erica scoparia qui se localisent sur des sols dont la texture est plus riche en sable que pour les trois autres espèces. Cependant, l'arbousier se singularise par le fait qu'il se situe très souvent sur des sols dont les cinq premiers centimètres offrent une texture limono-sableuse et non limoneuse comme cela a lieu pour la bruyère multiflore et la bruyère arborescente. Ce caractère

est dû essentiellement à un entraînement oblique, sous l'effet des eaux de ruissellement, mais aussi à la nature du substrat. L'augmentation de la teneur en argile se fait surtout aux dépens des limons; elle se manifeste nettement à partir de 15 cm sous *Erica multiflora*, *Erica arborea*, et *Arbutus unedo*, et à partir de 30 cm sous les deux autres espèces. La bruyère multiflore est l'espèce qui apparaît le plus souvent sur les sols les plus riches en limons.

C - STRUCTURE ET POROSITE

La structure particulaire meuble en surface des substrats, est favorable à l'installation des éricacées et tout particulièrement à la mise en terre des graines.

Les structures élaborées par l'intermédiaire des êtres vivants dépendent de la teneur en ions Ca++, et en argile. Elles peuvent être du type «agrégats fins» sur terrains décalcarisés plus ou moins décalcifiés, grumeleuses sur terrain calcique, parfois spongieuses dans les litières épaisses.

La porosité est relativement élevée (50 - 60 %) prés de la surface, en raison d'une part, des agents de l'érosion (gel - dégel), et d'autre part, de la croissance et de la dégénérescence partielle du système racinaire qui est en général très développé et très dense dans les 15 à 20 premiers centimètres (1). L'effet «racinaire» sur la porosité est plus accusé sous Arbutus unedo et Erica arborea que sous Calluna vulgaris et Erica scoparia, la bruyère multiflore se trouvant en position intermédiaire.

D – MATIERE ORGANIQUE

Les nombreuses analyses effectuées ont permis de mettre en évidence les phénomènes suivants.

La litière est généralement réduite à quelques millimètres ou centimètres en raison de la jeunesse des peuplements (incendies fréquents). Elle n'a pas fait l'objet d'analyse dans le cadre de ce travail.

Le taux de matière organique décroît très rapidement dans les 15 à 20 premiers centimètres. Ce phénomène est très accusé sous les callunaies et les ériçaies à *Erica scoparia* (10 % à 1 %), tandis qu'il est moins prononcé sous les peuplements composés par les trois autres espèces (20 % à quelques pourcents). Ceci se traduit par un profil organique plus profond sous *Erica multiflora*, *Erica arborea* et *Arbutus unedo* que sous *Calluna vulgaris* et *Erica scoparia*. Ce caractère est lié au type de système racinaire, à la productivité des peuplements, à la teneur en éléments grossiers et au pédoclimat.

En raison du caractère relativement jeune de la plupart des groupements à éricacées de Provence (régénération après incendie, installation sur des champs abandonnés), le rapport C/N est peu significatif. Toutefois, il faut signaler qu'il est fréquemment élevé (30 à 40, prés de la surface) en raison de la nature des débris organiques et de l'humification peu poussée de ces derniers.

Seuls les niveaux du sol occupés par un réseau dense de racines (horizons A_1), contiennent une quantité notable d'humus, qui peut être un mull acide ou calcique. Lorsque la matière organique s'accumule en surface, elle évolue vers un moder (fréquemment vers un xéromoder en raison du pédoclimat), et parfois vers un mor lorsque l'horizon Ao dépasse 5 cm d'épaisseur, et que le pH est très acide (\leq 4), et le rapport C/N très élevé.

Les teneurs en matière organique et en humus n'apparaissent que comme des facteurs induits et passifs. Elles ne déterminent nullement l'installation des peuplements d'éricacées.

$E - TENEUR EN CaCO_3$

Toutes les éricacées de Provence peuvent s'installer sur des sols dépourvus de calcaire. Une seule espèce, Calluna vulgaris n'apparaît jamais sur les profils dont les horizons supérieurs sont carbonatés en totalité; trente centimètres environ de terre décarbonatée peuvent néanmoins suffire pour la mise en place d'une callunaie.

La bruyère à balai et la bruyère arborescente peuvent croître sur des sols carbonatés, à condition que la majeure partie de CaCO3 ne soit pas à l'état de calcite, mais sous forme de dolomite.

L'arbousier et la bruyère multiflore peuvent tolérer des taux élevés de calcaire total (> 50 %) et même actif (15 à 20 %).

F - pH

Toutes les espèces peuvent se développer sur des milieux acides, seule la bruyère multiflore n'apparaît pas en Provence sur des substrats dont le pH est inférieur à 6. Son absence n'y est toutefois en rien conditionnée par ce caractère.

Parmi les éricacées considérées, la callune est celle qui offre la moins grande amplitude vis-à-vis du pH. Ce dernier peut exceptionnellement dépasser de quelques dixièmes d'unité la neutralité, mais seulement dans les callunaies où existe une réserve calcique dans la terre fine, à certains niveaux du profil et en certains points seulement.

⁽¹⁾ A partir de 30 cm environ de profondeur, l'appareil végétatif souterrain est nettement moins dense, mais les grosses racines peuvent s'enfoncer profondément (3 à 4 mètres), notamment dans les diaclases. L'arbousier et surtout la bruyère arborescente peuvent présenter des souches relativement énormes, disproportionnées par rapport aux appareils végétatifs aériens. Ceci s'observe en particulier dans les zones fréquemment incendiées, où la régénération très dense de souche semble favoriser l'accroissement de cette dernière.

Sur terrain dolomitique, *Erica scoparia* et *Erica arborea* peuvent apparaître sur des sols basiques, la première de ces espèces ayant une tolérance moins importante que la seconde.

Erica multiflora et surtout Arbutus unedo apparaissent sur une gamme très large de pH; ils peuvent s'accommoder de substrats au pH supérieur à 8.

Ainsi le caractère d' «acidophilie» attribué généralement aux éricacées (Erica multiflora mis à part) en raison de leur fréquence et de leur abondance élevées sur les terrains siliceux, ne se justifie plus d'une manière aussi stricte à la suite des résultats obtenus ici. En effet, même les espèces réputées les plus acidophiles peuvent s'accommoder dans certaines conditions, de sols au pH neutre ou même faiblement basique.

G - COMPLEXE ABSORBANT

D'après les sols analysés le complexe absorbant offre les propriétés suivantes :

1) Capacité totale d'échange

Dans les 15 premiers centimètres, les valeurs de la capacité totale d'échange sont plus faibles sous les callunaies et les ériçaies à *Erica scoparia* que sous les formations à autres éricacées.

2) Somme des cations métalliques échangeables

Les valeurs moyennes les plus élevées (de 20 à 50 me/100 g) ont été déterminées sous les peuplements de bruyère multiflore alors que les plus basses (environ 10 me/100 g) ont été enregistrées sous la callune et la bruyère à balai.

3) Taux de saturation

Le taux de saturation est apparu plus significatif que les deux facteurs précédemment cités et considérés séparément. Toutes les espèces peuvent se développer sur des sols à complexe absorbant saturé ; cependant il faut préciser que :

- la callune tolère un faible excès de cations (surtout Ca++) à condition que le pH ne soit pas supérieur à la neutralité;
- les quatre autres taxons s'accommodent d'un excès important de cations ; cependant il faut insister sur le fait que pour Erica scoparia et Erica arborea, la sursaturation n'est tolérée qu'en milieu dolomitique, c'est-à-dire en présence d'une teneur relativement élevée en ions Mg++. La dernière des espèces citées offre une tolérance plus grande que la première.

4) Rapport Ca++/Mg++

Le rapport Ca++/Mg++ échangeables dans les sols carbonatés joue un rôle important dans la répartition de certains taxons. Son action interfère avec notamment le pH, car la nutrition minérale des végé-

taux est sous l'influence majeure et simultanée du pH et de la proportion des différents cations à l'état dissous, présents dans la solution du sol remplissant les micropores.

Le rapport Ca++/Mg++ joue un rôle décisif dans la présence ou l'absence d'*Erica scoparia*, et d'*Erica arborea* sur terrain dolomitique. En effet dans un horizon carbonaté, le pH est supérieur à 7 et perturbe l'absorption au niveau des poils absorbants de ces deux espèces. Les analyses ont révélé qu'elles ne pouvaient être présentes sur des sols à réaction neutre ou faiblement basique, que lorsque le rapport Ca++/Mg++ était peu élevé (de l'ordre de 3 à 6 dans les 20 premiers centimètres). Ce dernier caractère a alors pour effet de compenser le rôle nocif de la réaction alcaline ou neutre sur la perméabilité cellulaire.

H - TYPES GENETIQUES

Les différents profils considérés ont montré que les groupements à éricacées sont localisés en général sur des sols relativement jeunes, formés à partir soit d'affleurements géologiques dont les produits issus de la désagrégation sont restés sur place, ou se sont accumulés sous forme de colluvions ou d'alluvions, soit d'anciens sols tronqués ou remaniés par l'érosion.

Les principaux types de sols observés sous les éricacées de Provence sont relativement peu diversifiés ; ils peuvent être regroupés de la manière suivante :

Les sols bruns acides (MULLER, 1963) ou calciques ne figurent sous les groupements à éricacées que lorsque ces derniers ont :

- soit atteint un stade presque arborescent (maquis haut à Erica arborea et Arbutus unedo),
- soit été couverts d'une strate arborescente assez âgée (chênaie, charmaie, châtaigneraie),
- soit succédé récemment à un stade forestier évolué,
 à la suite d'une coupe de bois ou d'un incendie.

De tels sols figurent rarement sous les pinèdes car ces dernières sont relativement jeunes et se sont installées à la faveur d'une dégradation excessive du tapis végétal et par voie de conséquence du sol.

Les sols bruns calcaires ne peuvent apparaître que sous les arbutaies et les ériçaies à Erica multiflora, alors que les sols bruns calciques s'individualisent sous les arbousiers et les bruyères multiflores, mais également sous les bruyères arborescentes et à balai lorsque le substrat est dolomitique.

Les rendzines et les pararendzines sont très fréquentes sous les deux éricacées les plus indifférentes au calcaire (Erica multiflora et Arbutus unedo), les secondes peuvent porter des peuplements de bruyères arborescentes et à balai.

Les xérorankers caractérisés par une dominance des éléments grossiers siliceux, ne sont favorables qu'à l'installation de la bruyère arborescente et de l'arbousier.

Les sols peu évolués (sols d'érosion, colluviaux et alluviaux) formés sur roche silicatée, sont propices à la mise en place de toutes les éricacées de Provence. Il faut cependant rappeler que les exigences hydriques de la callune et de la bruyère à balai, limitent leur apparition au niveau de substrats épais et relativement riches en éléments fins, afin que la période de sécheresse édaphique ne soit ni trop longue, ni trop accusée.

Les sols rouges fersiallitiques, plus ou moins tronqués ou remaniés en surface par l'érosion peuvent porter des peuplements de bruyère multiflore. S'ils n'ont pas été recalcarisés, ils peuvent héberger des ériçaies à Erica arborea ou Erica scoparia, et même des callunaies (plateau d'Albion dans le Vaucluse).

En bref, les cinq éricacées apparaissent en Provence sur des sols appartenant seulement à quatre classes (classification française des sols) correspondant aux :

- sols à profil peu différencié sur roche silicatée,
- sols calcimagnésiques ou calcimorphes,
- sols brunifiés à mull, parfois à xéromoder en surface,
- sols ferrugineux (sols fersiallitiques).

En résumé, la répartition actuelle en Provence des éricacées est déterminée par les caractères édaphiques suivants:

- l'épaisseur des horizons meubles,
- la teneur en éléments grossiers,
- la texture de la terre fine, notamment dans l'horizon supérieur.
- la teneur en calcaire,
- le pH,
- -le complexe absorbant et tout particulièrement le taux de saturation et le rapport Ca++/Mg++.

La structure et la porosité dépendant à la fois des propriétés du substrat minéral, du climat et de l'action des êtres vivants, n'exercent qu'un rôle secondaire.

Les teneurs en matière organique et en humus induites par la couverture végétale, ne jouent qu'un rôle passif.

IV. - REPARTITION CLIMATIQUE

Parmi les facteurs climatiques, la température atmosphérique, les précipitations et le régime hydrique du sol apparaissent comme des facteurs jouant un rôle prédominant dans la mise en place des éricacées de Provence.

La température limite les aires de la bruyère à balai et de la bruyère arborescente au niveau des zones les plus élevées et les plus continentales de la Provence. Si ce phénomène se révèle d'une netteté remarquable pour la première espèce, quelques doutes peuvent

encore exister pour la seconde, car son absence de certains secteurs (moyen-Var et bassin d'Apt-Forcalquier par exemple) pourrait être liée à des difficultés de dissémination. Il faut également signaler chez *Erica scoparia* une sensibilité différente vis-à-vis d'une part des températures annuelles moyennes et d'autre part des températures minimales de l'hiver. En effet, cette espèce peut subir sans dommage apparent des minimums de l'ordre de -15°C valeur qui peut être enregistrée au cours de certaines journées dans des dépressions comme celle du bassin d'Apt.

L'arbousier, la bruyère multiflore et la callune ne paraissent nullement être limités actuellement par le facteur thermique. La répartition des deux premières espèces en Basse-Provence pourrait être expliquée par leur faible pouvoir de dissémination.

Les précipitations atmosphériques jouent un rôle majeur indiscutable à l'échelle de la région provençale en différenciant des secteurs plus humides ou plus secs; mais au niveau des diverses unités topographiques, ce facteur n'exerce plus qu'une influence de second ordre. En effet, le pouvoir de rétention en eau du sol peut accentuer ou atténuer le caractère humide ou xérique du climat. Les données fournies par le réseau de stations météorologiques qui n'ont été consultées qu'à titre indicatif, ne peuvent à elles seules expliquer la différenciation de la couverture végétale; seul le pédoclimat et en particulier le régime hydrique, permet de proposer une interprétation satisfaisante.

La bruyère multiflore est l'éricacée de Provence la plus résistante à la sécheresse, alors que la bruyère arborescente et éventuellement l'arbousier peuvent être classés en seconde position. Quant à la callune et à la bruyère à balai, elles ont besoin de substrats moins secs, pour assurer leur développement normal. La dernière de ces espèces, est la plus exigeante du point de vue de l'humidité édaphique ; les observations réalisées en Provence sont en accord avec celles effectuées en Afrique du Nord et notamment au Maroc (SAUVA-GE Ch., 1961). La plus grande tolérance de la callune à la sécheresse par rapport à la bruyère à balai, est à rapprocher de celle qui a été constatée par BANNIS-TER (1964), en Ecosse entre Erica cinerea et Erica tetralix. Enfin d'après THREN (1934) et BEIJERINCK (1940), la sécheresse estivale inhiberait moins la vitalité de la callune que le froid hivernal ; ce phénomène reste à démontrer en Provence où des écotypes au comportement différent pourraient exister. Cela a déjà été vérifié ailleurs en France (DOMMEE B., 1967 et 1971).

V. - REPARTITION PHYTOSOCIOLOGIQUE

L'analyse phytosociologique des groupements à éricacées a permis de rattacher ces dernières à des unités phytosociologiques de rang inférieur ou supérieur déjà décrites en région méditerranéenne, mais aussi de les situer dans des séries de végétation, au sein desquelles

elles apparaissent généralement comme des stades de dégradation qualifiés selon les unités topographiques, de garrigues, maquis ou landes.

Pour les peuplements au cortège floristique très pauvre, ce rattachement n'a été possible que grâce à une bonne connaissance des structures de la végétation des différents secteurs provençaux. Ainsi, malgré l'extrême pauvreté floristique de certains peuplements d'éricacées, il est possible de montrer qu'un même type défini essentiellement par la physionomie, peut s'insérer dans plusieurs séries de végétation.

En raison de l'existence de deux grands ensembles édaphiques fondamentaux (Provence cristalline et Provence calcaire), il est nécessaire de considérer séparemment les peuplements d'éricacées qui les caractérisent.

• Peuplements de la Provence cristalline

Le maquis à *Erica arborea* et *Arbutus unedo* (maquis haut) peut apparaître soit en sous-bois, soit à découvert dans les séries dynamiques aboutissant aux associations sylvatiques suivantes :

- Querco-Pinetum halepensis, LOISEL 1971 (série du Pin d'Alep),
- Querco-Genistetum linifoliae, LOISEL 1971 (série de la subéraie sèche),
- Querco-cytisetum monspessulanae, LOISEL 1971 (série de la subéraie mésophile),
- Quercetum mediterraneo-montanum, BRAUN-BLAN-QUET 1936, (Asplenio-Quercetum ilicis, RIVAS-MARTINEZ, 1974, ou encore série du chêne vert d'altitude),
- Querco-Vicio-Caricetum depauperatae, LOISEL, MER-CURIN 1971.
- Lathyro-latifolii-Quercetum pubescentis, BARBERO, GRUBER et LOISEL 1971 (série méditerranéenne du chêne pubescent),
- Euphorbio-Carpinetum, BARBERO et LOISEL 1970 (série du charme).

Toutefois, il faut préciser que lorsque le Quercomediterraneo-montanum typicum (exemple : Chartreuse de la Verne, dans les Maures) et l'Euphorbio-Carpinetum sont bien différenciés, le maquis haut est très mal représenté, voire même absent du sous-bois.

Les groupements à callune et à bruyère à balai (maquis bas) figurent dans les séries mésophiles situées en ubac ou dans des vallons et dont les associations climaciques sont alors les suivantes :

- Lathyro-latifolii-Quercetum pubescentis, BARBERO, GRUBER et LOISEL, 1971,
- Querco-Vicio-Caricetum depauperatae, LOISEL et MERCURIN, 1971,
- Querco-cytisetum monspessulanae, LOISEL 1971,
- Euphorbio carpinetum, BARBERO et LOISEL, 1970.

Lorsque les peuplements de callune et de bruyère à balai ne sont pas surmontés d'une strate arborescente

bien différenciée, ils peuvent être rattachés phytosociologiquement à l'Erico-Genistetum pilosae, var. microphyllae.

Enfin il n'est pas exclu que la callune participe à la constitution d'un maquis bas dans les séries xérothermophiles du pin d'Alep et du chêne-liège. Cela est possible à condition que l'épaisseur des horizons meubles soit suffisante (quelques décimètres). Dans le cas où le pédoclimat est relativement humide, la bruyère à balai peut se joindre à la callune et former un maquis appelé Erico scopariae - Lavanduletum stœchaedis.

• Peuplements de la Provence calcaire

Les groupements à arbousier et bruyère arborescente peuvent apparaître dans les séries dont les stades climaciques sont représentés par les groupements ci-après :

- Querco-Pinetum halepensis (zone littorale),
- Quercetum ilicis galloprovinciale, Br-Bl (1915) 1936 (série du chêne vert),
- Lathyro-Quercetum pubescentis, BARBERO, GRU-BER et LOISEL 1971 (série méditerranéenne du chêne pubescent).

Parfois ces éricacées peuvent s'infiltrer dans la chênaie pubescente à la base de l'étage supraméditerranéen.

La bruyère à balai est exclue de la série du pin d'Alep en raison de sa mésophilie. Elle se montre en général dans les séries des chênaies pubescentes des étages méditerranéen et supraméditerranéen.

La callune absente des sols carbonatés (dolomies décalcarisées comprises) apparaît dès que les substrats siliceux (sables et grès assez profondément altérés) ou silicatés (argiles décalcifiées) affleurent. Cette espèce figure comme la bruyère à balai dans les séries des chênaies pubescentes des étages méditerranéen et supraméditerranéen, mais aussi dans la série mésophile du hêtre de l'étage montagnard (monts de Vaucluse et montagne de Lure).

La bruyère multiflore peut apparaître en Provence dans trois séries évolutives dans lesquelles les groupements climaciques sont les suivants :

- Querco-Pinetum halepensis, LOISEL 1971, qui occuperait la zone littorale de la Provence calcaire,
- Quercetum ilicis galloprovinciale, BRAUN-BLAN-QUET (1915) 1936, qui s'étendrait dans l'arrière pays, sur les sols superficiels, notamment dans les environs de Vitrolles, Signes, Brignoles-Correns, et sur les ubacs des collines sud-marseillaises,
- Lathyro-Quercetum pubescentis, BARBERO, GRU-BER et LOISEL, 1971, sur les sols profonds, riches en éléments fins, dans les environs de Signes, de Brignoles-Correns, de Trets, et dans certains vallons du bassin du Beausset.

Selon la localisation géographique, les groupements à bruyère multiflore peuvent être rattachés à l'une des trois associations végétales suivantes :

- l'Helianthemo-Ericetum multiflorae, MOLINIER 1934, identifié à Vitrolles, sur le cadre collinéen de Marseille et dans le bassin du Beausset,
- le Rosmarino-Lithospermetum fruticosae, présent également à Vitrolles, mais aussi dans la zone occidentale du bassin sédimentaire du Beausset, entre la chaîne de l'Olympe et le massif de la Sainte-Victoire,
- le Rosmarino-Staehelinetum, MOLINIER 1967, observé à Signes-Montrieux et dans les environs de Brignoles-Correns.

Ces trois associations répondent en fait, à un gradient xérothermique décroissant.

S'il a été possible de rattacher aux différentes séries citées précédemment, les divers peuplements dans lesquels figurent les cinq espèces considérées ici, soit d'après leur composition floristique, soit d'après leur environnement phytosociologique, un problème important n'a pas pu être résolu définitivement, celui de la destinée des peuplements continus à éricacées. En effet, ces derniers résultant de la disparition plus ou moins totale des essences forestières (dégradation excessive du tapis végétal, absence de conditions favorables à la dissémination et à la germination des graines), tendent à devenir bispécifiques (maquis haut à Arbutus unedo et Erica arborea, maquis bas ou lande à Calluna vulgaris et Erica scoparia), voire même monospécifiques (élimination de la callune par la bruyère à balai par exemple). De telles formations au sein desquelles la dissémination et les conditions de germination des autres espèces ne sont plus assurées, semblent «bloquer» au moins à l'échelle de vie humaine, l'évolution du tapis végétal vers des groupements arborescents à base de feuillus ou de conifères. L'absence de peuplements denses et suffisamment âgés en Provence, n'a pas permis d'entrevoir les mécanismes possibles de «déblocage». Le même phénomène a été également observé au Maroc (SAUVA-GE, 1961) et en Corse (GAMISANS, 1975).

Enfin, au terme de ce paragraphe, consacré à la répartition phytosociologique, il faut préciser que dans les milieux où peuvent s'installer le maquis haut et le maquis bas, ce dernier ne peut apparaître qu'avant le premier, dans le cas où l'évolution est progressive. De même il faut mentionner que la callune précède en général la bruyère à balai lorsque la dynamique s'effectue vers le climax.

VI. – LES MILIEUX OPTIMAUX

L'étude de l'élongation des rameaux terminaux et de la floraison, phénomènes étroitement liés chez les éricacées de Provence, a permis de mettre en évidence l'existence de deux types de milieux optimaux, l'un relatif à une bonne croissance et bien souvent à une abondante floraison, l'autre à l'installation de peuplements denses et éventuellement étendus.

Parmi les nombreux phénomènes qui ont pu être décelés au niveau des deux phénomènes biologiques considérés, on peut citer ici les faits suivants.

La bruyère multiflore apparaît surtout abondante dans les secteurs de la Provence où la couverture végétale est très dégradée (environs de Marseille, et bassin du Beausset par exemple), alors que sa croissance y est généralement faible. Par contre, l'élongation des rameaux s'est avérée plus importante dans les environs de Signes et au nord de Brignoles, c'est-à-dire dans les zones au climat plus froid et plus humide en hiver. Ainsi, le biotope où l'on observe le maximum d'individus ne correspond pas à celui où la croissance est la meilleure. Dès lors, on comprend pourquoi la bruyère multiflore a été qualifiée de thermophile et de xérophile à l'échelle de la Provence et par certains auteurs ; elle l'a été à la suite d'observations effectuées seulement au niveau de la couverture végétale, et non au niveau de la croissance des individus. Erica multiflora abonde dans les zones les plus sèches et les plus chaudes de la Provence, non pas parce qu'elle a besoin d'un climat relativement sec et chaud, mais surtout parce qu'elle n'est pas gênée actuellement par la présence de taxons plus compétitifs.

La callune, la bruyère à balai, la bruyère arborescente et l'arbousier, forment des peuplements denses lorsque les sols sont siliceux et présentent un pH acide à faiblement acide, c'est-à-dire un complexe absorbant non saturé. Par contre, ces espèces apparaissent fréquemment en touffes espacées lorsque le pH est un peu supérieur à 7 et que le complexe absorbant est saturé, voire même sursaturé pour Erica scoparia, Erica arborea et Arbutus unedo. Un tel comportement est imposé par la concurrence des autres espèces ; en effet, lorsque le sol tend à devenir mésotrophe ou eutrophe, certains taxons deviennent de plus en plus compétitifs et gènent le développement d'abord de la callune, puis successivement celui de la bruyère à balai, de la bruyère arborescente et de l'arbousier. Cette concurrence se traduit en premier lieu par une limitation du nombre d'individus, et en second lieu par l'élimination de l'espèce.

L'étude de la croissance dans un nombre relativement élevé de biotopes a permis aussi d'expliquer la répartition dans l'espace, mais aussi dans le temps (séries évolutives) des cinq taxons considérés. Les deux espèces dont la croissance est la plus grande (Erica arborea et Arbutus unedo), débourrent en fonction notamment de l'altitude et de l'exposition, respectivement de la fin du mois de mars, jusqu'à la mi-avril pour la première, et durant la seconde quinzaine d'avril pour la seconde, tandis que Calluna vulgaris, Erica multiflora et Erica scoparia dont l'élongation est relativement faible, commencent à entrer en végétation respectivement au cours de la dernière quinzaine d'avril,

première semaine de mai, et deuxième semaine de mai, lorsque les conditions thermiques sont proches des valeurs moyennes. La bruyère à balai, bien qu'elle subisse un retard d'une semaine au moins par rapport à la bruyère multiflore a en général une croissance un peu plus importante que cette dernière puisqu'elle se localise dans les milieux édaphiquement plus humides.

Ainsi, l'aptitude à croître plus précocement au printemps peut constituer un caractère favorable à une meilleure compétition vis-à-vis des espèces à débourrement tardif. En effet, le facteur limitant la croissance étant ici la teneur en eau «utile» du sol, il est logique de penser que les espèces qui débourrent tardivement ne bénéficient que de quelques semaines pour augmenter leur biomasse avant que les réserves d'eau disponibles pour les végétaux ne s'épuisent en raison d'une part de la diminution des précipitations, et d'autre part de l'accroissement de l'évaporation en surface du sol et au niveau des jeunes organes. La bruyère arborescente et l'arbousier doivent sans doute leur importante élongation, au fait qu'ils bénéficient d'une phase plus longue de croissance correspondant précisément à une période où la quantité d'eau «utile» dans le sol reste encore notable. Il n'en est pas de même pour les trois espèces à débourrement plus tardif et à durée d'accroissement plus brève. Ainsi peut s'expliquer, au moins en partie, le dynamisme de la bruyère arborescente, et de l'arbousier, espèces qui parviennent toujours à éliminer après un temps plus ou moins long, les trois autres espèces, au niveau de peuplements initialement mixtes.

CONCLUSION

En résumé, la répartition actuelle des éricacées en Provence (Arctostaphylos uva-ursi mis à part) est déterminée par :

- la localisation des substrats de différente nature,
- la géomorphologie,
- les propriétés physico-chimiques du sol et tout particulièrement :
 - les proportions d'éléments fins et d'éléments grossiers,
 - la texture de la terre fine,
 - la structure de l'horizon superficiel (notamment dans les processus d'installation après dénudation du sol).
 - la teneur en CaCO3,
 - le pH
 - le complexe absorbant, surtout par le taux de saturation et le rapport Ca++/Mg++ dans les sols carbonatés,
- le climat, en particulier par la température et le régime hydrique du sol, ce dernier jouant le rôle de facteur nettement limitant,

- la dégradation du couvert forestier sous l'action de l'homme (fréquence élevée des incendies),
- les aptitudes à la compétition interspécifique, notamment liées à la vitesse de croissance et à la précocité du débourrement.

Malgré l'existence d'une grande homogénéité dans la physionomie des divers groupements à dominance d'éricacées, il s'est avéré que ces derniers pouvaient s'insérer dans plusieurs séries de végétation situées surtout dans les étages méditerranéen et supraméditerranéen et assez rarement dans l'étage montagnard (Calluna vulgaris).

Enfin, cette étude autoécologique en milieu naturel a montré que la bruyère multiflore n'était pas en Provence aussi thermophile et xérophile qu'on l'avait pensé jusqu'à présent ; ces termes devraient être remplacés par ceux de thermophyte et xérophyte. De même une révision des qualificatifs s'est imposée pour les autres espèces, notamment pour Calluna vulgaris, Erica scoparia et Erica arborea. Celles-ci n'apparaissent pas aussi calcifuges, silicoles ou acidophiles qu'il a été souvent écrit.

Cet article consacré et limité à l'écologie des éricacées au niveau de la Provence, doit être suivi prochainement d'une note relative à l'écologie des cinq espè ces considérées ici, à l'échelle de leurs aires de répartition mondiale. Ce travail s'avère vaste et surtout difficile dans la comparaison des résultats fournis par divers chercheurs ayant travaillé dans un esprit souvent bien différent. De nombreuses données sont difficilement comparables en raison de l'existence de points encore obscurs. De plus, il existe un problème délicat à résoudre, celui des écotypes.

BIBLIOGRAPHIE

- Aubert G. (1967). Les groupements végétaux à Erica multiflora L. dans la région de Correns-Le Val. Ann. Fac. Sc. Marseille, T. XXXIX, 13-24.
- Aubert G. (1969). Etude de la croissance en longueur des rameaux terminaux d'*Erica multiflora* L. dans quelques localités de Provence. Ann. Fac. Sc. Marseille, T. XLII, 165-192.
- Aubert G. (1970). Phénologie de la floraison d'*Erica* multiflora L. en Provence. Ann. Fac. Sc. Marseille, T. XLIV, 5-16.
- Aubert G. (1976). Les éricacées en Provence : répartition, édaphologie, phytosociologie, croissance et floraison. Thèse Doctorat d'Etat, Fac. Sc. et Tech. St-Jérôme, Marseille.
- Bannister P. (1964). The water relations of certain heath plants with reference to their ecological amplitude. I. Introduction: germination and establishment. J. Ecol., G-B, 52, n° 2, 423-432.

- Bannister P. (1964). The water relations of certain heath plants with reference to their ecological amplitude. II. Field studies. III. Experimental studies General conclusions. J. Ecol., G-B, 52, n° 3, 481-509.
- Barbero M. et Loisel R. (1970). Le carpinion dans le massif de l'Estérel (sud-est de la France). Fedd. Report., 81, 6-7, p. 485-502.
- Barbero M., Gruber M. et Loisel R. (1971). Les forêts caducifoliées de l'étage collinéen de Provence, des Alpes maritimes et de la Ligurie occidentale. Ann. Univ. Provence Sc. XLV, 157-202.
- Beijerinck W. (1940). Calluna: a monographa on the Scotch heather Verh. Akad. Wet., Amst. (3 rd sect.), 38, 1-180.
- Braun-Blanquet J. et coll. (1952). Prodome des groupements végétaux de la France méditerranéenne. C.N.R.S., Service de la carte des groupements végétaux et Direction de la carte des groupements végétaux d'Afrique du Nord.
- **Dommee B.** (1967). Etude de quelques éléments de la variabilité intraspécifique de la callune. Thèse de spécialité Montpellier (C.N.R.S., C.E.P.E., B.P. 1018) Ronéo, 84 p.
- **Dommee B.** (1971). Remarques sur la variabilité écotypique *chez Calluna vulgaris* L., expériences de transplantations et de semis. Oecol. Plant., Gauthier-Villars, 6, 383-386.
- **Gamisans J.** (1975). La végétation des montagnes corses. Thèse Fac. Sc. Marseille, 1-295.
- Laurent L. (1914). Contribution à l'étude de la géographie botanique de la Basse-Provence. Ann. Fac. Sc. Marseille, XXIII, fasc. 1, 1-19.
- Loisel R. (1971). Séries de végétation propres en Provence aux massifs des Maures et de l'Estérel(ripisilves exclues). Bull. Soc. Bot. Fr., 118, nº 3-4, 203-236.

- Loisel R. (1976). La végétation de l'étage méditerranéen du sud-est continental français. Thèse Doctorat d'Etat, Fac. Sc. St-Jérôme, Marseille.
- **Molinier R.** (1943). Note sur la flore et la végétation du massif d'Allauch (Marseille). Comm. S.I.G.M.A. nº 83.
- Molinier R. (1950). Aperçu sur la végétation des Maures occidentales. C.R. Soc. Biogéographie, 27: 26-31, 1 fig.
- Molinier R. (1951). L'Erica multiflora L. dans le massif de la Nerthe, prés de Marseille. Bull. Soc. Linn. Provence, 18, 7-9.
- Molinier R. (1960). La végétation des collines formant le cadre montagneux de Toulon. Ext. Ann. Soc. Sc. Nat. Arch. Toulon et Var, XII, 54-83.
- Molinier R. (1966). Vingt années d'excursions mensuelles avec la Société linnéenne de Provence. Bull. Soc. Linn. Provence, XXIV, 3-17.
- Muller J. (1963). Les sols bruns méditerranéens et leur évolution. Premiers résultats d'une étude de l'île de Port-Cros. Sc. du Sol, nº 1, 1-19.
- Nègre R. (1950). Les associations végétales du massif de la St-Victoire (Provence occidentale). Encyclopédie biogéographique et écologique, 7, 1-85, Paris, Le Chevalier.
- Pons A. (1952) Etude phytogéographique de la chaîne du Grand Luberon (Vaucluse). D.E.S., Sc. Nat. Marseille.
- Sauvage Ch. (1961). Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines. Thèse Doct. Sc. Nat. Montpellier, Ed. marocaines, internationales, in 8°, pag. multipl. (XX 5 p., 714 p.).
- Thren R. (1934). Sahreszeitliche Schawankungen des omotische Wertes verschiedener Okologischen Typen in der Umbelung von Heidellerg. Z.Bot.26,449-526.



Etude sylvo-pastorale de la tétraclinaie de l'Amsittène (Maroc)

A. BENABID

Le Thuya de Berbérie, Tetraclinis articulata (Vahl) Link, espèce résineuse de la famille des Cupressacées, constitue un élément important dans la végétation forestière nord-africaine puisqu'il couvre plus d'un million d'ha; mais c'est au Maroc qu'existent les plus vastes peuplements purs de cette essence, peuplements qui peuvent se dissocier en trois ensembles:

- Un ensemble oriental et moyen atlasique : Maroc oriental, Rif, Moyen-Atlas.
- Un ensemble central: Plateau central.
- Un ensemble méridional atlantique : Hauts plateaux du Grand Atlas occidental, Anti-Atlas.

La complexité du problème nous a amené à retenir une région relativement peu étendue, le Jebel Amsittène, pour entreprendre des études écologiques phytosociologiques et sylvopastorales consacrées au Thuya. L'Amsittène, massif anticlinal jurassique, bien délimité, se situe dans les Haha (Sud-Ouest marocain : secteur de l'Arganier). Ceux-ci avec les Ida ou Tanane se présentent comme de hauts plateaux faisant partie du Grand-Atlas occidental mais en diffèrent par une altitude bien plus faible et une gradation régulière qui se continue jusqu'à l'Océan.

Aspect écologique de la Tétraclinaie de l'Amsittène

L'Amsittène est soumis à un climat caractérisé par des vents fréquents, des étés chauds et secs, des hivers doux et peu pluvieux, et des taux d'humidité relative atmosphérique élevés et fournissant des condensations nocturnes importantes.

Les températures sont très influencées par l'Océan et le Chergui. Les précipitations varient énormément d'une année à l'autre (moyenne : 400 à 550 mm par an). Le régime pluviométrique saisonnier est de type : hiver, automne, printemps, été. L'étage bioclimatique dominant est le semi-aride.

L'étude pédologique nous révèle que les sols sont en général de type rouge fersialitique. Ceux du versant Nord sont les plus évolués et les plus profonds, ceux du versant Sud sont les plus dégradés et les plus superficiels.

L'opposition des versants est remarquable. Elle se manifeste dans la répartition des sols du climat et de la végétation :

- l'Adret : chaud, sec, sol érodé, offre une couverture végétale assez réduite : les espèces thermo-xérohéliophiles y prédominent.
- l'Ubac : relativement frais, humide et à sols évolués profonds et protégés par une végétation dense.

L'exposition, la roche-mère et le sol jouent un rôle déterminant dans la distribution des groupements végétaux sur l'Amsittène.

Le Thuya de Berbérie, essence thermoxérophile, se cantonne dans les bioclimats de type semi-aride chaud, tempéré ou frais et en partie subhumide tempéré ou frais. Il préfère les sols rouges fersialitiques meubles plus ou moins profonds. Les rocailles, les sols très érodés, siliceux ou hydromorphes ne lui conviennent pas. Dans les milieux qui lui sont favorables, il arrive à éliminer toutes les autres espèces arborescentes et arbustives et ceci grâce à son extrême vigueur.

Aspect phytosociologique de la tétraclinaie de l'Amsittène

La tétraclinaie de l'Amsittène s'intègre dans le secteur de l'Arganier caractérisé par une végétation très particulière montrant un mélange d'éléments endémiques, tropicaux, macaronésiens et méditerranéens.

Le problème de l'analyse phytosociologique est très complexe, en raison du manque de données. Des groupements locaux ont été décrits. Leur valeur et leur appartenance phytosociologiques restent néanmoins toujours discutables :

^(*) Cette article a été extrait de la Thèse de Doctorat de 3e cycle intitulée «Etude écologique, phytosociologique et sylvopastorale de la Tétraclinaie de l'Amsittène» soutenue le 16 décembre 1976, à la Faculté des Sciences de Marseille, St-Jérôme. Il a été également réalisé dans le cadre du projet «Structure, fonctionnement et conservation des écosystèmes forestiers circumméditerranéens» du programme M.A.B. 2 de l'UNESCO (A. BENABID : Ecole Nationale Forestière d'Ingénieurs, Salé-Maroc).

Groupements végétaux	N° du	Densité :	Hauteur	Diamètre mi-hauteur	Volume	Age	Accroisse- ment moyen
de l'Amsittène	relevé	brins / ha	en m	en cm	m ³ / ha	Ans	m³/ha/an
- Quercus ilex - Axbulus unedo - Cistus villosus	179 28 29	3 900 1 400 2 200	3 à 8 6 à 8 3 à 6	2 à 8 2 à 5 2 à 6	55,76 20,64 15,00	30 43 25	1,85 0,48 0,60
A _t = 1,13 m ³ / ha / an D = 2 780 brins / ha	42 165	2 400 4 000	4 à 6 4 à 8	3 à 7 3 à 9	34,20 61,46	30 50	1,14
- Quercus ilex - Psammophilles-Acidiphiles	34	1 600	2 à 3	3 à 5	5,20	40	0,13
- Herbacées Régénération d'arganier Vallon très riche Placette dépressée à 23 ans	223 211 44 32 228 175 69 58 54	7 100 3 300 12 700 2 100 4 000 6 300 5 500 6 100 3 600	2 à 5 3 à 6 5 à 7 2 à 5 5 à 9 4 à 8 3 à 7 2 à 4 3 à 5	2 à 10 2 à 10 2 à 6 4 à 7 3 à 9 2 à 8 3 à 8 2 à 8 2 à 6	50,20 47,47 64,40 26,00 93,07 117,80 92,73 41,21 21,05	37 30 40 40 30 30 32 36 35	1,35 1,58 1,61 0,65 3,10 3,92 2,90 1,14 0,60
A _t = 1,64 m ³ / ha / an D = 5 213 brins / ha	52 234 25 19 39 15	4 800 3 100 5 500 3 800 6 200 4 100	2 à 6 1 à 4 3 à 6 3 à 5 4 à 6 1 à 3	2 à 6 2 à 7 3 à 10 4 à 11 3 à 8 3 à 8	32,32 22,90 52,46 69,00 84,15 36,90	34 17 43 60 45 30	0,95 1,34 1,22 1,15 1,87 1,29
- Olea europaea - Pistacia lentiscus - Phillyrea media - Ceratonia siliqua	210 89 168 163 162 61	3 100 3 100 3 000 3 100 2 100 4 800	4 à 8 3 à 5 4 à 6 5 à 7 6 à 7 2 à 6	4 à 9 2 à 6 3 à 9 4 à 9 7 à 10 2 à 7	74,85 22,60 63,63 75,00 105,60 28,02	30 25 50 50 50 36	2,49 0,82 1,27 1,50 2,11 0,77
A _t = 1,38 m ³ / ha / an D = 3 466 brins / ha	60 53 64	5 200 5 200 3 600	3 à 6 3 à 8 2 à 6	2 à 7 2 à 8 2 à 7	55,54 40,02 22,60	36 35 30	1,54 1,14 0,75
 Argania spinosa Olea europaea Pistacia lentiscus 	23 50 11	2 600 3 250 6 300	2 à 6 2 à 6 1 à 2	2 à 5 2 à 8 1 à 3	13,60 25,85 10,20	30 55 17	0,46 0,47 0,60
A _t = 0,53 m ³ / ha / an D = 4 037 brins / ha	13	4 000	3 à 5	2 à 5	24,40	40	0,61
- Globularia alypum - Thymus saturaioides	46 30	2 400 1 300	3 ā 5 4 à 6	3 à 6 3 à 8	23,40 20,00	30 40	0,78 0,50
A _t = 0,69 m ³ / ha / an D = 2 600 brins / ha	181 45 199	3 000 2 300 4 000	3 à 7 4 à 6 2 à 4	2 à 6 3 à 7 2 à 6	36,56 29,60 19,90	40 40 35	0,91 0,74 0,56
- Argania spinosa - Gymnosporia senegalensis - Periploca lacyigata	10 35 62 76	4 000 1 600 3 500 4 300	1 à 2 2 à 3 2 à 4 3 à 8	1 à 2 3 à 7 2 à 6 2 à 8	3,08 8,00 18,75 64,41	17 40 30 33	0,24 0,20 0,62 2,01
A _t = 0,72 m ³ / ha / an D = 4 020 brins / ha	51 55 48 47 26 27	4 500 2 900 2 900 5 500 5 600 4 600	2 à 5 3 0 6 1 à 5 1 à 4 2 à 4 2 à 4	2 à 7 2 à 7 2 à 9 2 à 7 3 à 6 2 à 7	40,57 30,56 31,20 12,00 32,25 27,52	34 35 60 60 43 43	1,19 0,87 0,52 0,20 0,75 0,64
- Genista tricuspidata	66	2 100	4 à 5	5 à 7	23,80	46	0,51
$A_t = 0.67 \text{ m}^3 / \text{ha / an}$ $D = 3 700 \text{ brins / ha}$	12	3 800 5 400	1 à 3 1 à 3	2 à 3 2 à 4	8,84 17,00	17	0,52 1,00
- Argania spinosa - Warionia saharae	5	1 800	1 à 2	2 à 3	1,80	15	0,12
A _t = 0,29 m ³ / ha / an D = 2 050 brins / ha	8	2 300	1 à 3	2 à 4	8,00	17	0,47

- Au niveau du sous-étage Eu-Méditerranéen inférieur dans la série du Chêne Vert et du Thuya, quatre groupements rangés dans les PISTACIO-RHAMNETALIA-ALATERNI.
- Au niveau du sous-étage Thermo-Méditerranéen supérieur, dans la série du Thuya, six groupements classés dans les PISTACIO-RHAMNETALIA-ALATERNI.
- Au niveau du sous-étage Thermo-Méditerranéen inférieur, dans la série mixte du Thuya et de l'Arganier, quatre groupements appartenant aux TETRACLI-NIDO-ARGANIETALIA.
- Au niveau du sous-étage Infra-Méditerranéen supérieur dans la série de l'Arganier, un groupement attaché au TETRACLINIDO-ARGANIETALIA.
- Au niveau du sous-étage Infra-Méditerranéen inférieur dans la série mixte de l'Arganier et des Euphorbes macaronésiennes, un groupement rangé dans les EUPHORBIETALIA-MACARONESICA.

I. – REGENERATION DES PEUPLEMENTS DE THUYA DE L'AMSITTENE

1.1. REGENERATION PAR SEMIS

La régénération naturelle du *Thuya* par semis est mal étudiée. Elle serait liée à un certain nombre de facteurs parmi lesquels nous pouvons citer: la fructification, le climat, le sol, le groupement végétal.

La fructification

La fructification du *Thuya* dépend de l'âge (elle débute vers 15 à 20 ans), du climat et de l'importance des atteintes que les arbres subissent de la part de l'homme (phénomène lié à une réaction physiologique). Elle est assez fréquente; toutefois, les graines ne conservent par longtemps leur faculté de germination. Leur fertilité ne dure que 6 à 8 mois environ.

Le climat

Une pluviométrie très irrégulière, et souvent mal répartie, une saison sèche parfois trop prolongée sont des variables qui conditionnent la germination des graines et la survie des semis en été.

La régénération spectaculaire qui s'est manifestée durant l'année 1974 pourrait être expliquée par la répartition des pluies. L'examen du tableau suivant nous le montrera. :

Les pluies de 1973 concentrées sur le mois de décembre, et celles de l'année suivante (1974), dont les trois quarts sont printanières, sont très certainement à l'origine de cette régénération. De plus, les orages d'été (mois de juin) et du début de l'automne de la même année ont permis aux jeunes semis de survivre sur le versant NE et W de l'Amsittène, entre 500 et 900 m d'altitude. Par contre, le taux, en pourcentage de la mortalité des semis sur le versant S est élevé.

Le sol

La nature, la profondeur, la texture et la structure du sol, jouent un rôle prépondérant dans la régénération naturelle par semis. Celle-ci est absente sur les argiles grises (ou jaunes), sur les argiles rouges gréseuses, sur les calcaires de l'Adret, sur les dolomies gréseuses, sur les sols sablonneux du plateau d'Alouzad - Bou Addi et sur tous les sols tassés par le surpâturage (le parcours est néfaste pour les jeunes semis). Par contre, elle est convenable sur les sols rouges fersialitiques meubles, dont l'horizon superficiel est assez humifère ou couvert par une litière organique peu épaisse ou tapissé par les mousses.

Le groupement végétal

Le nombre de semis de *Thuya* survivants sous les groupements thermo-xérophiles de l'Adret est presque nul. Les milieux à arbousier et chêne vert de l'Ubac sont écologiquement favorables à l'installation des semis de *Thuya*; cependant, celui-ci se trouve fortement concurrencé par les deux espèces. De la même façon, les pieds de *Quercus ilex* issus de semis sont rares alors que ceux d'*Arbutus unedo* sont abondants.

En réalité, ce sont les milieux où le *Thuya* offre une très forte densité, avec strate arbustive absente et strate herbacée abondante, où la régénération par semis est la plus abondante (des dizaines de semis au mètre carré autour des souches). A ce niveau, le sol est de type rouge fersialitique meuble. C'est donc ce dernier milieu qui parait le plus propice et le plus favorable à la régénération naturelle du *Thuya*. Le résineux y a pratiquement éliminé toutes les autres espèces végétales; les herbacées exceptées.

De ce fait, il forme un peuplement pur d'une densité extrêmement forte (taillis de 5000 à 6000 tiges à l'ha).

Ce mode de régénération ne se manifeste que rarement en raison de l'influence du surpâturage, de la dégradation du couvert végétal par l'homme, et par

		J	F	М	Α	М	J	J	Α	S	0	N	D	Total
	IMGRAD								ļ		0	4,8	182,8	
1973	TAMANAR	17	10	43,7	21,2				(į.		
	AIN LAHJAR	0	16	25,5	17,5	7,5	0	0	22	0	10	0	165	263
	IMGRAD	9,7	34,5	130,4	123,4	0	9,0	0	0	2,0	1,3	0	3	312,9
1974	TAMANAR	0	17,8	107	76,8	0	4,5	0	0	0	2,9	0	5,2	214,2
	AIN LAHJAR	25	45	124	91,5	0	4,5	0	0	0	0	0	0,5	290,5
	IMGRAD	69,0	55,5	31,9	4,4	0	0	0	0	0	0	12,0	142,3	342,9
1975	TAMANAR	44,5	25,8	18,7	6,3	0	0	0	0	0	0	9,8	86,5	191,5
	AIN LAHJAR	68	43	21	29	29	0	lo	0	l o	0	8	100,5	298,5

conséquent, de l'érosion du sol mais aussi de l'irrégularité des précipitations. La régénération naturelle ne constitue donc qu'un phénomène occasionnel et complémentaire qui ne se produit qu'à la faveur de périodes favorables.

1.2. REGENERATION PAR REJETS DE SOUCHE

La régénération de la tétraclinaie de l'Amsittène, ayant été entièrement parcourue en 1919-20 par un grand incendie (BOUDY, 1950), a été assurée essentiellement par les rejets de souche. Les individus issus de semis sont rares.

Cette précieuse faculté de rejeter a permis au *Thuya* de se maintenir, de survivre et de rajeunir ses vieux peuplements. C'est pour cette raison que toute la tétraclinaie de l'Amsittène a été recépée à partir de 1925. Tout aménagement doit être basé sur ce dernier mode de régénération.

II.— LES PEUPLEMENTS DE THUYA SUR L'AMSITTENE

2.1. TYPES DE PEUPLEMENTS

La tétraclinaie de l'Amsittène se présente sous l'aspect de vastes nappes équiennes résultant de l'action du grand incendie (1919-20). Le sous-bois est souvent assez réduit dans le cas des fortes densités de *Thuya*.

Les peuplements de *Thuya* de l'Amsittène sont de trois types : vieille futaie, taillis, peuplements mélangés.

La vieille futaie - Marabout Sidi Ali Chérif

Le peuplement «marabout» du *Thuya* de Tiarharine (Sidi Ali Chérif) est la seule vieille futaie de l'Amsittène. Elle est assez dense (100-120 arbres/ha). Les arbres sont élancés, mais mutilés, tordus, fourchus, d'une hauteur de 15 m en moyenne, et d'un diamètre de 60 à 80 cm. Leur âge est de l'ordre 120-130 ans. Les espèces vivaces sont pratiquement absentes du sous-bois. La strate herbacée annuelle recouvre tout le sol.

Le taillis

La quasi-totalité de la tétraclinaie de l'Amsittène se présente sous forme de peuplements en taillis. Leur densité varie suivant les milieux. Elle est très élevée sur les versants N, W et E (5000 à 8000 tiges/ha), faible sur le versant S (1000 à 3000 tiges/ha). Du fait de la forte densité, les arbres ont tendance à être filiformes. Leur âge s'échelonne entre 15 et 60 ans. Les plus vieux se trouvent sur le versant S (Azazoul, el Manchar, Tasksout); les plus jeunes sur le versant E.

La hauteur de ces peuplements est de 6 à 8 m en

moyenne (âge: 40-50 ans) et de 10 m sur les sols profonds (bas fonds).

Le diamètre moyen, à hauteur d'homme, pour un taillis de 30-40 ans est de 10 à 12 cm. Les sujets provenant de semis sont rares.

Les espèces arbustives sont presque absentes dans les peuplements denses. Elles prolifèrent dans les stations défavorables au *Thuya* - (roche-mère siliceuse, rocailles d'Adret). Par contre, les espèces herbacées sont abondantes sous les forts couverts, mais rares sur les rocailles du versant S.

Les peuplements mélangés

Quand il déborde de son aire naturelle, le *Thuya* se mélange à d'autres essences. Vers la limite inférieure de son étage, il rentre en contact avec *l'Arganier* pour former un peuplement mélangé. Vers la limite supérieure de son aire, il est concurrencé par le chêne vert, le chêne liège (très rare) et par d'autres espèces d'ordre secondaire (Arbousier, Caroubier, Oléastre...).

2.2. ACCROISSEMENT DU THUYA

Nous avons jugé utile d'effectuer, en même temps que les relevés phytosociologiques, un inventaire simple pour déterminer l'accroissement du *Thuya* ou de ses peuplements. Les mesures dendromètriques ont été entreprises sur une cinquantaine de placettes. Elles ont porté sur l'âge (moyenne sur 4 à 5 arbres sondés à la tarière et un abattu), la hauteur, le diamètre à la mi-hauteur (diamètre 2 cm) et la densité. Ces paramètres permettent d'évaluer l'accroissement en volume des peuplements.

La méthode utilisée pour le calcul de la production brute (sans tenir compte de l'écorce) est très simple; elle est basée sur le calcul du volume de chaque arbre, puis celui de tous les arbres en effectuant la somme.

Volume d'un arbre :
$$V = \frac{D^2}{4} \times H$$

D : diamètre à la mi-hauteur de l'arbre

H: hauteur de l'arbre.

L'accroissement moyen annuel s'obtient par la division du volume total de tous les arbres par l'âge moyen du peuplement.

NB. Cette méthode simple et commerciale permet d'estimer la production totale du *Thuya* en bois de feu (diamètre 2cm).

2.2.1. Accroissement en hauteur

L'accroissement en hauteur du *Thuya* dépend des facteurs écologiques, de l'âge, de la densité du peuplement, et de la concurrence par les autres espèces végétales.

Il diminue avec l'âge. Il est faible dans les stations écologiquement mal adaptées à cette essence.

AGE	Chêne vert Arbousier	Herbacées	Oleo- lentisque	Genista tricuspidata	Globularia Thymus satureioides	Argania Oleo- Ientisque	Argania Gymnospo- sporia	Argania Warionia
jusqu'à 17 ans		20		16				13
jusqu'à 30 ans	20	16-18	16		13	12	11	
jusqu'à 50 ans	15	13	12	11	12	10	07	

ACCROISSEMENT MOYEN ANNUEL EN HAUTEUR (en cm) DU THUYA DANS LES PRINCIPAUX GROUPEMENTS VEGETAUX DE L'AMSITTENE

Le tableau ci-dessus montre que l'accroissement en hauteur du *Thuya* est, en général, faible sur l'Adret (voir répartition des groupements végétaux) et fort sur l'Ubac. Le maximum s'observe sur les sols profonds et riches (Arbutaie). Sa valeur est relativement plus basse dans le cas des groupements «*Thuya* - herbacées», en raison de la très forte densité et de la dégradation relative du milieu.

Ces constatations se rapprochent de celles observées par BOUDY dans le même massif de l'Amsittène (1950 : les taillis de ce massif étaient âgés de 25 ans au plus). Pour cet auteur, l'accroissement en hauteur du *Thuya* est en moyenne de 20 cm par an, jusqu'à l'âge de 25 ans, et de 10 cm par an jusqu'à 60 ans, ensuite il est considérablement ralenti.

2.2.2. Accroissement en diamètre

L'accroissement moyen annuel en diamètre dépend des mêmes facteurs cités ci-dessus. Il n'a pas été possible de le calculer dans les différents groupements végétaux de la tétraclinaie (les mesures des diamètres ont été effectuées à la mi-hauteur des arbres).

Nous pouvons l'estimer, d'après les quelques mesures effectuées à :

3 à 4 mm/an jusqu'à 30 ans,

et 1,5 à 2,5 mm/an jusqu'à 50 ans.

D'après BOUDY, il est de 4 mm/an et de 1,5 mm/an jusqu'à 60 ans.

Les accroissements moyens annuels en hauteur et en diamètre sont en liaison étroite avec la profondeur du sol et les précipitations annuelles.

2.2.3. Accroissement en volume du peuplement (voir tableau suivant)

Grâce aux coupes à blanc effectuées sur le versant S oriental de l'Amsittène, nous avons pu avoir un certain nombre de données précises sur lesquelles nous nous sommes basé pour justifier les résultats obtenus à l'aide de mesures dendrométriques portant sur les peuplements sur pied.

Le volume du matériel sur pied varie dans de larges limites, en raison de la densité, de l'âge, des facteurs écologiques, phytosociologiques et surtout de l'importance des délits de coupe. BOUDY (1950) rapporte, pour des coupes à blanc étoc, les chiffres suivants :

- 60 st/ha (40 m³/ha) pour un peuplement de 20-25 ans.
- 80 à 100 st/ha (53 à 66 m³/ha) pour un peuplement de 50 à 60 ans.
- 1 st/ha (0,66 m³/ha) et par an en mauvais sol.
- 1,5 st/ha (1 m³/ha) et par an ailleurs.

Le tableau des accroissements moyens annuels des peuplements fournit approximativement les mêmes valeurs.

L'intérêt de ces chiffres disposés en tableau est de distinguer plusieurs classes de production en bois (ou classés de fertilité) du *Thuya*. Chacune de celles-ci correspond à un groupement végétal défini (voir chapitre «phytosociologie») et bien défini sur le terrain.

Ceci montre que l'essence fournit le maximum de rendement dans le milieu qui lui est le plus favorable (très forte densité, régénération importante).

L'accroissement en volume des peuplements diminue avec la péjoration de ce milieu, du moins du point de vue des exigences écologiques du *Thuya*.

Parmi les valeurs relevées au niveau du groupement végétal «Thuya - Herbacées» trois chiffres attirent l'attention :

- a) La placette du relevé nº 228 donne 3,10 m³/ha/an. Ce milieu est très favorable au *Thuya*. Il y régénère abondamment. C'est l'une des deux seules stations où nous avons, de plus, observé des semis d'Arganier.
- b) La placette du relevé nº 175 donne 3,92 m³/ha/an. La placette est située dans un vallon très riche. Le sol est très profond.
- c) La placette du relevé nº 69 offre : 2,90 m³/ha/an. C'est un peuplement de *Thuya* qui a été dépressé à l'âge de 23 ans. Ce qui montre que l'augmentation en volume croît considérablement après dépressage ou l'éclaircie des peuplements trop serrés. L'extrême densité est donc l'une des principales causes du faible accroissement de ceux-ci. Il est recommandé de prévoir des dépressages et des éclaircies dans tout aménagement des tétraclinaies, afin d'élever la production en bois.

III.— MODALITES D'EXPLOITATIONS FORESTIERES DE LA TETRACLINAIE DE L'AMSITTENE

La tétraclinaie de l'Amsittène, comme toutes les forêts du Sud-Ouest marocain, a été victime des exploitations massives et des mutilations perpétrées par les populations riveraines.

Ces dégradations ont été réduites avec l'apparition de la législation forestière qui visait à règlementer les premières et interdire les secondes. Les lois forestières prévoient deux sortes d'exploitations dans la tétraclinaie : la première concerne l'exploitation des menus produits à l'aide d'un permis-quittance, la deuxième est plus importante et autorisée par voie de vente par adjudication publique.

3.1. EXPLOITATION DES MENUS PRODUITS FORESTIERS

Les menus produits forestiers exploités dans la tétraclinaie sont variés. Les principaux sont :

 les madriers et les loupes de Thuya, susceptibles d'être débités en bois d'œuvre d'ébénisterie, de marquetterie et de placage pour la construction de meubles (portes de mosquées, de palais, coffres...).

Ce produit, très apprécié et très estimé par la population, est devenu très rare.

- les perches, les perchettes, les poutres utilisées pour les constructions locales.
- le bois de feu (bois mort) ramassé en forêt pour le chauffage, pour les fours des boulangeries.
- la gomme sandaraque : la récolte de ce produit précieux et de grande valeur, utilisé en pharmacie et dans la confection des vernis de luxe, avait pour conséquence la dégradation de nombreuses tétraclinaies. En effet, la pratique d'entailles renouvelées allant jusqu'au bois des arbres entraine la mort des flèches des *Thuya* et le développement, au niveau des blessures, d'autres tiges donnant des formes en «candélabres».

Actuellement, le gemmage n'est autorisé que dans les peuplements qui doivent être recépés dans les années suivantes (1 à 2).

L'exploitation de ces menus produits est autorisée par la législation forestière. L'agent technique forestier a droit de délivrer les permis-quittances aux usagers pour la procuration de ces menus produits.

A leur tour, les usagers, ignorant les règles d'exploitation, ne se soucient pas de la façon dont ils traitent les arbres pour récolter ce dont ils ont besoin.

Cette procédure, autorisée légalement par l'administration des Eaux et Forêts, est à la base de la dégradation de la tétraclinaie, en raison de l'incompétence des agents techniques du service forestier qui se contentent de délivrer les autorisations sans tenir compte de l'état de la forêt ou des arbres qui seront exploités. Aussi, cette méthode constitue la cause principale de perte ou de gaspillage du matériel forestier, puisqu'aucun contrôle efficace sur le terrain ne peut être effectué. Les arbres exploités, ainsi que la quantité des produits mentionnés sur le permis-quittance ne peuvent être dénombrés.

3.2. EXPLOITATIONS FORESTIERES DE COUPES VENDUES PAR VOIE D'ADJUDICATION PUBLIQUE

La régénération de la tétraclinaie est basée, dans l'état actuel de nos connaissances, sur le mode de traitement par taillis simple, car la régénération naturelle par semis est très irrégulière et aléatoire (voir chapitre prégénération).

Chaque année, l'administration des Eaux et Forêts procède à la cession de coupes par voie d'adjudication publique. Les modalités de celle-ci sont fixées par le service forestier local. Ce dernier installe l'assiette de coupes sans établir, au préalable, un planning rationnel d'exploitation (aucune tétraclinaie du Maroc n'est aménagée).

Le travail de la délimitation des assiettes est laissé à l'initiative de l'agent technique qui, en commun accord avec le Président de la commune rurale et le Caïd, détermine les cantons forestiers à exploiter, sous prétexte de sauvegarder les droits d'usage des populations riveraines.

L'estimation du volume sur pied se fait d'une manière approximative (Inexistence de table de production ou de tarif de cubage) par l'agent qui ne possède pas un matériel de mesure approprié permettant d'évaluer la quantité de bois au niveau des différents lots de coupes.

La matérialisation sur le terrain des limites des lots est souvent mal indiquée. Ceci constitue une source de mauvaise interprétation des limites par les exploitants. Ces bénéficiaires de coupes ont toujours tendance à exploiter au-delà du tracé.

Quant à l'exploitation proprement dite des arbres, elle s'effectue toujours à la hache. Les ouvriers, non encadrés, ont l'initiative de couper les *Thuya* sans tenir compte des problèmes que pose leur régénération (les jeunes semis ne sont pas respectés, les souches ne sont pas ravalées après l'abatage, les arbres semenciers ne sont pas épargnés), ni des modalités fixées par le «Cahier des charges générales d'exploitation».

De même, le contrôle sur le terrain par le service forestier ne s'effectue que très rarement, soit au cours de l'abatage, soit au moment du recollement.

Ces méthodes d'exploitations forestières, bien qu'autorisées légalement par l'état, devraient être sérieusement contrôlées et orientées par un responsable forestier afin de sauvegarder la tétraclinaie et d'en assurer la régénération dans les meilleures conditions.

IV.- MODALITES D'EXPLOITATIONS PASTORALES

4.1. LA CHARGE PASTORALE

La tétraclinaie de l'Amsittène, située au cœur de l'arganeraie qui a une vocation pastorale, est soumise au droit d'usage du parcours.

Le Cheptel, constitué de bovins, d'ovins, de camelins mais surtout de caprins, est admis en forêt et y pâture durant toute l'année. L'évaluation de l'effectif de l'ensemble du troupeau est, dans l'état actuel, impossible en raison de ses fluctuations dues aux disettes et des grands mouvements de transhumance ou de nomadisation Sud-Nord ou vice-versa. En effet, après les premières chutes de pluies d'automne, les Hihi (habitants des Haha), presque tous éleveurs, achètent (à prix élevé) des chèvres provenant des régions septentrionales. Le nombre des têtes de caprins augmente rapidement et détermine une grande pression sur la forêt. Durant les années de sécheresse, les pâturages n'offrent que de minimes possibilités pastorales et ne peuvent guère satisfaire les besoins des troupeaux. Ceux-ci subissent également des épizooties suivies de mortalités souvent élevées et de ventes massives (à très bas prix) pour les éleveurs du Nord. La situation est encore plus grave lorsque les troupeaux affamés provenant des régions méridionales viennent alourdir une charge déjà excessive. Celle-ci a été évaluée à 6,5 caprins/ha (BOULARD, 1971), mais en réalité, elle atteindrait 4 à 5 fois ce chiffre.

De toutes les espèces composant ce bétail, la chèvre est la plus rustique et la mieux adaptée aux conditions écologiques de la région.

4.2. POSSIBILITES PASTORALES

Les principales espèces constituant les ressources pastorales de la tétraclinaie de l'Amsittène sont les suivantes :

— l'Arganier : cet arbre forestier est une excellente espèce pastorale. Elle est l'armature des parcours de la région. Cette Sapotacée est très appréciée par le bétail qui broute les fruits tombés, les branches accessibles aux chèvres (pâturage suspendu ou aérien) et les rejets au pied des arbres.

C'est l'Arganier qui sauve le bétail en période de sécheresse; cependant, si celle-ci se prolonge, l'arbre perd ses feuilles (espèce semi-caducifoliée), ce qui accentue encore la disette.

- Chamaecytisus albidus : cette légumineuse très pâturée a une aire qui couvre tout le massif.
- Withania frutescans, Periploca laevigata: les deux espèces liées écologiquement à l'Arganier sont souvent surpâturées.

- Festuca caerulescens, Dactylis glomerata, Oryzopsis miliacea: ces trois graminées sont d'excellentes espèces pastorales qui s'adaptent au couvert de la tétraclinaie. Elles méritent d'être utilisées pour l'amélioration pastorale sur tout le massif de l'Amsittène.
- Brachypodium ramosum: cette espèce répandue surtout sur les versants N, W (600 à 900m d'altitude) est très appréciée par les ovins.
- «Herbacées»: la couverture herbacée, très abondante au printemps et très riche en espèces annuelles et vivaces, est une importante source de nourriture. Elle pourrait être fauchée pour la constitution de réserves fourragères utilisées en période de disette. Ces herbacées occupent surtout les étages de l'Arganier et du Thuva.
- Cenchrus ciliaris, Digitaria commutata, Heteropogon contortus, Hyparrhenia hirta, Cymbopogon schoenanthus, Aristida caerulescens, ...: toutes ces graminées, qui ne sont localisées que sur le versant S, méritent d'être multipliées sur le flanc chaud de l'Amsittène, en vue d'améliorer la production fourragère des zones rocailleuses.
- Sarothamnus arboreus, Coronilla viminalis: la première espèce est rare et ne se trouve que sur le sommet N de l'Amsittène. Elle est très pâturée. La seconde est aussi très broutée. Du fait de sa grande palatabilité, la coronille se réfugie dans les rochers ou dans les formations végétales touffues impénétrables aux chèvres.

Il faut remarquer que, malgré l'abondance des herbacées au printemps, les éleveurs n'ont pas l'habitude de pratiquer le fauchage pour la constitution des réserves fourragères. Ils n'achètent pas non plus la paille ou d'autres aliments d'appoint pour sauver le bétail.

Une ressource, d'ordre secondaire, et provenant des fruits de l'Arganier, mérite d'être signalée. La pulpe sèche fournit un bon aliment pour les bovins et les équidés (1 kg de pulpe = 0,85 U.F.). Le tourteau est un excellent aliment pour les bovins à l'engrais car il contient beaucoup de matières grasses (la pulpe et le tourteau sont les résidus de la préparation de l'huile d'argan).

NB. Le Thuya est en général peu pâturé, toutefois les animaux apprécient les jeunes rejets de souches. En période de disette, les bergers n'éciment ou n'émondent que très rarement les arbres pour alimenter leurs troupeaux qui préfèrent brouter les branchages de l'Arganier, de l'oléastre ou du caroubier que ceux du Thuya.

Toutes ces possibilités pastorales n'arrivent pas à satisfaire les besoins d'une charge à l'hectare excessive, et supérieure à celles-ci. Les parcours forestiers se dégradent d'année en année, et les signes de surpâturage sont déjà très apparents surtout dans l'arganeraie.

Il est donc indispensable et urgent d'entreprendre un aménagement sylvo-pastoral qui aura pour but de règlementer et d'améliorer les modalités d'exploitations pastorales afin de mieux utiliser ses possibilités four-ragères.

Il conviendra encore d'étudier et de préciser les modalités d'utilisation de parcours et des zones forestières de l'Amsittène par le bétail. En effet, en raison de l'attachement des populations locales, en particulier à l'élevage de la chèvre, il parait bien difficile de l'interdire. Cet animal représente, en effet, une des sources de revenus principales pour les populations locales. Il conviendrait, cependant, d'arriver à proposer une règlementation acceptable à la fois par les forestiers et par les autochtones, règlementation qui devrait également viser à assurer la maintenance et la régénération des écosystèmes forestiers.

BIBLIOGRAPHIE

- Archives: des subdivisions forestières de Tamanar, et d'Essaouira, des districts forestiers de Tamanar et d'Ingrad: Exploitations forestières, mesures météorologiques, parcours.
- Boudy P. (1951).— Economie forestière nord africaine II: Monographie et traitement des essences forestières, Larose, Paris, fasc. II: 706-739; III: Description forestière du Maroc, Rabat, 294 p.
- Carte géologique du Maroc, feuille de Tamanar, 1 : 100 000.
- Carte I.G.N. du Maroc, feuille de Tamanar, 1:50 000.
- Direction des Eaux et Forêts, (1931).— Etude sur le *Thuya* du Maroc, le *Génévriers* et le *Cyprès* Tabat, 105 p.
- **Duchaufour Ph.** (1970).— Précis de pédologie, 3ème éd., Masson et Cie., édit. Paris, 481 p.
- Emberger L. (1938).— Les arbres du Maroc Larose, Paris, 318 p.
- Emberger L. (1939).— Aperçu général sur la végétation du Maroc Commentaire de la carte phytogéographique du Maroc au 1:500 000.
- Veröff. geobot. Inst. Rübel (14) et Mem. Soc. Sc. Nat. Maroc, 40-157.
- Gaussen H., Debrach J., et Joly F. (1958).— Précipitations annuelles *Atlas du Maroc*.
- Guinochet M. (1973).— Phytosociologie Masson et Cie, édit., Paris, 227 p.

RESUMÉ

L'auteur après avoir brièvement analysé les caractères écologiques et phytosociologiques des peuplements de Thuya de l'Amsittene, étudie en détail les consitions de régénération et la valeur forestière de ces taillis. Les modalités d'exploitation forestière et pastorale sont envisagées.

- lonesco T. et Sauvage Ch. (1963).— Aide mémoire sur les principales espèces du Maroc (fichier provisoire) I.N.R.A., Rabat, 137 p. ronéo.
- Jahandiez E. et Maire R. (1931-34).— Catalogue des plantes du Maroc Minerva, Alger. I : 159 p.; II : 160-557; III : 558-857.
- Joly F. et André A. (1957). Forêts Atlas du Maroc Inst. Sc. Ch., Rabat.
- Negre R. (1962).— Petites flores des régions arides du Maroc occidental 413 et 556 p. C.N.R.S., Paris.
- Parde J. (1961). Dendrométrie Ed. E.N.E.E., 350 p.
- Quezel P. (1974).— Les forêts du pourtour méditerranéen UNESCO, Progr. Homme et biosphère, contribution du Comité Nat. Français, 53 p.
- Quezel P. et Santa S. (1962-63).— Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales C.N.R.S., Paris, I: 570 p.; II: 571-1170.
- Riqual A. et Esteve F. (1953).— Algunas anotaciones sobre los ultimos ejemplares de Callitris quadrivalvis Vent. en la Sierra de Cartegena. Anal. Inst. Bot. Cavanilles 11 (1): 437-477. Madrid.
- Rivas-Goday S. et Esteve F. (1964).— Ensayo fitosociologico de la CRASSI-EUPHORBIETEA MACA-RONESICA y estudio de los tabaibales y cardonales de Gran Canaria Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 22:221-339, Madrid.
- Sauvage Ch. (1961).— Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines Thèse *Trav. Inst. Sc. Chérifien, Ser. Bot.* 21:462 p., Rabat.
- Sauvage Ch. (1961).— Flore des subéraies marocaines Trav. Inst. Sc. Chérifien. Ser. Bot., 22, 252 p.
- Sauvage Ch. (1963).— Etages bioclimatiques Atlas du Maroc Notices explicatives, Sect. II Physique du globe et météorologie, Pl. 66, 44 p., Rabat.
- Sauvage Ch. (1964).— Le quotient pluviothermique d'Emberger, son utilisation et la représentation graphique de ses variations au Maroc. Ann. Ser. Phys. Globe météo. Inst. Sc. Chérifien, 20: 11-23.
- Sauvage Ch. et Vindt J. (1952-54).— Flore du Maroc, analytique, descriptive et illustrée. *Trav. Inst. Sc. Chérifien, Ser. Bot.*, Fasc. I: 148 p.; Fasc. II: 267 p.
- Schoenenberger A. (1974).— Rapport de mission de consultation en écologie Direction des Forêts, Tunis (rapport dactylographié).

ABSTRACT

Having studied the phytosociological and ecological characters of the Thuya puplements at Amsittene, the author studies in details the regeneration conditions and forestery values of this coppice. Modes for forestry and pastorale use are looked upon.

Contribution à l'étude de la végétation muscinale de quelques formations du maquis corse : Les cistaies sèches et les peuplements à Halimium halimifolium

J.P. HEBRARD*

RESUME

L'auteur étudie la végétation muscinale des cistaies xériques et des peuplements à *Halimium halimifolium* (L.) Willk. dans la zone basse de la Corse.

Les cistaies à dominance de Cistus monspeliensis L. colonisent des affleurements siliceux (surtout granits et schistes) et prospèrent le plus souvent dans des stations découvertes et bien ensoleillées, en pente faible. Au niveau du sol acide et pauvre en matière organique, la litière n'occupe qu'une place restreinte (moyenne globale: 16,4% sur 46,5 m2), tout comme la strate muscinale (23,7%), à base de Pleuridium subulatum, Rhynchostegium megapolitanum, Weisia viridula, Pleurochaete squarrosa, Trichostomum brachydontium, Scleropodium Touretii et Bryum bicolor, au niveau de laquelle 5 variantes ont été définies : variante à Bryum bicolor et Funaria hygrometrica, à Rhynchostegium megapolitanum, à Pleuridium subulatum, à Weisia viridula, à Scleropodium Touretii. Enfin, en ce qui concerne les formations littorales à Halimium halimifolium, le substrat sableux, perméable et instable, semble peu propice au développement des muscinées, avec seulement l'ubiquiste Bryum capillare et quelques taxons xérophiles, comme par exemple Pleuridium subulatum, Trichostomum brachydontium ou Weisia viridula.

ABSTRACT

The author carried out a study on the bryophytic vegetation in dry *Cistus* or *Halimium halimifolium* (L.) Willk. formations of corsican lowlands.

Cistus populations (Cistus monspeliensis L. always dominant) occur on siliceous levellings, particularly granite or schist, in opened and sunny situations where, on relatively sour soils, the values are low for organic matter, litter (total average: 16,4% on 46,5 m2) and moss cover (23,7%), with Pleuridium subulatum, Rhynchostegium megapolitanum, Weisia viridula, Pleurochaete squarrosa, Trichostomum brachydontium Scleropodium Touretii and Bryum bicolor, all xerophilous taxa leading to 5 different variants (Bryum bicolor and Funaria hygrometrica variant, Rhynchostegium megapolitanum, Pleuridium subulatum, Weisia viridula, Scleropodium Touretii variants). In Halimium halimifolium formations, the bryophitic vegetation is very poor (Bryum capillare followed by Pleuridium subulatum, Trichostomum brachydontium or Weisia viridula), because of the high permeability and instability of the sandy substrate.

I. - INTRODUCTION

La présente contribution est consacrée en grande partie à l'étude bryosociologique des cistaies sèches (51 relevés), un des stades xérophiles de dégradation des maquis les mieux représentés dans toute la zone basse de la Corse, notamment en raison de l'arrêt des activités agricoles dans beaucoup de régions et de la recrudescence des incendies. Le couvert arborescent a ainsi été éliminé de vastes territoires, ce qui facilite l'implantation des cistes héliophiles à haute compétitivité, qui s'installent massivement en quelques années à partir de semis.

Le problème plus local des peuplements à *Halimium halimifolium* (8 relevés) a également été envisagé dans ce travail, qui prend place dans les recherches intégrées du programme «Maquis Corse» (vallée du Tavignano), subventionné par la D.G.R.S.T.

Nos relevés ont été établis d'après la méthode zuricho-montpelliéraine, alors que les observations écologiques habituelles (altitude, pente, recouvrement des végétaux, exposition, nature de la roche mère) ont parfois été complétées par quelques analyses, en nombre trop restreint pour donner plus qu'un aperçu succinct des caractères pédologiques de l'horizon supérieur des sols (5 cm) prélevés sous la strate muscinale : granulométrie grossière, humidité de la terre séchée à l'air (étuve à 105°C), perte au feu (four à 850°C), pH du sol sec tamisé à 2mm, après 12h de contact dans l'eau distillée, (mesure électrométrique sur E.I.L. 30C), capacité totale d'échange (percolation par CH3CO2NH4 N), K, Na, Ca, Mg et Mn échangeables (spectrophotomètre à absorption atomique), carbone organique (méthode ANNE) et azote total (méthode KJELDAHL).

^(*) Attaché de recherche C.N.R.S., Université d'Aix-Marseille III, Laboratoire de Botanique, rue H. Poincaré, 13397 - Marseille Cedex 4.

II. – LES CISTAIES XERIQUES DE CORSE A CISTUS MONSPELIENSIS DOMINANT

1 - GENERALITES

A - Conditions écologiques

Ces cistaies abondent à basse altitude (182 m en moyenne sur l'ensemble des relevés, moyenne des valeurs extrêmes = 585 m pour les maximums, 2 m pour les minimums), envahissant les maquis ravagés par les incendies, les surfaces abandonnées par la culture ou mises à nu par les travaux d'aménagement. Ainsi, nos relevés ont été réalisés dans des stations bien ensoleillées (exposition W + S + SE + SW = 33,1% des relevés, contre 21,4% pour les expositions N + NE + NW + E) et souvent peu pentues (exposition indéfinie = 45,4% des relevés, inclinaison moyenne = 3,9%, moyenne des minimums extrêmes d'inclinaison = 1%), notamment dans les plaines et sur d'anciennes terrasses de culture, quelquefois également au flanc des collines ou des basses montagnes (moyenne des maximums d'inclinaison = 17%).

En ce qui concerne le substrat, c'est incontestablement sur les affleurements siliceux que ces cistaies sont les plus prospères, colonisant des roches mères variées d'origine magmatique (granit = 34,5% de l'ensemble des relevés, granulite = 3.3%, rhyolite = 3.9%), métamorphique (schiste = 46,9%, quartzite = 4%) ou sédimentaire (sables = 5.3%). En outre, trois analyses de sols prélevés sur ces différentes assises géologiques donnent une idée des caractéristiques pédologiques de l'horizon supérieur (Tabl. A) : granulométrie variable, avec une prédominance nette des éléments fins sur sable et granit décomposé (E < lmm = 80,5% et 78,2%), lesquels ne représentent que 43,6% du poids sec sur schiste; pH acide ou légèrement inférieur à la neutralité (valeurs pour 16 mesures : maximum = 6.9. minimum = 5.3, moyenne = 6.4) et réaction nulle au contact d'HC1 1/2 (HC1 - = 95,8% des relevés, 2 + = 1,6%, 3 + = 2,5%). Complexe absorbant saturé et capacité totale d'échange 2 à 4 fois plus élevée sur granit et schiste, alors que le sable, plus riche en potassium (K + \equiv 0.57 m.é./100g sur sable, 0.45 sur granit et 0,30 sur schiste), s'individualise par de faibles teneurs en calcium et magnésium (Ca + + = traces, Mg + + =0,75 m.é./100g sur sable, 18,6 et 9 sur schiste, 7, 8 et 2 sur granit) et une grande pauvreté en matière organique (C organique = 0,86% sur sable contre 3,87 et 3,07% sur schiste et granit, N total = 0.05% sur sable contre 0,12 et 0,17% sur schiste et granit). Localisation géographique des prélèvements pédologiques (Tabl. A). No 1 (1-18375) : près de l'école de Campo Quercio (Tavignano), sur sable; nº 2 (4-19375): 6 km après Linguizetta vers Alistro, sur schiste; nº 3:500 m après Sagone, vers Vico, sur granit.

Du point de vue de la végétation supérieure, sous l'action combinée de la coupe, d'incendies successifs et du broutage par les chèvres (qui recherchent les repousses d'arbousier et de bruyères), apparaissent des formations plus ou moins clairsemées (moyenne des minimums de recouvrement aérien des arbustes = 28% de la surface), piquetées d'Erica arborea L., Arbutus unedo L., Cytisus villosus Pourret, où le ciste de Montpellier finit par occuper une place prépondérante, puisqu'il s'installe très vite dans les parcelles détruites par le feu (forte régénération par semis sur couches de cendre, croissance rapide: 25-30 cm en 2 ans), accompagné par Cistus salvifolius L., C. incanus L., Myrtus communis L., Phillyrea angustifolia L., Lavandula stoechas L., Daphne gnidium L., auxquels s'ajoutent parfois Genista corsica (Loisel.) DC. et Calicotome villosa (Poiret) Link...

Par contre, dans les zones dont l'arbousier et les bruyères ont été éliminées par arrachage des souches (anciennes «restanques», parcelles défrichées au Bull-dozer), des cistaies presque pures à Cistus monspeliensis L. succèdent en peu de temps aux pelouses. La densité des arbustes à forte sociabilité aérienne y est élevée (valeur moyenne des maximums de recouvrement aérien = 90%, moyenne globale = 61,2%), toutefois, l'écran constitué par leur feuillage ne semble pas limiter beaucoup l'échauffement à la surface du sol, du moins en été, puisque la température maximale (33°C) notée au sol au cours d'une journée du mois de juillet (9-VII-1974 à Cateraggio) est égale à celle obtenue au sommet de la cistaie (exposition indéfinie).

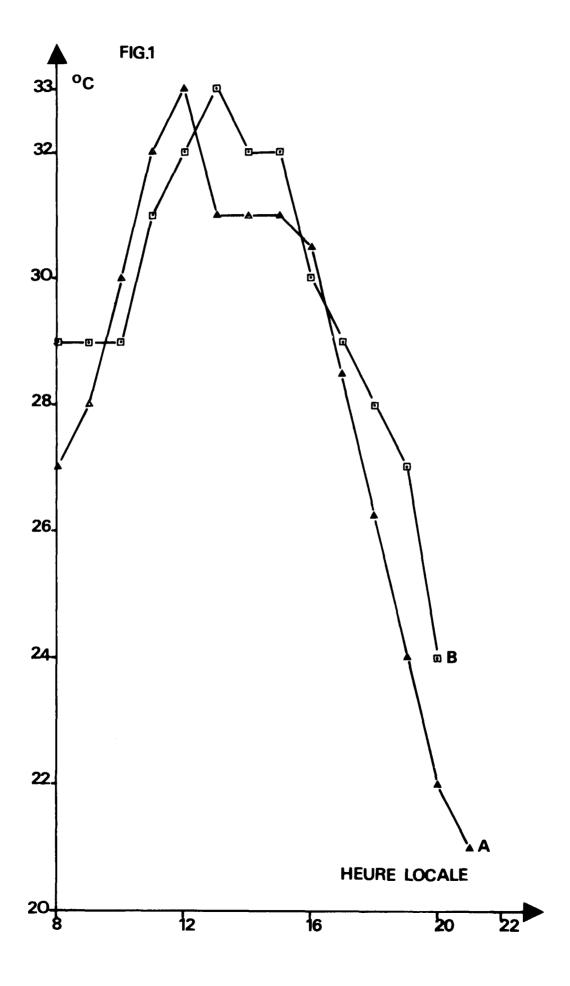
On observe surtout (Fig. 1 et 2), que la surface du substrat s'échauffe et se refroidit plus lentement que la couche d'air en contact avec la partie supérieure du peuplement (hauteur = 56 cm). Ainsi, entre 8 et 9h, le sol a conservé une partie de la chaleur de la journée précédente (29°C contre 27 à 28°C au sommet des cistes); par la suite, les valeurs thermiques de la matinée (29°C à 10h, 32°C à midi) sont légèrement inférieures à celles que nous avons relevées au même moment au sommet de la cistaie, alors que les rayons du soleil, déjà haut sur l'horizon, rencontraient toute l'épaisseur du feuillage (éclairement au sol entre 2000 et 2900 Lux de 10h à 12h, mesure sur Chauvin-Arnoux, cellule numéro 6705). A 13 heures, la température du sol atteint sa valeur la plus importante (33°C soit 2° d'écart avec le sommet des arbustes), correspondant au maximum d'éclairement (4200 Lux); en fin d'après-midi, la luminosité devient faible dans la cistaie (180 Lux à 19h, 10 Lux à 20h, contre 360 à découvert) et la température décroît plus vite au sommet du peuplement (24°C à 19h, 22° à 20h), qu'à la surface du sol (27 et 24°C).

B – La végétation muscinale

Malgré une litière peu épaisse, n'occupant globalement que 16,4% de la surface du sol (moyenne des maximums = 47%, 5% pour les minimums), le recouvrement muscinal est faible (moyenne des maximums

Numéro des échantillons :	1	2	3
Analyse granulométrique grossière (Eléments en % du poids)			
E > 25 mm 10 mm	4,78 1,96 1,35 5,12 6,24 80,52	7,94 13,42 20,31 14,69 43,62	0 0,37 2,94 10,45 7,99 78,23
Humidité (pour 100 g de terre séchée à l'air)	0,58	2,36	1,01
Perte au feu à 850°c (%) pH du sol sec (eau)	2,96 6,30	9, 71 6, 3 0	7,41 5,90
Capacité totale d'échange T (m.é./100g)	5,16 3,73 38,4	21,36 saturé 133,6	10,85 0,04 99,6
K+ Na+ Ca++ Mg++ Mn++	0,57 0,012 traces 0,75 0,10	0,30 0,55 18,60 9,02 0,067	0,45 0,47 7,80 2,05 0,042
C organique (%) N total (%)	0,86 0,05	3,87 0,12	3,07 0,17
C/N	17	32	18

Tableau A - Analyses pédologiques de l'horizon supérieur (5cm) de quelques cistaies xériques de Corse



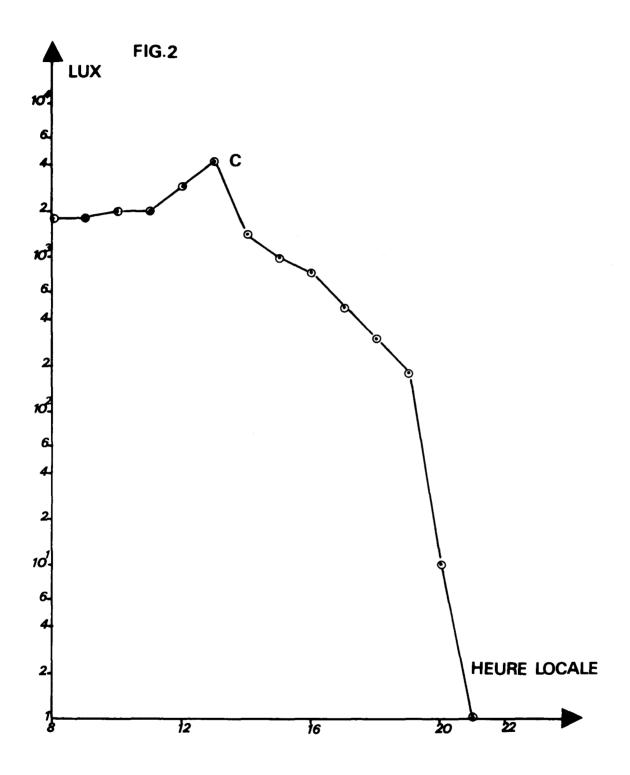


Fig. 1 et 2 - EVOLUTION DE LA TEMPERATURE (fig. 1) ET DE LA LUMINOSITE (fig. 2) DANS UN PEUPLEMENT PUR A CISTE DE MONTPELLIER (CATERAGGIO 9-VII-1974, INCLINAISON = O, ALTITUDE = O, EXPOSITION INDEFINIE).

Courbe A : au sommet des cistes - Courbes B et C : au sol sous les cistes

=: 62%, 5% pour les minimums, moyenne globale = 23,7 % sur 46,5 m2), tout comme dans la plupart des groupements végétaux du complexe des maquis. D'ailleurs, nous n'avons récolté en tout que 35 muscinées (moyenne globale = 3 par relevé, moyenne des maximums = 5, moyenne des minimums = 2), dont 7 sont présentes dans plus de 23% des relevés et constituent le fond de la végétation bryologique de ces cistaies.

Ainsi, Pleuridium subulatum II (24%)(1) et Rhynchostegium megapolitanum II (23,3%), rares dans les peuplements arborés à Ericacées, recherchent plus spécialement des milieux bien ensoleillés. Weisia viridula III (40,6%) et Pleurochaete squarrosa II (35,3%) trouvent ici des conditions écologiques se rapprochant de leur optimum, alors que Trichostomum brachydontium II (31,6%) et Scleropodium Touretii II (30,8%) font preuve d'une plus grande plasticité, puisqu'on les retrouve souvent dans les formations les plus denses. Enfin, Bryum bicolor II (30,8%), mousse commune à proximité des habitations, sur les dépôts d'ordures, dans les champs cultivés et les endroits incendiés, abonde aussi dans les cistaies xériques. Du point de vue biogéographique, les spectres (Tab. B) donnent des résultats voisins de ceux que nous avons présentés dans un travail récent (HEBRARD, 1977) consacré aux maquis secs dégradés à Ericacées et cistes : prédominance des éléments à vaste aire de répartition géographique (ensemble des cosmopolites = 34,3% des récoltes, holarctiques = 20%, euraméricaines = 11,4%) sur les taxons à affinités méditerranéennes (en tout 28,6%); fort pourcentage d'espèces de plaines (76,5%), avec toutefois moins d'acidophiles (26,5%).

2 – ETUDE BRYOSOCIOLOGIQUE DETAILLÉE

Nous avons tenté de définir dans ce chapitre un certain nombre d'unités bryosociologiques de rang inférieur (variantes), correspondant aux conditions écologiques générales des cistaies, en tenant compte des affinités des muscinées dominantes et de leur représentation dans les relevés.

A - Les cistaies récemment incendiées à Bryum bicolor et Funaria hygrometrica (Tab. I)

a) Conditions écologiques

Nous les avons observées jusqu'à 700 m d'altitude (165 m en moyenne), sur des pentes peu importantes (inclinaison de 0 à 45%, 5,5% en moyenne), surtout en exposition indéfinie (30% des relevés, 10% au N, 10% au SW), sur des roches métamorphiques (schiste = 50% des relevés, quartzite = 20%) ou sédimentaires (sables = 20%), plus rarement sur granit (10%).

Les parcelles choisies, incendiées 2 à 4 ans avant la date de relevé, portent des peuplements déjà denses (recouvrement aérien des arbustes : maximum = 90%, minimum = 20%, moyenne = 58% sur 48,5 m2) à Cistus monspeliensis L. dorninant, plus ou moins mêlé à Cistus salvifolius L. (rarement Cistus salvifolius + C. incanus L.).

La litière de feuilles de cistes, le plus souvent faible (recouvrement minimum = 5%), n'occupe en moyenne

Holarctiques (Hol. ou Hol. Med.) Euraméricaines (Euram.). Européennes (Eur.) Méditerranéennes (Med.). Méditerranéennes-Atlantiques (M.A.) Subméditerranéennes-Subatlantiques (SMSA). Cosmopolites+Subcosmopolites (Cosm. + Scosm.)	20,00% 11,43% 5,71% 2,86% 5,71% 20,00% 34,28%
Affinités altitudinales	
Planitaires (Plan.)	76,47% 23,52%
Affinités édaphiques	
Acidophiles (Ac.) Indifférentes (Ind.) Nitrophiles (Ni). Calcicoles (Ca.)	26,47% 55,88% 11,76% 5,88%

Tableau B : Spectre biogéographique de la strate muscinale, calculé à partir de la totalité des relevés de cistaies sèches

que 21% (maximum = 50%) de la surface du sol, dont la couche de cendres a été partiellement éliminée par ruissellement (HC1 - = 100% des relevés) et se retrouve agglomérée entre les rhizoides de Funaria hygrometrica et de Barbula convoluta, sous forme de fines particules et de petits fragments de charbon de bois.

⁽¹⁾ Entre parenthèses : présence en % des relevés.

Numéros des relevés : Surface (m²): Exposition : Inclinaison (%) : Altitude (m) : Recouvrement aérien de la strate IV (%) : Recouvrement litière (%) : Recouvrement muscinal (%) : Assise géologique : Réaction du sol à Hcl :	590 60 5	2 50 Ind. 5 70 30 20 20 Schi.	0 80 30 5	5	5 50 Ind. 0 0 20 5 60 Qtz.	6 25 Ind. 0 0 20 5 70 Qtz.	7 25 Ind. 0 265 90 40 5 Sb.	8 50 Ind. 0 0 70 5 5 Schi.	9 85 5W 45 30 60 40 5 55.	10 25 N 5 60 10 60 Schi.	Type	Type altitudinal	<u>Affinités</u> <u>édaphiques</u>
Espèces rudéroségétales et pyrophiles : Bryum bicolor Dicks. Funaria hygrometrica Hedw. Barbula convoluta Hedw. Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. Bryum erythrocarpum Schwaegr.	;· ;· ;					1.5°	: :	÷: :	: :	2.5° 4.5° 3.5	Cosm. Cosm. Hol. Cosm. Cosm.	Plan. Ind. Plan. Ind.	Ni. Ni. Ni. Ind. Ni.
Compagnes xérophiles largement répandues dans les stades de dégradat. Trichostomum brachydontium Bruch Pleuridium subulatum (Hedw.) Rabenh. Hymenostomum microstomum (Hedw.) R. Br. Weisja viridula Hedw. Pleurochaete squarrosa (Brid.) Lindb.		2.5			 3.5*	3.5	:	÷:	;·	: :	Cosm. Hol. Eur. Scosm. Hol. Méd.	Plan. Plan. Plan. Plan. Plan.	Ind. Ac. Ac. Ac. Ind.
Autres espèces : Phascum floerkeanum Web. et Mohr Anisothecium varium (Hedw.) Mitt. Tortula canescens Mont. Bryum capillare Hedw. ssp. torquescens (De Not.) Husn.	.· :	;· :	:	:	:	:	:	:	: ::	:	Eur. Hol. SMSA Cosm.	Plan. Ind. Plan. Plan.	? Ind. Ac. Ind.
Nombre d'espèces :	4	5	2	2	3	4	2	5	6	5			

TABLEAU I - VEGETATION MUSCINALE PYROPHILE DES CISTAIES SECHES DE CORSE APRES INCENDIE A BRYUM BICOLOR DICKS. ET FUNARIA HYGROMETRICA HEDW.

b) La végétation muscinale

Le recouvrement muscinal est faible en moyenne (24,5%) et n'atteint que rarement un maximum de 70% (relevé n° 6), en présence de colonies très sociales de Funaria hygrometrica ou Bryum bicolor; d'autre part, la bryostrate de ces formations est pauvre : 14 muscinées, à raison de 4 par relevé en moyenne (maximum = 6, minimum = 2).

On peut parler ici d'un stade «post incendie», caractérisé par Bryum bicolor V (100%), Funaria hygrometrica IV (80%) et Barbula convoluta II (30%), accompagnés de façon inconstante par Ceratodon purpureus I (10%) et Bryum erythrocarpum I (10%).

En région méditerranéenne et notamment en Corse, ces mousses sont favorisées par toutes sortes de pollutions et s'étendent avec le développement des activités agricoles, de l'urbanisation et du réseau routier. Elles tolèrent non seulement les apports organiques, mais également de fortes concentrations en éléments minéraux (sables maritimes et boues salées, comme par exemple en Camargue où elles s'approchent jusqu'à 10 m du niveau de la mer). En outre, elles fructifient abondamment chaque année et s'installent sur les cendres dès l'automne suivant l'incendie d'un maquis, à partir du moment où l'humidité du substrat est suffisante pour permettre la germination des spores.

Par la suite, lorsque la cistaie devient adulte, leur extension est freinée, en raison du développement de la strate herbacée (Brachypodium ramosum (L.) R. et S., Vulpia sciuroides Gmel., Aira cupaniana Guss.) et de l'implantation de bryophytes xérophiles, répandus dans les stades de dégradation des maquis (Trichostomum brachydontium II (40%), Weisia viridula II (20%), Hymenostomum microstomum II (20%), Pleuridium subulatum II (20%) et capables de supporter, en état d'anhydrobiose, un léchage superficiel par les flammes; nous signalerons enfin quelques raretés comme Phascum floerkeanum et Tortula canescens I (10%).

Localisation géographique des relevés (Tab. I) N° 1 (2-18474): 2,3 km après Pancheraccia, vers Pietra-Serena (C.M.); n° 2 (2-21374): 4 km après le gué, vers Antisanti, par Aleria (C.M.); n° 3 (15-22375): 1,4 km après Tiuccia, vers Sagone (C.M. + C.S.); n° 4 (6-21374): 9 km après Antisanti, vers Vezzani (C.M.); n° 5 (7-21374): 1 km après Vadina, vers Maison-Pieraggi (C.M. + C.S.); n° 6 (7-21374a): 1 km après Vadina, vers Maison-Pieraggi (C.M.); n° 7 (2-6474): 11 km après le croisement de Cateraggio, vers Tallone (C.M.); n° 8 (27-473): 3 km après Prunete, vers Bastia (C.S. + C.I.); n° 9 (3-6573): point 76 près de la pointe d'Arena (C.M.); n° 10 (2-13573b): à 1,5 km de Rospigliani, par Noceta (C.M. + A.U.).

B - Variante à Pleuridium subulatum (Tab. II)

a) Conditions écologiques

Nos relevés ont été effectués à une altitude moyenne de 116 m (maximum = 490 m), dans des stations peu

inclinées (1,6% en moyenne, minimum = 0%, exposition indéfinie = 75% des relevés), plus rarement sur les flancs chauds et secs de basses montagnes (maximum d'inclinaison = 10%, expositions W + SW = 25% des relevés), au niveau de formations à *Cistus monspeliensis* L. dominant, implantées en majeure partie sur des roches ignées (granit = 66,6% des relevés, granulite = 8,3%, schiste = 16,6%, sable = 8,3%, HC1 = 100%).

Notons également que les valeurs correspondant au recouvrement des arbustes (maximum = 90%, minimum = 30%, moyenne = 57,5% pour une surface moyenne de 37 m2) et de leur litière (maximum = 70%, minimum = 5%, 24,6% en moyenne) sont comparables à celles de la variante précédente.

b) La végétation muscinale

Du point de vue de la bryoflore, la variante à *Pleuridium subulatum* est une des plus pauvres, avec un total de 11 muscinées (maximum = 4 par relevé, minimum = 2, moyenne = 3), dont le recouvrement (16,6% en moyenne) n'atteint que rarement 50% de la surface de relevé (minimum = 5%).

Pleuridium subulatum V (100%) montre une préférence pour les formations arbustives xérophiles sur substrat siliceux acide; on le rencontre surtout dans les cistaies et maquis bas dégradés à cistes, mais il peut tolérer à l'occasion une teneur en eau du substrat beaucoup plus élevée, puisqu'on le retrouve dans les biotopes temporairement humides de la région méditerranéenne; nous pouvons signaler à ce propos un comportement comparable pour Cheilothela chloropus, qui abonde dans le domaine de l'Isoetion, mais apparait quelquefois dans les cistaies sèches, comme le montrent les relevés suivants:

No de relevé	12-2475	9-6474
Surface (m2)	50	100
Exposition	Ind.	S
Inclinaison (%)	0	5
Altitude (m)	272	560
Recouvrement aérien strate IV(%).	40	70
Recouvrement litière (%)	0	10
Recouvrement muscinal (%)	70	50
Assise géologique	Gru.	Schi.
Réaction à HC1	_	_
Cheilothela chloropus (Brid.)Lindb.	2.5	2.5
Pleurochaete squarrosa (Brid.)Lindb.	4.4	3.4

Tableau C: cistaies sèches de Corse à Cheilothela chloropus: No 12-2475 : col de la croix, entre Porto et Galeria (C.M.); no 9-6474 : 2 km après Tallone, vers Zallana (C.M.).

Enfin, les autres bryophytes, compagnes xérophiles du complexe des maquis sont les plus nombreuses, en particulier *Pleurochaete squarrosa* III (50%) et *Weisia viridula* II (33,3%), alors que *Trichostomum brachydontium* I (16,6%), *Rhynchostegium megapolitanum* I (16,6%) et *Scleropodium Touretii* I (8,3%) sont plus discrètement représentés, ainsi que l'ubiquiste *Bryum capillare* II (25%).

Numéros des relevés Surface (m²): Exposition: Inclinaison (%): Altitude (m): Recouvrement aérien de la strate IV (%) Recouvrement litière (%): Recouvrement muscinal (%): Assise géologique: Réaction à Hcl:	1 10 Ind. 0 40 70 70 10 Schi.	2 5 Ind. 0 0 50 10 10 Gra.	3 50 Ind. 0 20 50 10 10 Gra.	0 50 10 10	5 50 Ind. 0 0 60 10 10 Gra.	6 25 W 5 460 80 70 5 Gra.	7 50 W 5 120 60 10 50 Gru.	0 80 5 1 0	6 490 90 7 0 1 0	10 4 Ind. 0 240 40 10 40 Gra.	11 50 Ind. 0 0 30 10 25 Gra.	12 50 SW 10 20 80 10 10	Type biogeographique	Type altitudinal	Affinités édaphiques
Espèces xérophiles des cistaies et maquis bas dégradés à cistes : Pleuridium subulatum (Hedw.) Rabenh. Rhynchostedium megapolitanum (Web. et Mohr) B.S.G	÷·	1.5	1.5	1.5	· .	÷.	1.5*	··	÷.	÷.	÷.	÷·	Hol. SMSA	Plan. Plan.	Ac. Ind.
Compagnes des maquis et de leurs stades de dégradation :															
Pleurochaete squarrosa (Brid.) Lindb. Weisia viridula Hedw. Trichostomum brachydontium Bruch Scleropodium Touretii (Brid.) L. Koch	֥	:	:	:	:	;· :	3.4	:· :	1.4	1.4 2.5	:	1.3	Hol. Méd. Scosm. Cosm. Euram.	Plan. Plan. Plan. Plan.	Ind. Ac. Ind. Ac.
Espèces rudéroségétales et pyrophiles :															}
Pryum bicolor Dicks.		+*								. •	•	•	Cosm.	Plan.	N:.
Autres_espèces_:													1		
Bryum capillare Hedw. Bryum capillare ssp. torquescens (De Not.) Husn. Barbula fallax Hedw. Fissidens bryoides Hedw. ssp. incurvus (Röhl.) Bertsch.	:	:	÷·	;· :	÷.	:	:	֥	:	:	2.4	;.	Cosm. Cosm. Hol. Euram.	Ind. Plan. Plan. Plan.	Ind. Ind. Ind. Ac.
Nombre d'espèces :	3	2	3	3	3	2	3	3	3	4	3	3		•	

TABLEAU II - VEGETATION MUSCINALE DES CISTAIES XERIQUES DE CORSE : VARIANTE A PLEURIDIUM SUBULATUM (HEDW.) RABENH.

Localisation géographique des relevés (Tab. II).

N° 1 (15-10476): au-dessus de la marine de Centuri, vers le nord (C.M.); n° 2 (9-20375): 6,5 km après Figari, vers Sartène (C.M.); n° 3 (11-20375): 500 m après le croisement de Sartène, vers Gianuccio (C.M.); n° 4 (17-22375): 500 m après Sagone, vers Cargèse (C.M.); n° 5 (18-22375): 6,7 km après Sagone, vers Cargèse (C.M.); n° 6 (6-25375): 17,7 km après Cargèse, vers Piana (C.M.); n° 7 (3-1475): 5,2 km après Porto, vers Galeria (C.M.); n° 8 (1-6475): 7,6 km après Ajaccio, vers la Parata (C.M.); n° 9 (3-21374): 10 km après le gué, vers Antisanti, par Aleria (C.M.); n° 10 (12-31-374): désert des Agriates, 4 km après Casta, vers Saint-Florent (C.M.); n° 11 (3-7474): à 13 km de Bonifacio, par Porto-Vecchio (C.M.); n° 12 (3-29473): pointe de Piedicedro, près de Casaperta (C.M.)

C - Variante à Rhynchostegium megapolitanum (Tab. III)

a) Conditions écologiques

Nos investigations ont été menées dans des conditions peu différentes de celles de la variante à *Pleuridium subulatum*, surtout en ce qui concerne l'inclinaison (maximum = 10%, minimum = 0%, 2,9% en moyenne), la composition phytosociologique (*Cistus monspeliensis* L., *C. salvifolius* L., avec parfois *Spartium junceum* L.) et l'importance du couvert arbustif (recouvrement aérien maximum = 90%, minimum = 30%, 60,8% en moyenne sur 47,1 m2).

Par contre, l'altitude est un peu plus élevée (maximum = 625 m, moyenne = 267 m), l'exposition varie de façon plus importante (NE + NW + E = 25% des relevés, W + S + SE = 25%, indéfinie = 50%), alors que la litière n'occupe qu'une place restreinte (recouvrement maximum = 30%, minimum = 5%, 7.9% en moyenne). Pour ce qui est de la répartition des relevés en fonction de la roche mère, les données sont voisines de celles de la première variante : 58.3% des relevés sur schiste, 16.6% sur granit (16.6% sur granulite et rhyolite, 8.3% sur sable, HC1 - = 91.6% des relevés).

b) La végétation muscinale

Elle diffère peu de celle de la variante à *Pleuri-dium subulatum* (en tout 14 espèces, maximum = 5 par relevé, minimum = 2, moyenne = 3, recouvrement muscinal maximum = 60%, minimum = 5%, 20,8% en moyenne), si ce n'est par l'absence totale de cette mousse, remplacée ici par *Rhynchostegium megapolitanum* V (100%).

Ainsi, nous retrouvons Pleurochaete squarrosa III (58,3%), Weisia viridula III (50%), Scleropodium Touretii II (33,3%) et Trichostomum brachydontium I (16,6%), avec toutefois un plus grand nombre d'espèces pyrophiles (Bryum bicolor I (8,3%), Ceratodon purpureus I (8,3%) et d'ubiquistes: Bryum capillare I (16,6%), Hypnum cupressiforme I (8,3%), Tortula ruralis I (8,3%).

Localisation géographique des relevés (Tab. III).

Nº 1 (6-14476): 2,6 km après Barcaggio, vers Camera (C.M.); nº 2 (4-14476): 3,3 km après Ersa, vers Tollari (C.M. + L.S.); nº 3 (5-21375): col de Coralli, entre Figari et Sartène (C.M.); nº 4 (18-21375): Stillicione, entre Sollacaro et Aquadoria (C.M.); nº 5 (21-22375): 11 km après Sagone, vers Cargèse (C.M.); nº 6 (16-1475): à 4 km de Galeria, au croisement de Calvi (C.M.); nº 7 (4-21374): 1 km après Antisanti, vers Rospigliani (C.M.); nº 8 (5-21374): 6,2 km après Antisanti, vers Vezzani (C.M.); nº 9 (1-26374): 28 km après Cateraggio, vers le pont d'Altiani (C.M. + S.J.); nº 10 (6-2474): 5 km après Erbajolo, vers Corté (C.M.); nº 11 (4-4474): 8,2 km après le croisement de Corté, vers Pancheraccia (C.M. + S.J.); nº 12 (11-473): Prunete, près du littoral (C.S.).

D - Variante à Weisia viridula (Tab. IV).

a) Conditions écologiques

Les relevés correspondant à cette variante ont été effectués dans des conditions d'altitude (maximum = 460 m, 127 m en moyenne) et d'inclinaison (maximum = 10%, minimum = 5%, 5,6% en moyenne) proches de celles des unités précédentes, sous couvert de Cistus monspeliensis L. (recouvrement aérien maximum = 90%, minimum = 30%, 67,5% en moyenne sur 50 m2) et en présence d'une litière faible (recouvrement maximum = 80%, minimum = 5%, 23,7% en moyenne).

D'autre part, nous l'avons rencontrée, tant en ubac (NE + E = 50% des relevés) qu'en adret (S + SE = 50%), principalement sur des assises schisteuses (87,5% des relevés, seulement 12,5% sur granit) plus ou moins décomposées (HC13 + = 12,5% des relevés).

b) La végétation muscinale

C'est au niveau de la variante à Weisia viridula que le recouvrement muscinal atteint les valeurs les plus basses (maximum = 40%, minimum = 5%, 13,7%en moyenne), vraisemblablement en raison de l'altération du substrat (ravinement intense pendant les pluies); d'ailleurs, la bryostrate renferme peu d'espèces (en tout 11, maximum par relevé = 5, minimum = 2, moyenne = 3). Pleuridium subulatum et Rhynchostegium megapolitanum manquent, alors que Weisia viridula V (100%), presque toujours associé à Trichostomum brachydontium IV (62,5%) a une forte présence mais n'occupe jamais une surface importante. Ces mousses, à répartition mondiale vaste, sont communes dans les plaines de la région méditerranéenne et sont accompagnées ici par Pleurochaete squarrosa II (25%), Bryum bicolor II (37,5%), Bryum capillare ssp torquescens II (25%), auxquelles s'adjoignent parfois des espèces très xérophiles comme Pottia starkeana I (12,5%), Fossombronia caespitiformis I (12,5%) et Camptothecium aureum I (12,5%).

Numéros des relevés : Surface (m2) : Exposition : Inclinaison (%) : Altitude (m) : Recouvrement aérien de la strate IV (%) : Recouvrement litière (%) Recouvrement muscinal (%) : Assise géologique : Réaction à Hcl :	1 50 Ind. 0 100 30 5 20 Schi.	2 50 Ind. 0 140 60 5 60 Schi.	3 25 Ind. 0 200 50 5 20 Gru.	4 50 Ind. 0 100 90 5 50 Gra.	5 50 W 0 40 60 5 10 Gra.	6 50 Ind. 0 40 80 30 40 Rhy.	7 100 SE 10 625 90 5 5 Schi.	8 50 NW 10 620 70 5 5 5 Schi.	5 230 40 5 10	10 50 Ind. 0 570 60 5 5 Schi. 2+	11 40 NE 5 540 40 5 5 Schi.	12 10 E 5 0 60 5 20 Sb.	<u>TYPe</u> blogéographique	Type altitudinal	Affinités édaphiques
Espèces xérophiles des cistaies et maquis bas dégradés à cistes : Rhynchostegium megapolitanum (Web. et Mohr) B.S.G	+	•	•	+	1.3	•	+	+	•	+	•	٠٠	SMSA	Plan.	Ind.
Compagnes des maquis et de leurs stades de dégradation : Pleurochaete squarrosa (Brid.) Lindb. Weisia viridula Hedw. Scleropodium Touretii (Brid.) L. Koch Trichostomum brachydontium Bruch	†• 1.5	3.4 +* 2.4	3.4	3.4	÷. •	3.4	:	•	1.5	:	1.5*	:	Hol. Méd. Scosm. Euram. Cosm.	Plan. Plan. Plan. Plan.	Ind. Ac. Ac. Ind.
Espèces rudéroségétales et pyrophiles : Bryum bicolor Dicks. Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	:	:	•	:	:	:	:	;	•	:	:	÷·	Cosm.	Plan. Ind.	Ni. Ind.
Expèces ubiquistes : Bryum capillare Hedw. Hypnum cupressiforme Hedw. Tortula ruralis (Hedw.) Gaertn. Meyer et Scherb.	:	:	1.5	•	:	:	:	:	:	:	• •	2.5*	Cosm. Cosm. Cosm.	Ind. Ind. Ind.	Ind. Ind. Ind.
Autres espèces : Bryum capillare Hedw. ssp. torquescens (De Not.) Husn. Hymenostomum tortile (Schwaegr.) B.S.G. Didymodon trifarius (Hedw.) Röhl. Tortella flavovirens (Bruch) Broth.	:	:	•	:	•	:	:	;· :		: :	:	:	Cosm. SMSA Euram. M.A.	Plan. Plan. Plan. Plan.	Ind. Ca. Ind. Ind.
Nombre d'espèces :	5	. 5	4	3	3	3	2	4	4	2	3	3	1		ļ

TABLEAU III - VEGETATION MUSCINALE DES CISTAIES XERIQUES DE CORSE : VARIANTE A RHYNCHOSTEGIUM MEGAPOLITANUM (WEB. ET MUHR) B.S.G.

		Schi.	Schi.	10 Gra.	5 10 Schi. 3+	5 40 Schi.	5 5 Schi.	Type biogéoga	Type altitu	<u>Affini</u> <u>édaphi</u>
2.5	+ · · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	** *	+· • •	1.5*	1.5 :	3.5*	+* • • •	Scosm. Cosm. Hol. Méd. Euram. SMSA SMSA	Plan. Plan. Plan. Plan. Plan. Plan.	Ac. Ind. Ind. Ac. Ind. Ind.
; .	:	•	֥	:	÷·	:	··	Cosm. Hol.	Plan. Plan.	Ni Ni
:		:	:			:	· · ·	Cosm. Méd. SMSA	Plan. Plan. Plan.	Ind. Ind. Ca.
	2.5	2.5 +	2.5 + + + + + + + + + + + + + + + + + + +	2.5 + + · · · · · · · · · · · · · · · · ·	*	3+ 2.5 + + 1.5	3+ 3+ 3+	3+ 2.5 + + 1.5 + 1.5	3+ 3+ 2.5 + + 1.5 + 3.5 + Scosm. Cosm. Hol. Méd. Euram. SMSA SMSA - + + + + + + Cosm. Hol. Cosm. Hol.	3+ 3+ 2.5 + + 1.5 + 3.5 + Scosm. Plan.

TABLEAU IV - VEGETATION MUSCINALE DES CISTAIES XERIQUES DE CORSE : VARIANTE A WEISIA VIRIDULA HEDW.

Localisation géographique des relevés (Tab. IV).

Nº 1 (4-20476): 3,7 km après La Vasina, vers Brando (C.M.); nº 2 (13-16476): 7,7 km après marine de Sisco, vers la marine de Meria (C.M.); nº 3 (5-14476): 4,9 km après Ersa, vers Tollari (C.M.); nº 4 (4-19375): 6 km après Linguizetta, vers Alistro (C.M.); nº 5 (10-31374): à 2,8 km d'Ile Rousse, par Saint-Florent (C.M.); nº 6 (1-18474): 1,2 km après le croisement de Corté, vers Pancheraccia (C.M. + S.J.); nº 7 (2-22374): 2 km après le croisement de Poggio di Nazza, vers Pietra-Pola (C.M.); nº 8 (4-6474): 14 km après le croisement de Cateraggio, vers Tallone (C.M.).

E – Variante à Scleropodium Touretii (Tab. V).

a) Conditions écologiques

Les relevés correspondent ici à des stations peu inclinées (maximum = 10%, minimum = 0%, 3,8% en moyenne), vers 236 m d'altitude en moyenne (maximum = 650 m), plutôt situées en exposition chaude et sèche (W = 55,5% des relevés, indéfinie = 22,2%, N + NE = 22,2%); le peuplement arbustif, dominé par le ciste de Montpellier (rarement par *Cistus incanus*: nº 1), présente encore une sociabilité aérienne forte (recouvrement maximum = 90%, minimum = 30%, moyenne = 62,2% sur 50m2), alors qu'au contraire, la litière est peu importante (recouvrement maximum, minimum et moyen = 5%). Enfin, nos observations ont été réalisées en grande partie sur des granits et des rhyolites (77,7% des relevés, HC1 - = 100%), parfois sur des schistes (22,2%).

b) La végétation muscinale

C'est au niveau de la variante à Scleropodium Touretii, que nous avons noté les valeurs les plus élevées du recouvrement muscinal (en moyenne 42,8% de la surface de relevé, soit 1,7 à 3 fois plus que pour les variantes précédentes, au maximum 90%, au minimum 5%), peut-être en raison de l'absence presque complète de litière, mais aussi d'une plus grande stabilité du sol; en outre, le nombre total d'espèces est égal à 15, avec seulement 3 muscinées par relevé, en moyenne (maximum = 6, minimum = 2).

Sur le plan de la bryoflore, on remarque l'absence de plusieurs taxons xérophiles, en corrélation avec une bonne représentation de *Scleropodium Touretii* V (100%). Cette Brachytheciacée intervient d'ailleurs pour une part notoire dans le recouvrement cryptogamique de certains relevés, dont sont exclus (n° 2 et 5) *Pleurochaete squarrosa* II (33,3%) et *Trichostomum brachydontium* II (22,2%), qui s'avèrent capables de concurrencer *Scleropodium Touretii* (n° 1, 6 et 8), tout comme les ubiquistes *Bryum capillare* II (33,3%) et *Hypnum cupressiforme* II (22,2%).

Localisation géographique des relevés (Tab. V). Nº 1 (4-672) : à 3,8 km du col Saint-Georges, par Ajaccio (C.I.) ; nº 2 (9-21375) : à 5,3 km de Sartène, par Figari (C.M.); nº 3 (20-21375): 2,4 km après le croisement de Porto-Pollo, vers Coti-Chiavari (C.M.); nº 4 (2-26375): 1,2 km après le croisement de Tiuccia, vers Casaglione (C.M.); nº 5 (5-26375): 5,5 km après le croisement de Tiuccia, vers Casaglione (C.M.); nº 6 (18-1475): Galeria, près du port (C.M.); nº 7 (2-13474): à l'entrée de Pancheraccia, par Casaperta (C.M.+S.J.); nº 8 (5-17474): 6,2 km après le croisement de Casamozza, vers Chisa (C.M.); nº 9 (1-8573): Piedra-Chiolo, entre Aleria et Antisanti (C.M.).

Avant d'achever l'étude des cistaies, nous signalerons que les formations mixtes à *Prunus spinosa* L. et *Cistus monspeliensis* L., que l'on trouve localement, notamment dans la vallée du Tavignano, ont une bryoflore peu différente de celle des autres peuplements à cistes, comme le montrent les relevés suivants:

Nº de relevé	2-8573 50 SE 10 . 630 40 30 Schi.	1-11573 100 Ind. 0 - 60 30 Schi.
Espèces xérophiles des cistaies et maquis bas dégradés		
Rhynchostegium megapolitanum (Web. et Mohr) B.S.G	+•	•
Compagnes des maquis et de leurs stades de dégradation		
Scleropodium Touretii (Brid.) L. Koch Pleurochaete squarrosa (Brid.) Lindb	+ +	+ 2.4
Espèces ubiquistes		
Bryum capillare Hedw	2.5•	+•
(Hedw.) B.S.G	1.3	+
Hypnum cupressiforme (Hedw.) Tortula ruralis (Hedw.)	•	+
Gaertn. Meyer et Scherb	+	•
Autres espèces		
Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr) B.S.G	•	+
Principaux lichens*		
a) au sol		
Cladonia rangiformis Hoffm	+	2.2

^{*} Les lichens ont été déterminés par G. CLAUZADE, que nous remercions vivement.

Numéros des relevés : Surface (m²) : Exposition : Inclinaison (%) : Altitude (m) ; Recouvrement aérien de la strate IV (%) :	1 100 W 0 650 . 80	2 50 Ind. 0 280 60	3 50 W 5 200 80	4 50 W 5 60 30	5 25 W 5 220 60	6 50 W 5 0 80	7 20 N 10 400 90	8 25 Ind. 0 80 50	9 80 NE 5 - 30	ographigue	udinal	ités igues
Recouvrement muscinal (%) : Assise géologique : Réaction à Hcl :	90 Gra.	70 Gra.	10 Gra.	60 Gra.	50 Gra.	60 Rhy.	10 Schi.	3 0	Schi•	Type	Type	Affir edapt
Compagnes des maguis et de leurs stades de dégradation :											ł	1
Scleropodium Touretii (Brid.) L. Koch Pleurochaete squarrosa (Brid.) Lindb. Trichostomum brachydontium Bruch Fossombronia caespitiformis De Not.	4.3 2.4 •	3.3	÷.	:	3.3	2.4 2.5	1.5	2.4	÷ •	Euram. Hol. Méd. Cosm. SMSA	Plan. Plan. Plan. Plan.	Ac. Ind. Ind. Ind.
Espèces ubiquistes :											İ	
Bryum capillare Hedw. Hypnum cupressiforme Hedw.	:	:	••	:	+•	2.3	:	• •	•	Cosm.	Ind.	Ind.
Autres espèces :										1		}
Brachythecium rutabulum (Hedw.) B.S.G. Pterogonium gracile (Hedw.) Sm. Bartramia stricta Brid. Homalothecium sericeum (Hedw.) B.S.G. Oxyrrhynchium praelongum (Hedw.) Kindb. Gongylanthus ericetorum (Raddi) Nees Anthoceros laevis (L.) Prosk. Bryum capillare Hedw. ssp. torquescens (De Not.) Husn. Tortella flavovirens (Bruch) Broth.	:	2.5	1.5	3.3	:		+ • • •	· · ·	•	Cosm. Scosm. M.A. Euram. Hol. Méd. SMSA Hol. Méd. Cosm. M.A.	Ind. Plan. Plan. Ind. Plan. Plan. Plan. Plan. Plan. Plan. Plan.	Ind. Ind. Ac. Ind. Ac. Ac. Ac. Ind. Ind.
Nombre d'espèces :	3	2	4	2	2	6	3	5	2			1

TABLEAU V - VEGETATION MUSCINALE DES CISTAIES .XERIQUES DE CORSE : VARIANTE A SCLEROPODIUM TOURETII (BRID.) L. KOCH

Cladonia pyxidata (L.) Fr	•	+
Cladonia foliacea (Huds.) Schaer. var.		
alcicornis (Lightf.) Schaer	•	+
Cladonia fimbriata (L.) Fr	•	+
b) Sur branches de Prunus spinosa		
Evernia prunastri (L.) Ach	+	+
Physcia ascendens Bitter	+	•
Parmelia subaurifera Nyl	+	+
Parmelia quercina (Willd.) Vain	+	•
Parmelia carporrhizans Tayl	•	+
Lecidea parasema (Ach.) Ach	+	•
Lecanora chlarotera Nyl	+	•

Tableau D: mousses et lichens des formations mixtes à Prunus spinosa et Cistus monspeliensis (vallée du Tavignano):

Nº 2-8573 : Antisanti, à la sortie du village, à gauche de la route d'Aleria ; nº 1-11573 : rive gauche du Tavignano, au sud de Tromba.

III – LES PEUPLEMENTS A HALIMIUM HALIMIFOLIUM (Tab. VI)

a) Conditions écologiques

Les peuplements denses à Halimium halimifolium (L.) Willk. (recouvrement aérien des arbustes : maximum = 60%, minimum = 20%, moyenne = 48,7% sur 56,7 m2), apparaissent ça et là, à basse altitude (maximum = 20 m) sur le littoral corse, notamment dans les plaines de la côte orientale, où ils occupent des stations peu pentues (inclinaison maximum = 10%, minimum = 0%, 1,9% en moyenne) et bien ensoleillées (exposition indéfinie = 50% des relevés, W + SW = 25%, E = 25%).

Ils offrent un maximum de fréquence sur les arènes siliceuses (HC1 – = 100% des relevés) telles que les grès roses du Pliocène des environs d'Aleria et d'Ajaccio, ou les sables maritimes des arrière plages; du point de vue édaphique, l'analyse pédologique de la partie supérieure d'un de ces sols (Tab. E) montre qu'ils renferment une proportion considérable d'éléments fins (E<1mm = 81,8% du poids sec) et peu de matière organique.

Granulométrie grossière (éléments en % du poids sec)

E>25 mm	0
10 mm < E < 25 mm	0
5 mm < E < 10 mm	2,78
2 mm < E < 5 mm	9,59
1 mm < E < 2 mm	5,82
E < 1 mm	81,78
Humidité (pour 100g de terre séchée à l'air)	0,97
Perte au feu à 850°C (%)	5,78
pH du sol sec (eau)	6,30
Capacité totale d'échange T (m.é./100g)	8,28
Somme des cations échangeables S (m.é./100g).	7,39
Taux de saturation $\frac{100S}{T}$ (%)	89,25

Cations métalliques échangeables (m.é./10)()g	/10	é./	(m.	les	geab	échan	iues	métallio	Cations	(
---	------	-----	-----	-----	-----	------	-------	------	----------	---------	---

K+	0,35
Na+	0,02
Ca++	5,30
$Mg++\dots$	1,67
Mn++	0,05
C organique (%)	3,19
N total (%)	0,12
C/N	26

Tableau E: analyse de la partie supérieure du sol (5cm) dans un peuplement à *Halimium*, sur sable siliceux (nº 11-22375: 17km après Coti-Chiavari, vers Ajaccio).

b) La végétation muscinale

Ces formations sont très pauvres en bryophytes (en tout 11 espèces, maximum = 5 espèces par relevé, minimum = 1, moyenne = 2, recouvrement muscinal maximum = 70%, minimum = 5%, 20% en moyenne), du fait de la faible capacité de rétention de l'eau par le substrat et de sa mobilité sous l'action du vent, ce qui entraîne l'ensablement des protonémas ou des colonies de gamétophytes.

L'ubiquiste Bryum capillare IV (62,5%) semble toutefois s'accommoder de ces conditions défavorables, alors qu'apparaissent parfois Pleuridium subulatum II (37,5%), Trichostomum brachydontium, Weisia viridula et Scleropodium Touretii I (12,5%), ainsi que Bryum bicolor II (37,5%), Funaria hygrometrica ou Bryum erythrocarpum I (12,5%). En ce qui concerne les affinités des cryptogames (Tab. F.), on note un maximum (70%) des récoltes) d'espèces de plaine, à répartition géographique vaste (ensemble des cosmopolites = 72,7%) et près de 2 fois plus d'acidophiles que dans les cistaies.

Holarctiques (Hol.)	9,09% 9,09%
Subméditerranéennes - Subatlantiques (SMSA).	9,09%
Cosmopolites + Subcosmopolites	70 700
(Cosm. + Scosm.)	72,72%
Affinités altitudinales	
Planitaires (Plan.)	70,00%
Indifférentes (Ind.)	30,00%
Affinités édaphiques	
Acidophiles (Ac.)	45,45%
Indifférentes (Ind.)	27,27%
Nitrophiles (Ni.)	27,27%
Tableau F. : spectre biogéographique de la strate muse	cinale des

Localisation géographique des relevés (Tab. VI). Nº 1 (11-22375): 17 km après Coti-Chiavari, vers Ajaccio; nº 2 (27-7474): Bonifacio,, au croisement de Santa-Lucia et de la baie de San-Cypriano; nº 3 (6-473): bords de l'étang de Diane, près d'Aleria; nº 4 (21-473): arrière plage de Cateraggio; nº 5 (24-473): près de la plage de Tropica (environs d'Alistro); nº 6 (50-473): arrière plage de Casinca; nº 7 (3-5573): près de Suarella (Tavignano), pointe de Puntalone; nº 8 (46-473): 2 km après Cateraggio, vers Prunete.

peuplements à Halimium halimifolium.

Numéros des relevés : Surface (m2) : Exposition : Inclinaison (%) : Altitude (m) : Recouvrement aérien de la strate IV (%) : Recouvrement muscinal (%) : Assise géologique :	1 50 Ind. 0 0 60 20 Sb.	2 50 Ind. 0 0 40 5 Sb.	0 0 50 1 0	4 4 Ind. 0 0 60 30 Sb.M.	5 100 E 0 0 60 10 Sb.M.	6 50 Ind. 0 0 60 10 Sb.M.	7 50 SW 5 20 20 5 Sb•	8 50 W 10 5 40 70 Sb.	Type blodéographique	Type altitudinal	ífinités idaphiques
Réaction à Hcl :	-	-	-	-	-	-	-	-	तित्व 	⊬ ∞	71.01
Espèces xérophiles des cistaies et maquis bas dégradés à cistes :			,								
Pleuridium subulatum (Hedw.) Rabenh.	•	٠.					+•	2.5	Hol.	Plan.	Ac.
Compagnes des maquis et de leurs stades de dégradation .											
Trichostomum brachydontium Bruch Weisia viridula Hedw. Scleropodium Touretii (Brid.) L. Koch	:	:	:	:	:	:	÷.	4.3	Cosm. Scosm. Euram.	Plan. Plan. Plan.	Ind. Ac. Ac.
Espèces ubiquistes :											
Bryum capillare Hedw.	+*		1.5	2.5	1.5	1.5*			Cosm.,	Ind.	Ind.
Espèces rudéroségétales et pyrophiles :											
Bryum bicolor Dicks. Funaria hygrometrica Hedw. Bryum erythrocarpum Schwaegr.	:	:	:	: .	:	:	֥	÷:	Cosm. Cosm. Cosm.	Plan. Ind. ?	Ni Ni Ni
Autres espèces :									· · ·		
Bryum capillare Hedw. ssp. torquescens (De Not.) Husn. Gongylanthus ericetorum (Raddi) Nees Bryum alpinum With.	÷	÷*	:	:	:	:	:	1.5	Cosm. SMSA Scosm.	Plan. Plan. Ind.	Ind. Ac. Ac.
Nombre d'espèces :	1	2	1	3	1	2	4	5			

TABLEAU VI - VEGETATION MUSCINALE DES PEUPLEMENTS A HALIMIUM HALIMIFOLIUM DU LITTORAL CORSE

IV. - CONCLUSION

Les cistaies sèches de Corse, dont l'extension est favorisée par les incendies et travaux de défrichement, tendent à occuper une place de plus en plus importante, en particulier au niveau des stations peu pentues (moyenne globale d'inclinaison = 3,9%) et bien ensoleillées (45,4% des relevés en exposition indéfinie, 33,1% en adret), dans les plaines et basses montagnes (moyenne globale = 182 m), où elles colonisent des affleurements siliceux, d'origine magmatique (41,7% de l'ensemble des relevés), métamorphique (50,9%) ou sédimentaire (5,3%), sur lesquels s'individualisent des sols à horizon supérieur légèrement acide (HC1 — dans 95,8% des cas, pH moyen = 6,4) et pauvre en matière organique (entre 0,86 et 3,87% de carbone, 0,05 à 0,17% d'azote total).

La strate arbustive fournit une litière peu épaisse (en moyenne 16,4% de la surface du sol) et comporte entre autres Cistus salvifolius L., C. incanus L., Myrtus communis L., avec, comme principale dominante Cistus monspeliensis L., dont la vitalité est telle, qu'il constitue quelquefois des formations presque pures à fort recouvrement aérien (moyenne globale = 61,2% sur 46 m2).

La strate muscinale, composée surtout d'éléments à vaste aire de répartition géographique (cosmopolites + holarctiques + euraméricaines = 77,1% de nos récoltes), communs en plaine méditerranéenne (76,5% de planitaires) et peu sensibles à la nature du substrat (55,9% d'indifférentes, contre 26,5% d'acidophiles), est pauvre (en moyenne 3 espèces par relevé, pour un total de 35).

D'ailleurs, seules 7 bryophytes, intervenant pour la plus grande part dans le recouvrement muscinal (moyenne globale =23.7% de la surface) apparaissent dans plus de 23% des relevés.

Citons entre autres Pleuridium subulatum II et Rhynchostegium megapolitanum II, qui recherchent des biotopes secs et bien éclairés et deviennent rares dans les groupements denses arborés à Ericacées, mais également des compagnes largement disséminées dans le complexe des maquis (Weisia viridula III, Pleurochaete squarrosa II), qui trouvent dans les cistaies des conditions écologiques se rapprochant de leur optimum, alors que, Trichostomum brachydontium II et Scleropodium Touretii II montrent au contraire des exigences moins marquées à l'égard de l'éclairement et de l'humidité édaphique ; quant à Bryum bicolor II, sa bonne représentation est ici en relation avec un accroissement des incendies et pollutions diverses. D'autre part, quelques unités de rang inférieur ont été définies au sein du complexe bryosociologique des cistaies sèches, en tenant compte des affinités écologiques des principaux taxons:

- Variante I: cistaies récemment incendiées, jusqu'à 700 m d'altitude, parfois en pente raide (maximum d'inclinaison \pm 45%, 5,5% en moyenne), le plus

souvent en exposition indéfinie (80% des relevés), sur roche mère métamorphique (70% des relevés). Recouvrement de la litière (moyenne = 21% de la surface) et de la bryostrate (24,5%), assez important. Maximum d'espèces rudéroségétales et pyrophiles, avec surtout Bryum bicolor V, Funaria hygrometrica IV et Barbula convoluta II, auxquels s'adjoignent Pleuridium subulatum II, Trichostomum brachydontium II, Weisia viridula II, Hymenostomum microstomum II; noter l'absence de Scleropodium Touretii et des ubiquistes.

- Variante II à *Pleuridium subulatum*: jusqu'à 490 m d'altitude, en pente faible (moyenne = 1,6%) et exposition indéfinie (75% des relevés), sur roche mère ignée (75% des relevés).

Recouvrement de la litière assez important (moyenne = 24,6% de la surface), faible pour la strate muscinale (16,6%); présence élevée de Pleuridium subulatum V Pleurochaete squarrosa III et Weisia viridula II, négligeable pour Trichostomum brachydontium I, Scleropodium Touretii I, Rhynchostegium megapolitanum I; peu de pyrophiles (Bryum bicolor I) et d'ubiquistes (Bryum capillare II).

- Variante III à Rhynchostegium megapolitanum : jusqu'à 625 m d'altitude, en pente faible (2,9% en moyenne) et exposition variable (indéfinie = 50% des relevés, froide = 25%, chaude = 25%), sur schiste (58,3% des relevés) ou granit (33,3%). Recouvrement faible pour la litière (7,9 % de la surface en moyenne), assez important pour la strate muscinale (20,8 %). Présence forte pour Rhynchostegium megapolitanum V, Pleurochaete squarrosa III et Weisia viridula III, plus faible pour Scleropodium Touretii II, Trichostomum brachydontium I, les ubiquistes (Bryum capillare, Hypnum cupressiforme, Tortula ruralis : I) et les pyrophiles (Bryum bicolor, Ceratodon purpureus : I), absence de Pleuridium.

- Variante IV à Weisia viridula : jusqu'à 460 m d'altitude, en inclinaison peu importante (5,6 % en moyenne), aux adrets (50 % des relevés), comme aux ubacs (50 %), surtout sur schiste (87,5 % des relevés).

Litière assez importante (moyenne = 23,7 % de la surface) et recouvrement muscinal peu élevé (13,7%); présence forte pour Weisia viridula V et Trichostomum brachydontium IV, plus faible pour Pleurochaete squarrosa II, Scleropodium Touretii I, Pottia starkeana I, Fossombronia caespitiformis I et certaines pyrophiles (Bryum bicolor, Barbula convoluta); absence des ubiquistes et de Pleuridium.

- Variante V à Scleropodium Touretii: jusqu'à 650 m d'altitude, en pente faible (moyenne = 3,8 %) et exposition chaude (W = 55,5 % des relevés, indéfinie = 22,2 %), surtout sur granit (66,6 % des relevés).

Recouvrement muscinal supérieur à celui des variantes précédentes (moyenne =42.8% de la surface) et litière très faible (recouvrement moyen =5%);

Scleropodium Touretii V est parfois concurrencé par Pleurochaete squarrosa II, Trichostomum brachydontium II et les ubiquistes (Bryum capillare II, Hypnum cupressiforme II), enfin, Weisia, Pleuridium, Rhynchostegium et les pyrophiles font défaut. Quant aux formations à Halimium halimifolium, qui prospèrent en terrain plat, elles recherchent les couches sableuses près des côtes et sont pauvres en muscinées (en tout 11 espèces: Bryum capillare IV, Pleuridium subulatum II, Bryum bicolor II), peut-être en raison de la trop grande perméabilité du substrat et de sa mobilité sous l'action du vent.

Abréviations utilisées :

- Dans les tableaux de relevés, un point placé à droite du chiffre de la sociabilité indique que l'espèce est fructifiée.
- Assise géologique: Gra. = granit, Gru. = granulite,
 Qtz. = quartzite, Rhy. = rhyolite, SbM = sable
 maritime, Sb. = sable siliceux, Schi. = schiste;
 HCl- = réaction négative du sol au contact d'HCl 1/2,
 HC12 + = réaction moyenne, HCL3 + = réaction forte.
- Hauteur des strates : IV = 50 cm à 1 m ; principaux arbustes :
 A.U. = Arbutus unedo, C.I. = Cistus incanus, C.M. = Cistus monspeliensis, C.S. = Cistus salvifolius, L.S. = Lavandula stoechas, S.J. = Spartium junceum.

BIBLIOGRAPHIE

- Allorge (P.) 1926.- Les muscinées, histoire du peuplement de la Corse. Etude biogéographique. Bull. Soc. Sc. Hist. et Nat. de Corse: 247-250.
- Bischler (H.) et Jovet-Ast (S.) 1973.- Les hépatiques de Corse, énumération, notes écologiques et biogéographiques. Rev. Bryol. et Lichén. 39, 1:43-153
- Bottini (A.) 1886.- Ricerce briologiche nell'isola d'Elba con una nota sul *Fissidens serrulatus* Bridel. Tesi di laurea in scienze naturali, Pisa Nistri éd.: 1-46.

- Bottini (A.) 1903.- Sulla flora briologica dell' arcipelago toscano. Bull. Soc. Bot. italiana, 9, 1:3-18.
- Bottini (A.) 1907.- Sulla briologia delle isole italiane. Webbia di U Martelli, II: 345-402.
- Camus (F.) 1902.- Muscinées recueillies en Corse en mai et juin 1901. Bull. Soc. Bot. France, 48: 151-174.
- Cortini (C.) (1963).- Per una flora dell'isola di Montecristo, i muschi raccolti da A. Chiarugi nel maggio del 1957. Giorn. Bot. italiano, 70:633-637.
- Cortini (C.) 1964.- Studio floristico e fitogeografico dei muschi della foresta di Pixinamanna (Sardegna meridionale). Webbia, 19:455-490.
- Cortini (C.) 1965.- Ulteriori osservazioni sui muschi della foresta di Pixinamanna (Sardegna meridionale), con descrizione di una nuova varieta di *Thamnium alopecurum*, Webbia, 20:707-710.
- Fleischer (M.) 1893.- Contribuzione alla briologia della Sardegna. *Malpighia* 7, 7:1-32.
- Fleischer (M.) 1893.- Contribuzione alla briologia della Sardegna. *Malpighia* 7, 7-8: 313-344.
- Hébrard (J.P.) 1974.- Données sur la végétation cryptogamique du complexe des maquis dans la vallée du Tavignano (Corse). Document D.G.R.S.T. ronéotypé: 1-12.
- Hébrard (J.P.) 1975.- Documents pour une étude comparée de la végétation bryologique des cistaies et maquis dégradés humides de Provence cristalline et du littoral corse oriental. *Lindbergia*, 3, 1-2:93-105.
- **Hébrard (J.P.)** 1976.- Contribution à l'étude de la végétation muscinale de quelques formations du maquis corse. *Rev. Bryol. et Lichén.*, 42, 2: 693-709.
- Hébrard (J.P.) 1977.- Contribution à l'étude de la végétation muscinale du complexe des maquis en Corse : les maquis dégradés à Ericacées et les talus siliceux limitrophes. *Doc. Phytosoc. Lille*, I : 143-158.
- Venturi (G.) et Bottini (A.) 1884.- Enumerazione critica dei muschi italiani. Varese, Ferri di Maje Malnati éd.: 1-79.

Nature des périodes de repos des bourgeons de jeunes plants issus de semis ou de boutures, chez Olea europaea L.

Ahmad ISTANBOULI * Pierre NEVILLE

RESUME

Chez l'olivier (Olea europaea L. cultivar picholine), les bourgeons des jeunes plants issus de semis ou de boutures peuvent présenter des périodes de repos. Pour les plantes cultivées en conditions naturelles, le repos intervient pendant la saison froide. En conditions contrôlées, on peut provoquer le repos des bourgeons par une carence en sels minéraux. Quelle que soit la cause de ce repos, la croissance des bourgeons peut toujours être rétablie rapidement soit en augmentant la température au-dessus de 20° C pour les plantes cultivées en conditions naturelles pendant la saison froide (transfert dans une serre), soit en arrosant avec une solution minérale les plantes carencées. Les périodes de repos des jeunes plants d'olivier correspondent donc à une quiescence et non à une dormance. Les conséquences pratiques de cette situation sont discutées.

ABSTRACT

In olive-tree (Olea europaea L. cultivar picholine), the buds of young plants born of seeds or cuttings may to show rest periods. As for the plants cultivated in natural conditions, the rest takes place during the cold season. In controlled conditions, it is possible to cause the bud rest by a mineral salt deficiency. Whatever rest cause, the bud growth may always to be rapidly restored, whether by increasing the temperature above 20°C for the plants cultivated in natural conditions during the cold season (transfer in green-house), or with watering by a mineral solution the deficient plants. Consequently, the rest periods of the young olive-tree plants correspond to aquiescence and not to a dormancy. The pratical consequences of this situation are discussed.

Nous avons montré ailleurs que l'embryon, dans la semence d'olivier fraîchement récoltée, présentait une dormance plus ou moins forte (ISTANBOULI et NE-VILLE, 1977 b).

L'embryon de cette espèce pouvant être le siège d'une véritable dormance, il était intéressant de savoir si ses bourgeons présentaient ou non un tel phénomène de dormance lors de leur période de repos. A part l'étude de HARTMANN (1953) réalisée en Californie, et basée sur l'accroissement en épaisseur du tronc, qui conclut à une dormance discrète pendant les mois

d'hiver chez cette espèce, aucun travail, à notre connaissance, n'apporte de résultats concernant les bourgeons. Nous avons donc été amené à aborder l'étude expérimentale de cette question.

I. - MATERIEL ET METHODES

Nous avons utilisé soit des boutures de rameaux de plantes adultes âgées d'environ 2 ans (1), soit des jeunes plantes âgées de 1 à 2 ans que nous avons obtenues de semis de graines ou d'embryons réalisés in vitro, (ISTANBOULI et NEVILLE, 1974, 1977 a, b, c et d). Ce travail porte uniquement sur le cultivar picholine.

En ce qui concerne le problème posé, les boutures ou les jeunes plantes nous ont donné des résultats à peu près similaires. La seule différence importante a été introduite par la floraison, parfois massive, des boutures placées dans les conditions naturelles. Les jeunes plantes, en toutes conditions, et les boutures, en conditions contrôlées, ne fleurissent pas. Les premières parce qu'elles sont encore en phase juvénile, les secondes parce que la formation des fleurs nécessite, chez cette espèce, une température voisine de 13° C (HARTMANN, 1953; HACKETT et HARTMANN, 1963) qui n'est jamais réalisée dans nos conditions de culture contrôlées. A cet égard, il convient de préciser les conditions de culture.

Les plantes sont placées dans des conteneurs en plastique, ou parfois des pots en terre, contenant de la terre de jardin, pour pouvoir être déplacées sans difficulté.

^(*) Laboratoire de Morphogenèse végétale – E.R. C.N.R.S. 161, Université d'Aix-Marseille III – Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, Rue Henri Poincaré – 13397 Marseille Cedex 4 – FRANCE.

⁽¹⁾ Nous tenons à remercier M. FADY, responsable de la section oléicole du CTGREF, au Tholonet (Bouches-du-Rhône), qui nous a fourni gracieusement ces boutures.

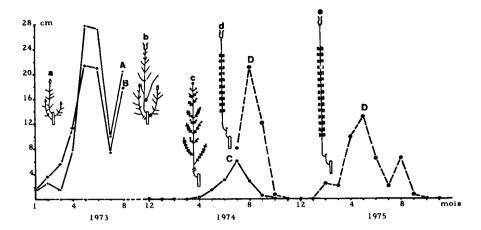


Fig. 1. — Elongation moyenne mensuelle (A, B, C et D) de boutures placées en conditions naturelles. a, b, c, d et e : schémas montrant l'état moyen des plantes, et les tailles (doubles traits) qu'elles ont subies, à chaque étape de l'étude. Les feuilles ne sont pas figurées, à part la paire terminale de façon schématique, pour marquer le caractère végétatif du bourgeon principal (a, b, d et e). Les petits cercles (c) représentent la floraison. Pour les détails voir le texte.

Les conditions que nous qualifions de naturelles correspondent aux conditions de plein air du jardin botanique de la Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, à Marseille. Les plantes sont soumises aux variations thermiques et photopériodiques naturelles. Par contre, l'arrosage, qui y est pratiqué, tend à atténuer l'effet éventuel de la période sèche estivale caractérisant le climat méditerranéen.

Les conditions dites contrôlées, en principe favorables à la croissance, sont de deux types. Celles réalisées en serre ne sont que très imparfaitement contrôlées. C'est surtout en hiver que nous avons utilisé cette enceinte. A cette période de l'année, un chauffage maintient la température au moins à 20°C (température nocturne). Elle est généralement de 25°C au maximum pendant le jour, mais elle peut monter jusqu'à 30°C au milieu d'une journée ensoleillée. La lumière du jour est complétée par un éclairage d'appoint qui permet d'obtenir une photopériode quotidienne de 16 h. Un arrosage automatique par aspersion entretient un degré hygrométrique élevé (entre 80 et 90%).

En salle de culture, les conditions sont plus rigoureusement contrôlées. La lumière, entièrement artificielle, est obtenue avec des lampes de 400 W Osram HQIL et des tubes grolux large spectre de 40 W de Sylvania. La photopériode quotidienne est de 16 h. Les températures nocturne et diurne sont respectivement de $20 \pm 2^{\circ}$ C et $27 \pm 2^{\circ}$ C. Le degré hygrométrique est maintenu à 90 % la nuit et 45 % le jour par un nébulisateur.

L'activité de croissance d'un bourgeon est mesurée par l'allongement mensuel ou hebdomadaire de la tige à laquelle il donne naissance. Lorsque cette élongation caulinaire cesse, c'est que son bourgeon terminal est entré dans une période de repos. Cette phase peut être considérée comme terminée lorsque l'élongation caulinaire reprend par déboitement de nouveaux entrenœuds produits par le bourgeon terminal.

II. - RESULTATS

Nous allons, tout d'abord, voir comment se comportent les bourgeons végétatifs des plantes placées en conditions naturelles, puis de celles placées en conditions contrôlées. Nous essayerons, ensuite, de préciser si les périodes de repos qu'ils manifestent correspondent à un état de quiescence ou de dormance (2).

A – COMPORTEMENT DES BOURGEONS VEGETA-TIFS EN CONDITIONS NATURELLES

Nous avons suivi mensuellement, pendant 3 ans, la croissance de 20 boutures, placées en conditions naturelles. (Une interruption de 3 mois, de septembre à novembre 1973, nous a été imposée par la fermeture de la Faculté).

On constate (Fig. 1, A) que le bourgeon principal de ces boutures présente une faible croissance pendant les mois de janvier à mars 1973. Puis, celle-ci s'accélère, passe par un maximum en mai et juin, ensuite par un minimum en juillet, pour redevenir intense au mois d'août. Les informations nous manquent de septembre à novembre 1973, pour des raisons indiquées plus haut. Les plantes ayant souffert pendant cette interruption d'entretien, elles ont été transférées dans des conteneurs plus grands et taillées de manière à ne conserver qu'un rameau principal ne portant aucun rameau latéral de plus de 12 cm (Fig. 1, b).

En effet, pendant l'année 1973 plusieurs rameaux latéraux, surtout situés vers la base du rameau principal, poussent plus ou moins en même temps que celui-ci. La somme de leurs élongations suit les mêmes variations (Fig. 1, B) que celles de l'axe principal.

⁽²⁾ La quiescence et la dormance correspondent à une absence de croissance de l'organe considéré (ici le bourgeon) qui est due à des causes externes à l'organe dans la quiescence, et à des causes internes à l'organe dans la dormance.

Ce résultat est intéressant d'un point de vue pratique. Il montre que tous les bourgeons de la plante réagissent de la même manière aux conditions générales qui contrôlent la croissance. On peut donc admettre que l'un quelconque d'entre eux peut donner une bonne image de l'aptitude à la croissance de l'ensemble de la plante. Dans le cadre de cette étude, on peut donc négliger les interactions entre bourgeons, bien qu'elles existent. En effet, outre la dominance apicale classique, qui limite la croissance des rameaux latéraux, on peut constater que ces derniers exercent une influence inhibitrice en retour sur le bourgeon principal, comme cela a été montré chez d'autres espèces (BANCILHON et NEVILLE, 1966; BANCILHON, 1969). La suppression, au fur et à mesure, de tous les bourgeons latéraux, qui dépassent 5 mm, dans un lot de 30 plantules, entre juillet et octobre, favorise la croissance de l'axe principal (Fig. 2, A), mais les variations générales de croissance restent semblables à celles des plantes témoins (Fig. 2, B). Simplement, l'axe principal des plantes ébourgeonnées pousse plus longtemps que celui des témoins.

Revenons aux 18 boutures qui restent (2 sont mortes) sur les 20 dont nous avons commencé à suivre la croissance dans la figure 1. Pendant les mois froids, la croissance s'interrompt complètement. Elle reprend au mois d'avril 1974. A ce moment là, on constate qu'une abondante floraison se produit sur toutes les boutures. Sur 8 individus, le bourgeon terminal est lui-même transformé en inflorescence (Fig. 1, c). Ces individus sont provisoirement écartés, car la croissance de leur axe principal ne peut plus être suivie. Celle-ci continue à être mesurée sur les 10 autres individus (Fig. 1, C et comme c avec un bourgeon végétatif terminal) pour lesquels les fleurs sont supprimées au début mai.

On voit que la croissance du bourgeon terminal reste limitée, passe par un maximum en juillet pour s'arrêter en octobre (C).

L'axe principal des 8 Plantes dont le bourgeon terminal s'est transformé en inflorescence après avoir été privé de ses fleurs au début du mois de mai est taillé près de sa base le 1er juillet (Fig. 1 c). Le bourgeon qui démarre le plus vite est conservé, tous les autres bourgeons présents à ce moment là et ceux qui se forment plus tard sont régulièrement supprimés lorsqu'ils atteignent la taille de 5 mm (Fig. 1, d).

L'unique bourgeon conservé pousse de manière très importante (Fig. 1, D), pour s'arrêter de croître en novembre, c'est-à-dire plus tard que les individus non taillés (Fig. 1, C). La période de repos dure 3 mois. Puis la croissance reprend en février 1975 (e). Les plantes, ainsi traitées, présentent une croissance comparable à celle enregistrée en 1973 (Fig. 1, A). On notera qu'aucune fleur n'est formée dans le lot D en 1975 alors que le lot C (dont la croissance limitée n'est pas figurée pour 1975) présente, de nouveau, une floraison abondante.

Cette étude, malgré les modifications de structures des plantes utilisées, montre que les bourgeons végétatifs d'olivier poussent plus ou moins vite, dans les conditions naturelles, à partir de février-mars jusqu'en septembre octobre. Pour un bourgeon donné, cette croissance est d'autant plus importante et prolongée qu'on le libère plus complètement des influences inhibitrices des autres bourgeons. Il semble que la pratique des ablations de bourgeons destinées à supprimer ces inhibitions, soit défavorables à la floraison chez l'olivier. Il y a certainement là un sujet d'étude intéressant, mais qui sort du cadre du problème abordé ici.

A part un éventuel ralentissement de croissance estival (juillet), dû vraisemblablement à la sècheresse correspondant à cette saison, il n'y a, chez cette espèce, qu'une période annuelle de repos total (fin de l'automne et début de l'hiver). Pour HARTMANN et OPITZ (1966), d'après des observations réalisées en Californie (croissance du début avril jusqu'au milieu d'octobre), la croissance végétative commencerait lorsque les plantes sont soumises à un nombre appréciable d'heures par jour au-dessus de 21° C et cesserait quand il n'y a plus d'heure au-dessus de cette température.

Dans les conditions naturelles, par conséquent, la période annuelle de repos serait imposée par des conditions thermiques défavorables.

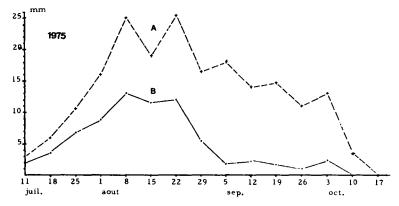


Fig. 2. – Elongation moyenne hebdomadaire de l'axe principal des plantules placées en conditions naturelles en l'absence (A) ou en présence (B) des bourgeons latéraux. Chaque courbe correspond à 30 individus.

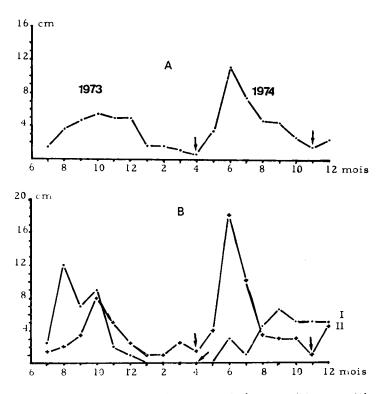


Fig. 3. — Elongation mensuelle de boutures placées en conditions contrôlées (salle de culture). A : Moyenne pour 15 individus. B : Courbes correspondant à 2 individus (I et II). Les flèches indiquent les transferts dans les conteneurs de plus grandes dimensions.

B – COMPORTEMENT DES BOURGEONS VEGETA-TIFS EN SALLE DE CULTURE

Nous avons vu que les conditions contrôlées, réalisées en salle de culture, devraient, en principe, être favorables à la croissance végétative de l'olivier.

L'élongation mensuelle de l'axe principal d'un lot de 15 boutures est suivie pendant 18 mois (Fig.3,A). On voit que la croissance tend à ralentir après 7 ou 8 mois ; mais il suffit de transférer les plantes dans des conteneurs plus grands, contenant de la terre fraîche pour que celle-ci reprenne activement (date des transferts : flèches Fig. 3, A).

L'examen des courbes de croissance individuelles (Fig. 3, B) montre que le ralentissement global de croissance correspond à un arrêt complet chez certains individus (I), alors que d'autres continuent à pousser dans le même temps quoique de manière lente (II). A part l'influence des transferts (flèches) qui relance la croissance, on pent noter de petites variations correspondant peut-être à un rythme endogène de croissance. Mais, en admettant qu'un tel rythme existe, ses effets sont faibles et ne paraissent pas pouvoir conduire à des arrêts de croissance en conditions favorables.

Par conséquent, en salle de culture, la croissance végétative peut s'arrêter lorsque le conteneur est trop petit. Si l'on ne change pas ce dernier, la période de repos peut se prolonger pendant plus d'une année.

C – LES BOURGEONS EN REPOS SONT-ILS DOR-MANTS OU QUIESCENTS

Nous venons de voir que les bourgeons d'olivier pouvaient présenter des périodes de repos aussi bien en conditions contrôlées qu'en conditions naturelles.

Ces périodes de repos correspondent-elles à une véritable dormance ou à une simple quiescence ? Pour répondre à cette question, il suffit de savoir si, la croissance reprend dès que les conditions favorables à la croissance sont rétablies (changement de conteneur en conditions contrôlées ou élévation de la température en conditions naturelles).

1) En conditions contrôlées

Des plantules sont cultivées depuis 2 ans en salle de culture. Après 6 mois de croissance, elles sont entrées dans une période de repos qui dure depuis 18 mois.

Nous avons vu que le transfert dans un conteneur de plus grande dimension, peut empêcher l'arrêt de croissance. Mais, nous n'avons pas précisé si cette stimulation résulte d'une reprise de croissance des racines auxquelles un espace nouveau est offert, d'une conséquence des microtraumatismes infligés à l'appareil radical lors du repiquage ou, tout simplement, d'un apport nouveau d'éléments nutritifs.

Nous avons essayé de voir si les bourgeons de ces plantules, en repos depuis 18 mois, étaient capables

de reprendre rapidement leur croissance et quel était le facteur responsable de cette reprise.

Quatre lots de 20 individus sont constitués à partir des plantules en repos depuis 18 mois. L'un d'entre eux est conservé comme témoin (T). Dans le second, les plantules sont dépotées et replacées dans des conteneurs de mêmes dimensions sans ajouter de terre (S). Ce lot est destiné à vérifier si les petites lésions faites aux racines périphériques lors de cette opération ont une incidence sur la croissance des bourgeons. Dans le troisième, les plantules sont dépotées et les racines et la terre périphériques sont enlevées sur environ 1 cm d'épaisseur. La motte est ensuite replacée dans des conteneurs de mêmes dimensions dans lesquels de la terre fraîche remplace le cm supprimé (R.C). Enfin, le quatrième et dernier lot est simplement arrosé avec de la solution minérale de HELLER (1953) au lieu d'eau (H).

On voit que le lot H reprend une croissance qui s'accélère rapidement, moins de 3 semaines après le début du traitement (Fig. 4). Le lot RC montre une faible croissance après 6 semaines. Par contre, les lots T et S sont toujours en repos 3 mois après le début du traitement.

Ce résultat montre que les bourgeons en repos depuis 18 mois ne sont pas dormants, mais simplement quiescents et que cette quiescence leur est imposée par une carence en sels minéraux.

2) En conditions naturelles

Des plantules, cultivées depuis environ 2 ans dans la serre, sont placées dans les conditions naturelles à partir du mois de juin 1975. Les bourgeons latéraux dont la taille dépasse 5 cm sont régulièrement supprimés afin de ne conserver que le bourgeon terminal de l'axe principal. La croissance de ce dernier est suivie à partir du mois de juillet (Fig. 2, A). On voit que la croissance globale du lot de plantules ralentit considérablement pendant le mois d'octobre pour s'arrêter complètement au début novembre Pendant ce ralentissement de la croissance globale, certains bourgeons ter-

minaux sont déjà entrés en repos alors que d'autres poussent encore (Fig. 5, B).

A partir du ler octobre, un lot de 15 plantules est ramené en serre, tous les 15 jours. Dès cet instant, la taille de l'axe principal et celle des bourgeons latéraux est mesurée tous les 4 jours, pour pouvoir déterminer à partir de quel moment la croissance reprend pour chaque bourgeon. En portant, en fonction du temps, le nombre total de plantules de chaque lot dont soit le bourgeon principal, soit au moins deux bourgeons latéraux se sont remis à pousser, on peut tracer, pour chaque lot, une courbe de reprise d'activité. Cette courbe correspond, pour les bourgeons, à la courbe de germination pour les semences. De ce fait, nous avons pu comparer le comportement de ces divers lots par leur temps moyen de reprise, calculé par la formule, utilisée par HARRINGTON (1962) pour établir le temps moyen de germination.

$$\frac{N_1 T_1 + N_2 T_2 + N_3 T_3 \dots + N_n T_n}{N_1 + N_2 + N_3 \dots + N_n}$$

où N_1 est le nombre de semences germées au temps T_1 , N_2 le nombre de semences qui ont germé entre le temps T_1 et T_2 , etc. La différence est qu'ici N représente le nombre de bourgeons qui ont repris leur croissance au lieu du nombre de semences qui ont germé.

On constate qu'en octobre, du fait que certaines plantes poussent encore lorsqu'elles sont transférées dans la serre (Fig. 5, B), leur temps moyen de reprise est très court. Mais, dès le début de novembre, toutes les plantes ayant achevé leur croissance, le temps moyen de reprise d'activité des bourgeons se stabilise aux environs de 9,5 jours (Fig. 5, A). Autrement dit, à n'importe quel moment de la période de repos qui intervient pendant la mauvaise saison en conditions naturelles, les bourgeons sont susceptibles de reprendre rapidement leur croissance si des conditions favorables leur sont offertes.

Par conséquent, les bourgeons qui s'arrêtent de croître en conditions naturelles sont simplement quiescents et non pas dormants.

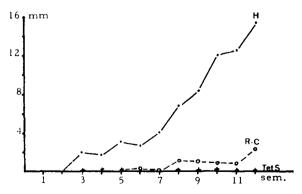


Fig. 4. — Reprise de croissance de bourgeons, entrés en repos en conditions contrôlées (salle de culture) depuis 18 mois, après apport d'éléments nutritifs. Quatre lots de 20 plantules en repos sont soumis aux traitements suivants : arrosage avec de l'eau (T) ; transfert des plantules dans des pots de mêmes dimensions, puis arrosage à l'eau (S) ; transfert des plantules dans des pots de mêmes dimensions, après avoir supprimé 1 cm de terre et de racines à la périphérie de la motte avec remplacement par de la terre fraîche, ensuite arrosage à l'eau (R.C) ; arrosages avec la solution minérale de HELLER (H).

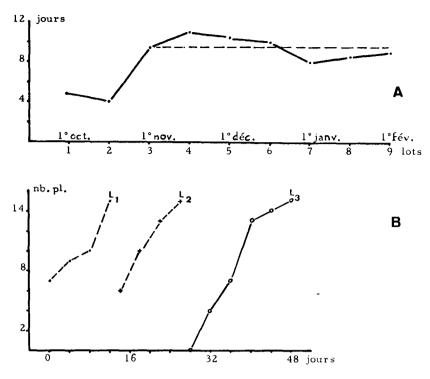


Fig. 5. — Reprise de croissance, en conditions contrôlées favorables (serre), de bourgeons entrés en repos en conditions naturelles. Neuf lots de 15 plantules (1 à 9) sont transférés successivement en serre chaque 15 jours à partir du 1er octobre jusqu'au 1er février suivant. A: Temps moyens en jours (ordonnée) de reprise de croissance des bourgeons de chaque lot (abscisse). B: Nombre de plantes (ordonnée) ayant repris leur croissance en fonction du temps en jours (abscisse) à partir du 1er octobre (jour 0) pour chacun des 3 premiers lots (L1 à L3). On observe qu'un certain nombre de plantules sont encore en croissance, lors du transfert dans la serre, dans les lots L1 et L2 (respectivement 7 et 6 plantules).

III. - DISCUSSION

Dans les conditions naturelles, la plupart des végétaux ligneux, poussant dans nos régions, présentent un arrêt de croissance pendant l'hiver (ou une partie de l'automne et l'hiver). Cet arrêt correspond soit à une dormance vraie, soit à une simple quiescence (LIBBERT, 1961; POUGET, 1963; VEGIS, 1963, 1964; NIGOND, 1966; WAREING, 1969; WAREING et PHILLIPS, 1970). Il peut aussi être soit imposé par le milieu (NI-GOND, 1966; WAREING, 1969), soit résulter de causes internes au végétal (LAVARENNE-ALLARY, 1965).

Chez l'olivier, HARTMANN (1953), en Californie, a étudié la croissance dans différentes conditions. Le critère retenu est l'accroissement d'épaisseur du tronc. Si les oliviers sont maintenus tout l'hiver, en serre, à l'abri des basses températures, leur croissance s'arrête pendant le mois de janvier. Elle reprend au début du mois de février, sans que de basses températures soient nécessaires pour faire disparaître ce que HARTMANN (1953) considère comme une dormance discrète. Les plantes, maintenues à l'extérieur, s'arrêtent de croître environ 2 à 3 mois (du courant décembre à la fin février) et reprennent leur croissance au début du mois de mars. Celle-ci se poursuit, ensuite, de manière comparable à celle des plantes restées en serre. Lorsque des

plantes poussant à l'extérieur sont rentrées en serre le 15 décembre, elles se comportent comme celles qui y ont été maintenues en permanence. Celles qui sont rentrées le 1er février, démarrent immédiatement, en même temps que celles maintenues en serre. Ces résultats ne nous paraissent pas démontrer de manière indiscutable l'existence d'une dormance, même discrète, comme le pense HARTMANN (1953), si l'on donne au mot dormance son sens restrictif d'incapacité à croître d'un organe due à une cause qui lui est interne. De plus, ces résultats ne sont pas fondés sur l'étude de l'activité des bourgeons mais sur l'accroissement de l'épaisseur du tronc. Il était donc souhaitable d'examiner plus précisement le comportement des bourgeons d'olivier.

En conditions naturelles, à Marseille, les bourgeons de jeunes plants s'arrêtent de croître pendant la mauvaise saison à partir de septembre à novembre suivant les années et reprennent leur croissance en février ou mars. Celle-ci présente une baisse considérable pendant le mois de juillet, ce qui paraît correspondre à la sècheresse estivale caractérisant le climat méditerranéen. En effet, en Californie, la croissance est continue (HART-MANN et OPITZ, 1966).

En conditions contrôlées (chambre de culture) à l'abri des variations thermiques et lumineuses qui ne

peuvent être évitées dans une serre, nous avons constaté que les jeunes plants d'olivier poussent tant qu'ils trouvent de quoi se nourrir dans leur conteneur. De petites fluctuations de croissance peuvent être constatées dans certains cas. Il est possible qu'elles soient attribuables à un rythme endogène discret entraînant un simple ralentissement et non un arrêt complet de la croissance lorsque les conditions sont favorables (LA-VARENNE-ALLARY, 1965; NOZERAN et BOMPAR, 1965; HALLE et MARTIN, 1968; VOGEL, 1974).Bien ententu, si un tel rythme existe, il peut favoriser l'arrêt de croissance dans des conditions limites, mais ce sont essentiellement les conditions de milieu, lorsqu'elles deviennent défavorables, qui sont responsables des arrêts de croissance des bourgeons. Il est possible que les arrêts de croissance constatés par HARTMANN (1953). en serre, soient l'expression de conditions moins favorables pendant l'hiver dans ce type d'enceinte.

L'arrêt de croissance des bourgeons obtenu en chambre de culture par épuisement du sol du conteneur peut être maintenue pendant au moins un an et demi. La croissance a été rétablie dès que les pots ont été arrosés avec de la solution minérale de HELLER(1953). Les interruptions de croissance peuvent être empêchées si l'on utilise régulièrement ce type d'arrosage. Les arrêts de croissance de bourgeons observés dans ces conditions sont des phénomènes de quiescence et non de dormance.

Nous avons pu constater qu'il en est de même de l'arrêt de croissance pendant la mauvaise saison en conditions naturelles. En effet, pendant toute cette période, de jeunes plants, dont les bourgeons ne poussent plus, ont été transférés en serre. Quel que soit le moment du transfert au cours de la période d'arrêt de croissance, les bourgeons reprennnent leur activité en moyenne 8 à 10 jours après le retour en serre. Ce résultat est, évidemment, en contradiction avec ceux d'expériences comparables réalisées par HARTMANN (1953). Nous avons vu, en effet, que, en Californie, la croissance des plantes transférées ne reprend pas pendant la période où les plantes maintenues en permanence en serre ne poussent pas elles-mêmes. Ces éléments paraissent bien confirmer notre interprétation selon laquelle, dans la serre utilisée par HARTMANN (1953), bien que les plantes soient maintenues à l'abri des basses températures, l'ensemble des conditions réalisées pendant les mois d'hiver n'est pas favorable à la croissance. Dans les conditions naturelles, il semble que ce soit le facteur thermique qui provoque l'arrêt de croissance. En effet, selon HARTMANN et OPITZ (1966), en Californie, la croissance végétative commence quand un nombre appréciable d'heures au-dessus de 21°C est offert à la plante chaque jour, et elle cesse dès qu'il n'y a plus d'heure au-dessus de cette température. Il est peu probable que les variations du photopériodisme aient une influence sur ce phénomène car, selon WAREING (1969), les Oléacées auraient une croissance végétative assez peu sensible à ce facteur.

Il apparaît donc que l'olivier est une espèce dont les boutures ou les jeunes plants issus de semis en conditions favorables, peuvent pousser de manière continue ou dont la croissance peut être très prolongée comme cela a été observé pour certaines espèces (DOWNS et BORTH-WICK, 1956; WAREING, 1969). Les bourgeons, lorsqu'ils présentent un arrêt de croissance, sont simplement quiescents et non dormants.

Il en résulte que, dans des conditions de températures, de lumière et d'humidité favorables, réalisées dans une salle de culture, des plantules d'olivier placées en culture hydroponique, régulièrement alimentées en sels minéraux, doivent pouvoir pousser de manière sub-continue. Cela peut, évidemment, constituer une méthode intéressante de forçage pour obtenir plus rapidement des plants de grande taille à partir de semis, voire pour hâter l'apparition de leur maturité sexuelle. Dans cette dernière hypothèse, il pourrait ne pas être absurde d'envisager l'amélioration par voie génétique de l'olivier dans des délais raisonnables.

r er tout spécialem

Nous tenons à remercier tout spécialement Madame J. BERNARD pour sa précieuse collaboration technique.

BIBLIOGRAPHIE

Bancilhon L. (1969). — Etude expérimentale de la morphogenèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes. Ann. Sci. nat. Bot., 12° Ser., 10:127-224.

Bancilhon L. et Neville P. (1966). — Action régulatrice des jeunes organes latéraux à rôle assimilateur sur l'activité du méristème de la tige principale chez *Phyllanthus distichus* Mull. Arg. et *Gleditsia triacanthos* L. C.R. Acad. Sci., Paris, 263: 1830-1833

Downs R.J. et **Borthwick H.A.I.** (1956). – Effects of photoperiod on growth of trees. Bot. Gaz., 117:310-326.

Hackett W.P. et Hartmann H.T. (1963). – Morphological development of buds of olive as related to low-temperature requirement for inflorescence formation. Bot. Gaz., 124: 383-387.

Halle F. et Martin R. (1968). – Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (Hevea brasiliensis Müll.Arg. Euphorbiacées, Crotonoïdés). Adansonia,8: 475-504

Harrington J.F. (1962). — The effect of temperature on the germination of several kinds of vegetable seeds. XVIth Intern. Horticult. Cong. (Bruxelles), 2:435-441.

Hartmann H.T. (1953). – Effect of winter chilling on fruit fulness and vegetative growth in the olive. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 62: 184-190.

Hartmann H.T. et Opitz K. (1966). — Pruning olive trees in California. Univ. of California Agr. Exp. Sta. Cir. 537.

- Heller R. (1953). Recherches sur la nutrition minérale des tissus végétaux cultivés in vitro. Ann. Sci. Nat., Bot., 14:1-223.
- Istanbouli A. et Neville P. (1974). Etude de la «dormance» des semences d'Olivier (Olea europaea L.). II. Mise en évidence d'une inhibition exercée par l'albumen. C.R. Acad. Sci., Paris, 279: 1441-1442.
- Istanbouli A. et Neville P. (1977 a.) Distinction entre germination physiologique (ou activation) et germination morphologique chez l'olivier (Olea europaea L.). C.R. Acad. Sc., Paris, 284 : 2235-2237
- Istanbouli A. et Neville P. (1977 b.) Etude de la «dormance» des semences d'olivier (Olea europaea L.). IV. Mise en évidence d'une dormance embryonnaire. C.R. Acad. Sc., Paris, 284: 2503-2506
- Istanbouli A. et Neville P. (1977 c.) Idem. V. Influence favorable de la lumière en présence d'obstacles à la germination. Ibidem, 285:41-44
- Istanbouli A. et Neville P. (1977 d.) Influence de quelques glucides sur la germination de l'olivier (Olea europaea L.). Rev. Gén. Bot. (sous presse).
- Lavarenne-Allary S. (1965). Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses. Ann. Scie. forest., 22: 1-203.
- Libert E. (1961). La dormance des bourgeons et ses relations avec l'inhibition correlative. Bull. Soc. Fr. Phys. végét., 7:55-73.

- Nigond J. (1966). Recherches sur la dormance des bourgeons de la vigne. Thèse, Université de Paris.
- Nozeran R. et Bompar J.L. (1965). Croissance rythmique chez le *Cephalotaxus*; influence du milieu extérieur sur ce phénomène. C.R. Acad. Sci., Paris, 260: 6184-6187.
- Pouget R. (1963). Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la vigne (Vitis vinifera L.) : la dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. Ann. Amélior. Pl., 13, nº hors série : 1-247.
- Vegis A. (1963). Climatic control of germination, bud break and dormancy. In «Environmental control of plant growth.» L. T. Evans éd. New-York: 265-287.
- **Vegis A.** (1964). Dormancy in higher plants. A. Rev. Pl. Physiol., 15: 185-224.
- Vogel M. (1974). Observation et recherche du déterminisme du rythme de croissance desparties aériennes et souterraines du cacaoyer (*Theobroma cacao* L., Sterculiacées). Rôle des jeunes feuilles. Actes du 99e Congr. natl. Soc. sav., Besançon, Sciences, II: 35-46.
- Wareing P.F. (1969). The control of bud dormancy in seed plants. Symp. soc. exp. Biol., 23:241-262.
- Wareing P.F. et Philipps I.D.J. (1970). The control growth and differentiation in plants. Pergamon Press, Oxford.

Analyse pollinique de la tourbière du plateau d'Ovace (Montagne de Cagna, Corse)

M RFILLF*

RESUME

L'interprétation du diagramme pollinique de la tourbière du plateau d'Ovace (montagne de Cagna, Corse) est proposée à la lumière d'une étude de la pluie pollinique actuelle dans ce massif, dont les résultats montrent bien l'extraordinaire infrareprésentation pollinique d'Abies dans la sapinière dense et le rôle de capteur que joue cette forêt pour le pollen des arbres de moyenne altitude.

La fin du Subboréal, relativement sèche comme partout en Corse, profite surtout à *Pinus laricio*. Dès le début du Subatlantique *Abies* s'étend. L'étude des vicissitudes de sa courbe pollinique montre que la régression de la courbe d'un arbre, généralement interprétée comme une récession de la forêt, peut au contraire avoir pour cause une diminution de floraison liée à l'épaississement du peuplement.

ABSTRACT

An interpretation is given of a pollinic diagram from the peat-bog of the Ovace Plateau (Montagne de Cagna, Corsica) on the basis of an analysis of recent pollen rain made in massif, the results of which show the extraordinary under-representation of *Abies* in the thick fir-grove and the role of collector played by this last as regards the pollen of mean altitude trees.

The end of the Subboreal period, which is relatively dry everywhere in Corsica, is essentielly propitious to *Pinus laricio*. *Abies* is extending as soon as the Subatlantic period. The analysis of its pollinic curve shows that the regression of the curve of a tree, which is generally interpreted as a recession of the forest, may be caused, on the contrary, by a decrease of blossoming related to a thickening of the forest.

Massif montagneux le plus méridional de l'île, situé entre Sartène et Porto-Vecchio, la montagne de Cagna culmine à 1342 m à la Punta d'Ovace.

C'est un massif granitique que l'érosion a transformé en un inextricable chaos de blocs arrondis. La difficulté d'accès explique que l'endroit ait été peu visité par les botanistes.

La particularité de sa végétation consiste en l'existence d'une sapinière mêlée de *Pinus laricio* Poir, qui entoure les pelouses meso hygrophiles et la tourbière du petit plateau culminal d'Ovace⁽¹⁾ et qui succède directement en altitude à un maquis alticole très dégradé mais où se rencontrent encore *Quercus ilex* et *Erica arborea*.

L'étrangeté de cette sapinière située dans un massif très méridional d'où Fagus est exclu, à relativement basse altitude (1150 à 1300 m), et qui se situe immédiatement au-dessus de groupements plutôt thermophiles, est encore accentuée par la physionomie de la forêt installée sur un chaos de blocs granitiques entre lesquels on peut fréquemment entendre circuler des ruisselets qui ne débouchent jamais à l'air libre. L'imperméabilité du substrat et l'importance des précipitations (la montagne de Cagna doit recevoir au moins quelque 1200 mm d'eau) sont peut-être précisément la cause du maintien de cette sapinière au sein d'un environnement inattendu. Il convient cependant d'observer que le cortège floristique de cette forêt n'est pas distinct de celui des autres sapinières de l'île. Les particularités de la montagne de Cagna sont purement physionomiques et c'est à l'échelle de l'île que doit être éventuellement recherché un endémisme infraspécifique intéressant le Sapin (GAMISANS J., 1975).

I. – ETUDE DE LA PLUIE POLLINIQUE ACTUELLE DANS LA MONTAGNE DE CAGNA

Cette étude a été faite à partir de l'étude du contenu pollinique de coussinets de mousses homogénéisés (HEIM J., 1970).

Un transect a été réalisé du plateau d'Ovace (1250m) au village de Giannuccio (500 m), sur une distance d'environ 5 km; il part du plateau d'Ovace et traverse par conséquent les pelouses et la formation tourbeuse de ce site, la totalité de la sapinière, la lande entre la sapinière et le maquis, le maquis à *Quercus ilex*.

^(*) Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, Faculté des Sciences et Techniques, St-Jérôme, 13397 MAR-SEILLE Cédex 4.

⁽¹⁾ Sur cette petite tourbière découverte par J. GAMISANS en 1967 se rencontrent, Ophioglossum azoricum C. Presl. et Heleocharis multicaulis (Sm) Sm.' Potentilla anglica Laich var. corsica (Fouc. et Simon) Lam. - DC et Nardus stricta L.

Description des placeaux

La figuration schématique du transect sur le diagramme ne permet pas de donner une idée précise de la végétation environnant les placeaux, en particulier pour ceux, très rapprochés, qui ont été prélevés sur le plateau d'Ovace. Quelques indications supplémentaires sont nécessaires.

- Sapinière dense, à 20 m de la lisière; le recouvrement d'Abies est de 100%
- Milieu du plateau d'Ovace, sur la formation tourbeuse, à environ 30 m des limites de la sapinière.
 Abondance de Ranunculus flammula L., à proximité de buissons d'Erica terminalis Salisb.
- 3. Plateau d.Ovace, à 20 m de la limite méridionale de la sapinière. Abondance d'*Erica terminalis* et de *Juniperus nana* Will.
- 4. Plateau d'Ovace, à 2 m de la limite méridionale de la sapinière. Présence de *Juniperus nana*.
- 5. Plateau d'Ovace, dans la sapinière dense, à 20 m de la lisière. Le recouvrement d'Abies est de 100%.
- 6. Dans la sapinière dense.
- 7. Dans les éboulis, sur les pentes de la Punta d'Ovace. Le recouvrement d'Abies n'est que de 60%. Pinus laricio est mêlé à Abies.
- Sur les pentes de la Punta d'Ovace, à la limite de la sapinière et de la lande à Pteridium aquilinum (L.) Kuhn.
- 9. Au centre d'un petit replat entre la Punta d'Ovace et la Punta de Monaco. Lande à Pteridium aquilinum avec Juniperus nana.
- 10. Petit col donnant accès à ce replat. Idem.
- 11. Au pied de « l'uomo d'Ovace ». Idem.
- 12. Source au pied de «l'uomo d'Ovace». Abondance d'Erica terminalis; présence d'une yeuse(2) isolée près du placeau.
- 13. Lande à Pteridium aquilinum.
- 14. Bosquet de *Pinus pinaster* Soland. à la limite supérieure du maquis. Proximité d'*Erica arborea* L.
- 15. Limite supérieure du maquis dense d'yeuse.
- 16. Maquis dense d'yeuse (recouvrement 100%).
- Village de Giannuccio, maquis très clairsemé, jardins, cultures de Castanea sativa.

Commentaires

Un simple coup d'œil sur l'évolution du taux de boisement (AP/T) en fonction de la zonation de la végétation montre qu'en paysage boisé le taux de boisement supérieur à 70%, ce qui est très classique (HEIM J., 1.c.). C'est ainsi que dans la sapinière dense il est de 80 à 90%; il chute fortement lors de la traversée du plateau d'Ovace (55%). Entre la limite de la sapinière et celle du maquis

il oscille de 50 à 80%; il est toujours supérieur à 80% dans le maquis. Aux points 9 et 10 on observe un taux de boisement supérieur à 60% pour une végétation herbacée qui, sur l'ensemble du transect, est la plus éloignée des formations sylvatiques, ce qui est imputable à la non représentation de *Pteridium aquilinum*. Dans ces endroits, c'est la courbe de *Plantago lanceolata* L. qui traduit le mieux la véritable nature de la végétation.

L'évolution de la représentation pollinique de chaque espèce le long du transect est beaucoup plus intéressante.

Abies, par exemple, est très fortement infrareprésenté(3) dans la sapinière dense où ses fréquences oscillent entre 1,5 et 7,5%. Ces résultats sont analogues à ceux qu'à obtenus J. HEIM (1.c.) dans la sapinière d'Aïtone. En dehors de la sapinière la représentation d'Abies est encore plus faible (2,5% à 2 m). C'est dans les éboulis, alors qu'Abies est en peuplement clair, que la représentation de cet arbre est la meilleure (19,5%). Cette belle sapinière de plusieurs km2 de superficie est très discrête sur le plan pollinique et pourrait même passer inaperçue. Paradoxalement, le taux de boisement élevé dans cette forêt n'est pas acquis par la production pollinique de l'espèce qui la constitue mais par celle d'arbres éloignés de plusieurs kilomètres et dont l'apport pollinique provient de peuplements de moyenne altitude. Il est très symptomatique de remarquer que le pollen de tous les arbres (sauf Pistacia (Bauhin) L. et Pinus pinaster) est plus abondant dans la sapinière dense que sur les pelouses du plateau d'Ovace. Ce fait très surprenant ne peut être attribué qu'à la conjonction de la très faible production pollinique de la sapinière et de l'effet de rideau, de piège, qu'elle constitue pour le pollen des espèces de moyenne et basse altitude véhiculé vers les hauteurs. C'est l'yeuse qui apporte la masse pollinique la plus importante. Dans la sapinière dense ses fréquences dépassent 30% mais chutent de façon significative sur le plateau d'Ovace hors de la sapinière et croissent régulièrement à mesure que l'on pénêtre dans la sapinière (5 à 8%) en s'éloignant des forêts d'yeuse. Le pollen d'Olea europaea L. est présent dans tous les spectres. La relative uniformité des pourcentages atteints traduit l'éloignement des producteurs, les fréquences ne subissant des variations légères mais significatives qu'en fonction de la production pollinique et de la végétation in situ : elles s'accroissent légèrement dans les landes à Pteridium, plus nettement dans la sapinière dense. De même, la rencontre en forêt d'Abies du pollen de Quercus suber L. en courbe continue et de grains de pollen isolés d'Eucalyptus L'Hér., Juglans regia L., Acacia

⁽²⁾ Quercus ilex L.

⁽³⁾ Notre étude ne se référant pas à une analyse phytosociologique de la végétation actuelle, aux termes de sur-représentation et sous-représentation introduits par J. HEIM (1.c.) — qui impliquent la comparaison entre fréquences polliniques et recouvrement des espèces correspondantes dans le relevé phytosociologique — ont été préférés les termes de «suprareprésentation» et «infrareprésentation» (M. COUTEAUX, 1970) qui reposent sur une estimation de l'importance du végétal sur des surfaces physionomiquement circonscrites.

(Tourn.) Will. ainsi qu'un grain de pollen d'une Polygonacée de type *Calligonum* L. montre clairement l'importance de ces apports peut s'expliquer par le fait que la montagne de Cagna est directement exposée au vent dominant de direction sud-nord (Sirocco) vis-à-vis duquel la sapinière joue le rôle de filtre.

En dehors de la sapinière où Quercus ilex est extraordinairement suprareprésenté, il convient de noter que des pourcentages de l'ordre de 20 à 30 n'indiquent pas autre chose que la présence de forêt d'yeuse à quelques kilomètres de distance. A la lisière du maquis, les fréquences de l'yeuse dépassent 60% et chutent à 25%, 200 m seulement à l'extérieur du maquis. La même remarque concerne aussi Erica arborea dont la forte production pollinique associée à la taille réduite de sa tétrade est à l'origine d'une forte suprareprésentation en terrain découvert et dans la sapinière. Même à plusieurs kilomètres de peuplements de l'espèce les fréquences sont rarement inférieures à 10%. Ce résultat vient à l'appui des études de H. TRIAT (1969).

Au niveau des végétaux non arboréens la représentation pollinique des espèces est moins surprenante.

Juniperus nana est bien représenté dans les groupements où l'espèce est présente en forte proportion; son pollen est un peu transporté.

Le pollen d'Erica terminalis n'est présent qu'à proximité immédiate des producteurs.

Quant aux fréquences élevées (10%) du pollen de *Plantago lanceolata* sur le plateau d'Ovace, pollen qui ne se rencontre par ailleurs qu'aux abords du village et dans la lande à *Pteridium*, elle s'expliquent par la présence, dans les pelouses du plateau, de *P. lanceolata* var. sphaerostachya Mert. et Koch.

Parmi les genres non signalés dans la montagne de Cagna, notons en particulier *Corylus* (Tourn.) L. et *Artemisia* (Tourn.) L. dont le pollen est présent dans tous les spectres sauf un.

Corylus qui n'est connu à l'état spontané en Corse que dans la partie nord orientale de l'île (Castagniccia) est fréquemment planté dans les jardins, et la forte production pollinique de l'espèce, particulièrement en station isolée et en peuplements clairs (H. TRIAT, 1971) peut expliquer, au même titre que pour Olea (Tourn.) L., la participation de son pollen aux spectres.

En ce qui concerne Artemisia, on peut penser qu'il s'agit d'espèces nitrophiles croissant aux environs des bergeries comme le fait notamment Chenopodium bonus henricus L.; il est vrai que les espèces du genre produisent beaucoup de pollen et que quelques producteurs seulement, très localisés et demeurés inaperçus, suffiraient à expliquer la permanence de ce pollen dans presque tous les spectres d'altitude. Cependant, la montagne de Cagna est peu rudéralisée et les bergeries de Monaco, 1,5 km au sud du plateau d'Ovace, ne sont plus habitées. Par ailleurs, la rencontre, dans les spectres, de pollen d'Eucalyptus, d'Acacia et de Quercus suber montre que les

végétations de basse altitude participent à la pluie pollinique et, dans ces conditions, rien ne s'oppose à ce que le pollen d'Artemisia rencontré dans ces spectres soit celui d'espèces du bord de mer, comme par exemple Artemisia arborescens L., assez abondantes dans cette partie toute proche (5 à 10 km) du littoral. L'ensemble des formes polliniques observées est très homogène et ne nous a pas permis la moindre identification.

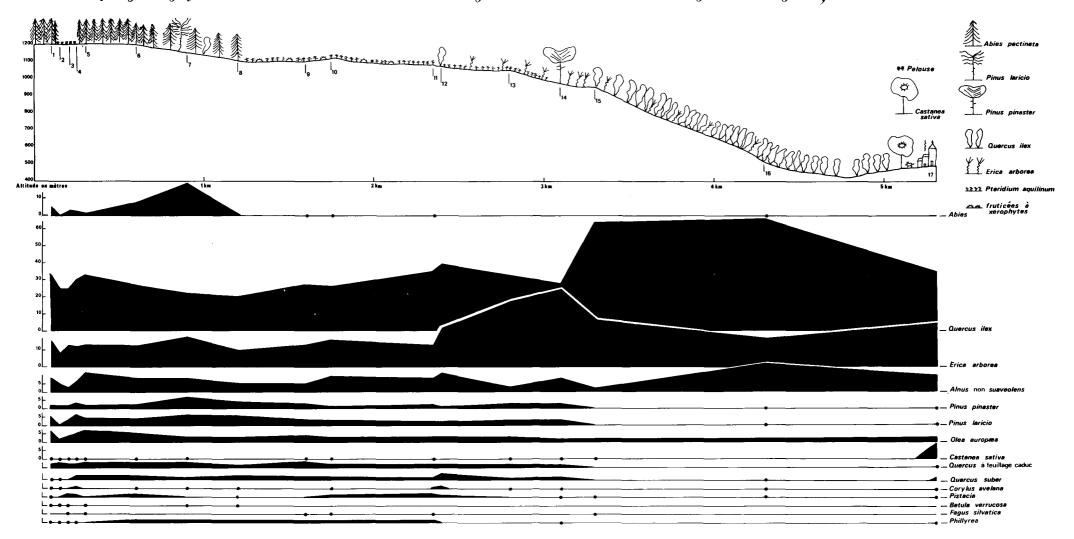
L'originalité de ce transect pollinique à travers la montagne de Cagna réside dans le fait que la représentation des espèces arborescentes de basse et moyenne altitude s'accroît avec l'altitude et grâce à l'effet de rideau créé par une sapinière quasiment muette sur le plan pollinique. Il montre à quel point il est difficile et souvent hasardeux de vouloir reconstituer le détail de la structure de la végétation à partir de la représentation pollinique des espèces, au moins dans une région à végétation très contrastée et n'offrant que des gisements épars, comme la Corse, sans l'appui (souvent négligé à tort) des transects de surface.

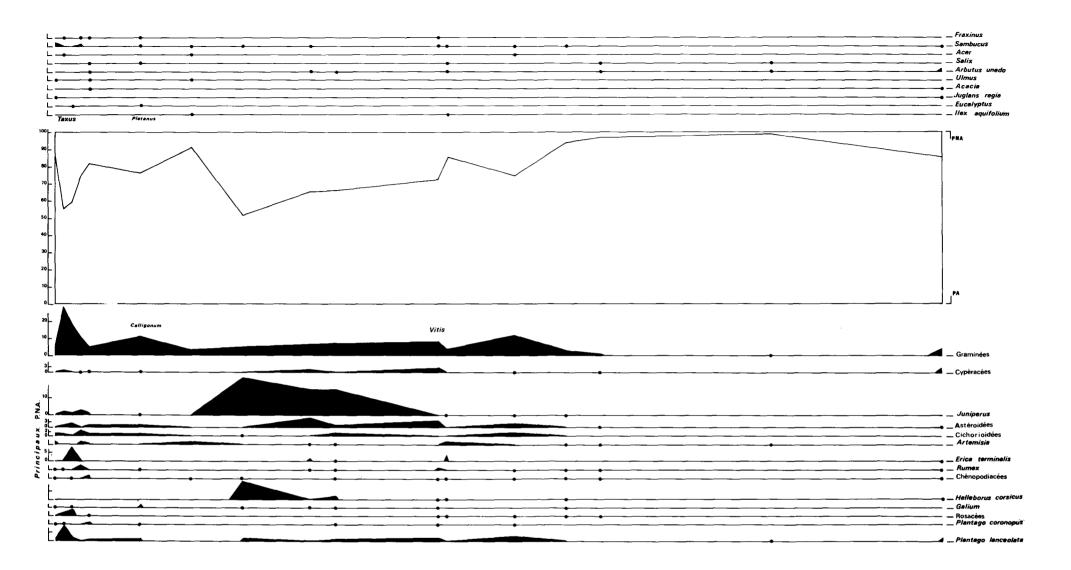
Ce cas particulier doit attirer notre attention sur les phénomènes de variation de la production pollinique des espèces au cours de l'Holocène. Pour Abies, il est connu (J.L. de BEAULIEU, 1977; G. JALUT, 1974) que la production pollinique de cette espèce a atteint des pourcentages très élevés que l'on ne retrouve plus dans aucune sapinière actuelle. Face à la diminution des fréquences de pollen, d'Abies durant le Subatlantique, il n'est donc pas fondé de conclure automatiquement à une récession d'Abies plutôt qu'à une diminution de sa capacité de floraison. Les deux phénomènes pourraient avoir eu évidemment les mêmes causes climatiques, mais les conséquences botaniques de l'une ou de l'autre sur la structure de la végétation sont très différentes. L'exemple du diagramme concernant la sapinière d'Ovace fournira des éléments supplémentaires à ce sujet.

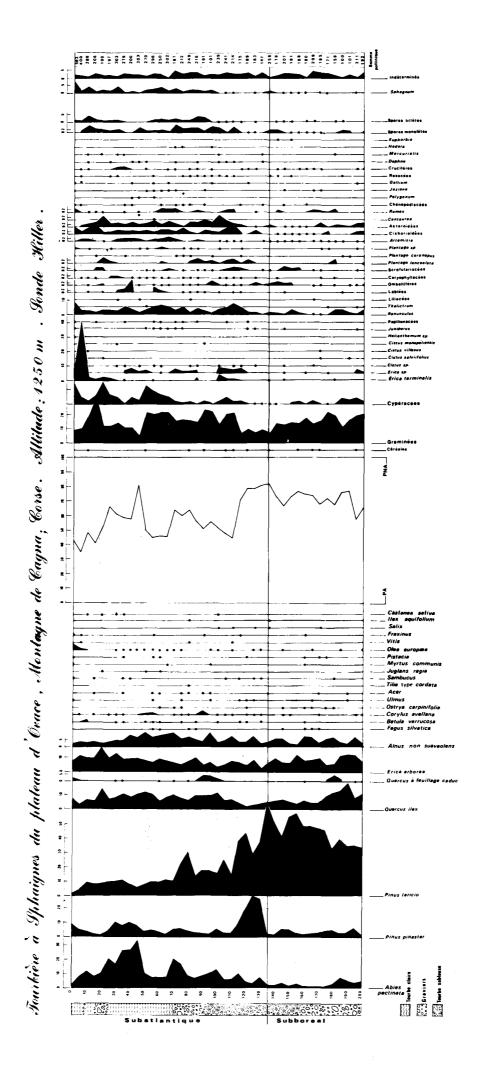
II. – INTERPRETATION DU DIAGRAMME POLLINIQUE

- Le diagramme présente deux zones distinctes.
- Une première zone, de la base jusqu'au niveau 135, dans laquelle les fréquences de *Pinus laricio* s'accroissent de 35 à 65%. Le pollen de cet arbre domine largement les spectres dans lesquels le pollen d'Abies est assez faiblement représenté (de 1 à 7%).
- Une deuxième zone caractérisée au niveau des arbres par une constante et brutale régression de *Pinus laricio*, dont les pourcentages passent de 65 à 2, et par une augmentation des fréquences d'Abies jusqu'à 35% au niveau 45, puis une régression constante de la courbe de cet arbre dont la représentation n'atteint plus que 3% en surface. Cette zone est caractérisée par l'augmentation de la représentation de certaines herbacées, notamment

Transect palynologique du plateau d'Ovace au village de Giannuccio, montagne de Cagna ; Corse .







les Cypéracées, Ranunculus, Plantago lanceolata, Plantago coronopus, Artemisia, les Asteroidées, les Cichorioidées. L'absence de datation absolue de ce site nous conduit à situer les évènements, dont le diagramme relate l'histoire, par analogie notamment avec les diagrammes du lac de Nino (diagramme 8, M. REILLE, 1975) et des pozzi du Renoso (diagramme 15, Ibid.): comme dans ces sites pourtant situés à plus haute altitude, la chute des pourcentages de Pinus laricio à partir du niveau 135 correspond vraisemblablement à la transition Subboréal-Subatlantique, la zone supérieure correspondant au Subatlantique se superpose donc à la partie terminale du Subboréal.

1) Le Subboréal (200-135 cm)

Dès la base du diagramme l'yeuse est présente avec les pourcentages voisins de 10 qui sont ceux que l'espèce conservera tout au long du profil. Le niveau 200 correspond donc à une période postérieure à l'extension de cet arbre', qui a lieu classiquement en Corse au début du Subboréal (M. REILLE, 1975, diagrammes 1 et 5 entre autres).

Pinus laricio, avec des fréquences de l'ordre de 40%, est l'arbre le mieux représenté; il devait être largement répandu dans le paysage à l'altitude et aux environs immédiats de la tourbière si l'on s'en rapporte aux indications fournies par l'étude des spectres actuels (M. REILLE, 1.c., p. 44).

Abies était présent sur la montagne de Cagna et les fréquences enregistrées, du même ordre de grandeur que celles notées actuellement dans la sapinière le long du transect d'Ovace à Giannuccio, ne peuvent pas nous autoriser à admettre une étendue de la sapinière comparable à celle de l'époque actuelle, en raison de la forte représentation de Pinus laricio. A cette époque, à l'altitude du site, le paysage devait être dominé par Pinus laricio, et Abies ne devait exister qu'aux expositions les plus fraîches. Tout concourt par conséquent à faire de cette partie terminale du Subboréal une période relativement sèche, comme partout dans le reste de l'île.

2) Le Subatlantique (au-dessus de 135 cm)

L'augmentation de l'humidité atmosphérique qui caractérise cette époque se traduit, dans le diagramme, par une progression lente mais constante de la courbe d'Abies, cependant que la courbe de Pinus laricio s'effondre. Tout laisse supposer qu'à l'issue d'un court épisode pendant lequel, à moyenne altitude, Pinus pinaster a pu jouer un rôle (130 à 115 cm) lié à une action humaine, Abies s'est étendu et a occupé sur le plateau d'Ovace la place qui était celle de Pinus laricio. On peut supposer que dès le niveau 105, où la régression de Pinus laricio est consommée et où les fréquence d'Abies atteignent 6%, l'étendue de la sapinière était comparable à l'étendue actuelle. Pinus laricio devait y être cependant plus fréquent que maintenant dans les endroits les mieux exposés. La progression de la courbe d'Abies a lieu régulièrement jusqu'au niveau 70 : c'est la disparition de P. laricio qui la provoque car elle a dû profiter surtout à

Abies, dont le peuplement devient plus dense, sans pour cela qu'il soit nécessaire d'envisager une extension de la sapinière (P. laricio pouvant seulement y être de plus en plus rarement mêlé à Abies).

Du point de vue des herbacées, l'augmentation des fréquences de *Plantago lanceolata*, de *Rumex*, des Astéroidées, des Cichorioïdées, des Chénopodiacées, d'Artémisia, traduisent, pendant cette première moitié du Subatlantique, une intensification de l'activité humaine qui était déjà perceptible dans les spectres depuis la base du diagramme, c'est-à-dire pendant le Subboréal, cependant que l'accroissement des courbes des Cypéracées, Erica terminalis, Ranunculus (de type Ranunculus flammula L., espèce très répandue actuellement sur la tourbière), fougères et Sphagnum sont un écho édaphique de l'augmentation de l'humidité climatique favorable aussi à Abies.

Entre le niveau 70 et la surface, les fréquences de P. laricio demeurent constantes, de l'ordre de 10%, ce qui traduit notamment l'éloignement des formations de cet arbre par rapport au site.

L'analyse des vicissitudes de la courbe d'Abies est plus intéressante : à partir du niveau 70 elle s'effondre de 20 à 7% et conserve cette valeur modeste jusqu'au niveau 70. Un tel accident ne peut avoir d'autre explication qu'une exploitation de la sapinière ou un défrichement, si l'on fait référence à nos connaissances déjà acquises à l'occasion de l'étude du massif du Rotondo, où une phase d'exploitation similaire a été située vers 700 à 750 B.P. (M. REILLE, 1.c.). Mais, en fonction des indications du transect de surface à travers la sapinière d'Ovace qui montre que l'éclaircissement du peuplement d'Abies provoque une augmentation de la production pollinique et souligne l'importance du rôle de piège de la sapinière dense, l'interprétation de la courbe d'Abies à partir de ce moment peut être nuancée. Tout d'abord on peut penser que la courbe étale, autour de 10%, entre 45 et 50 cm est en réalité le résultat d'un déboisement sévère mais compensé au fur et à mesure de son intervention par une augmentation corrélative de la production pollinique des arbres restants, la courbe ascendante au-dessus de 50 représentant un regain d'Abies qui ne forme pas encore de peuplement dense. Cet état étant atteint à partir de 45 cm, on peut penser que, en même temps qu'Abies devient plus dense, sa production pollinique baisse. D'ailleurs, cette interprétation est confirmée par l'accroissement, à partir du niveau 40, de la représentation des apports de Pinus pinaster, Erica arborea, Pinus laricio, mieux captés par la forêt dense.

Au-dessus du niveau 25, l'histoire que relate le diagramme est subordonnée à l'évolution édaphique qui se produit au point de sondage, comme en témoigne à elle seule la courbe d'*Erica terminalis*.

Ainsi, il apparaît que l'éclaircissement d'une forêt peut se traduire par une courbe plate alors qu'une décroissance de sa courbe généralement interprétée comme une régression peut correspondre à un épaississement du peuplement.

REFERENCES

- Beaulieu J.L., de, (1977).- Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse, Aix-Marseille III, 358 p., 29 fig., 39 diagrammes h.t.
- Coûteaux M., (1970).- Documents nouveaux pour l'histoire de la végétation en Oisans. Doc. Carte Végét. Alpes, 8, 115-129.
- Gamisans J., (1975).- La végétation des montagnes corses. Thèse Aix-Marseille, 295 p., 20 fig. et 49 tabl. h.t.
- Heim J., (1970).- Les relations entre spectres polliniques récents et la végétation actuelle en Europe occidentale. Thèse Louvain, 181 p.

- Jalut G., (1974).- Evolution de la végétation et variations climatiques durant les quinze derniers millénaires dans l'extrémité orientale des Pyrénées. Thèse Toulouse, 176 p., 16 fig. et 16 diagrammes h.t.
- Reille M., (1975).- Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la montagne corse. Thèse Aix-Marseille III, 206 p., 44 diagrammes, 5 pl.
- Triat II., (1969).- Recherches aéropalynologiques au niveau de quelques associations végétales en Basse-Provence. Ann. Fac. Sc. Marseille, 42, 205-222.
- Triat H., (1971).- Contribution à l'étude des fréquences polliniques de *Corylus avellana* L., corylaies du Luberon. *Pollen et Spores*, 13 (3), 405-414.

Réflexions sur le problème d'aménagement des espaces plantés d'une autoroute, en région méditerranéenne. Quelques incidences de cette autoroute sur l'environnement.

S. SAFI '

RESUME

Les problèmes relatifs à l'enherbement des talus et à l'aménagement des espaces plantés d'une autoroute, en région méditerranéenne, sont directement liés aux caractéristiques environnementales du milieu en question. Pour arriver à un choix optimal des espèces végétales à utiliser dans ce but, il est impératif de tenir compte de leurs exigences écologiques. Citons parmi ces dernières : la concurrence interspécifique, le mode d'enracinement des espèces, leur périodicité et leur adaptation écologique. Le problème de la pollution par les gaz d'échappement des voitures fait intervenir la notion de tolérance et de résistance des végétaux à ces produits toxiques. Des impacts à distance de l'autoroute sont aussi envisagés : modifications paysagères, perturbation du microclimat, couloir phonique, modification de la ripisilve ...

ABSTRACT

To grass the banks of a highway and to manage its planted areas, in a mediterranean region, raise problems directly connected with the environmental characteristics of the site in question. Optimal choice of vegetal species for such a purpose must, imperatively, take into consideration their ecological requirements, in particular: interspecific competition, enrooting mode of these species, their periodicity and their ecological adaptability. Pollution by automobile exhaust gases calls in the notion of tolerance and resistance of vegetation to these toxic elements. Impacts at a distance of the highway are also discussed: landscape modifications, perturbation of the microclimate, phonic channel, modification of the riparian vegetation...

INTRODUCTION

L'autoroute sur laquelle porte notre étude est la B52, section : La Ciotat - St Cyr - Bandol, et plus précisément le tronçon Bandol - La Cadière d'Azur (planche 1).

Quelques études concernant l'impact de l'autoroute B52 sur l'environnement ont été réalisées, notamment dans le cadre de l'étude de planification écologique de l'Ouest-Toulonnais. Cette dernière a été conduite par la Société du Canal de Provence et d'Aménagement de la Région Provençale. Nous aborderons ici certains problèmes spécifiques à l'enherbement des

talus et à l'aménagement des espaces plantés de cette autoroute ; nous exposerons de même les incidences de quelques impacts observés directement sur le terrain.

I. – ENHERBEMENT DES TALUS (1)

Les terrains à enherber, en l'occurrence les talus de l'autoroute, sont à forte pente ou à faible déclivité, accessibles ou non au matériel qui doit effectuer ce travail, recouverts ou non de terre végétale, soit de sol de découverte, soit de sol de remblai.

1.1. PRINCIPES ET TECHNIQUES D'ENHERBEMENT

Trois catégories de procédés d'enherbement, correspondant aux différents degrés de difficultés rencontrées, ont été retenues.

1.1.1. Agromousse

L'Agromousse est une mousse de résine organique fabriquée à partir d'urée et de formaldéhyde; sa composition chimique est la suivante: 33 % de carbone, 30 % d'azote total sous forme peu soluble, 0,25 à 0,50 % d'azote soluble. Sa décomposition libère de l'azote assimilable par les plantes.

Ce procédé comporte un apport d'émulsion assez important, à forte rétention en eau, et offre le maximum de garantie pour des semis en place de garrigue et de pins. Le principe de la technique consiste à projeter sur

^(*) Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Méditerranéenne – Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme – Rue Henri Poincaré – 13397 Marseille – Cédex 4.

⁽¹⁾ Le terme «talus» désigne les pentes de l'autoroute situées en-dessous du niveau du tablier. Sur les «versants» latéraux, situés au-dessus du tablier, les problèmes qui se posent sont assez différents (sols et substrats en place); ils feront l'objet d'une étude ultérieure.

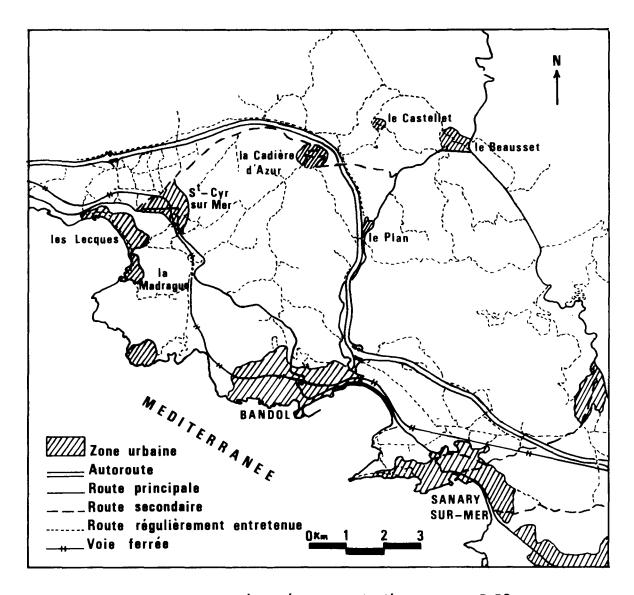


Planche 1: Tracé schématique de l'autoroute B 52 (section: Bandol — La Cadière d'Azur).

le sol un mélange de flocons d'Agromousse gorgés d'eau, d'engrais et de semenses (30 litres de mousse émulsionnée au m2 de terrain traité ; prix au m2 : 3,10 à 3,20 F.).

1,1,2. Humofina

Le procédé Humofina consiste à appliquer et à incorporer dans le sol un polymère organique d'un poids moléculaire élevé, en solution dans l'eau. Mélangé à l'eau au moment de l'emploi, l'Humofina P.A.M. se gélifie au contact de l'air.

Cette technique, avec un gel stabilisateur du sol, permet de limiter l'évaporation en eau, de freiner l'érosion et présente de bonnes garanties (utilisé à raison de 1000 litres de P.A.M. pour 4000 litres d'eau ; prix au m2:1,85 à 2,00 F).

1.1.3. Huls 801

Le produit de fixation est une matière plastique, liquide, durcissant en deux heures, dénommé Huls 801. Ce procédé, utilisant aussi le principe de gel stabilisateur du sol, présente par contre un minimum de garantie. Son utilisation a donc été limitée à des talus peu importants et pour des enherbements simples, sans garrigue ni boisement (utilisé dans la proportion de 40 g. de produit au m2 de terrain traité; prix au m2:0,95 à 1,10 F).

1.1.4. Amélioration du support

Dans le cas du procédé Humofina, 50 kg. de pâte d'Incuis (cellulose) sont ajoutés au mélange de base, car le sol n'est pas travaillé après l'épandage du produit.

De plus, pour tous les procédés, un épandage d'engrais du type «Nitrophoska permanent 15-9-15-S»

est prescrit (0,6 tonne/ha). Cet engrais a la propriété de dégager lentement l'azote qu'il contient.

1.2. LE MELANGE DE GRAINES UTILISE

L'enherbement, en milieu méditerranéen, ne doit pas être considéré comme une fin en soi. Cette action doit constituer une étape intermédiaire en vue d'aboutir au stade écologique final correspondant à la dynamique souhaitable sur les talus : la garrigue. C'est pourquoi il a été introduit dans le mélange herbacé (cf. infra) une dizaine d'espèces arbustives, «typiques de la garrigue locale». Il convient ici de distinguer les graines de garrigue fournies par la Société concessionnaire de l'autoroute B52 (E.S.C.O.T.A.) (1) et celles principalement destinées à l'enherbement et au boisement, fournies par l'Entreprise qui a exécuté les travaux (B.E.T.E.R.E.M.) **(2)**.

1.2.1. Graines de garrigue fournies par la Société

Incorporées au mélange, dans la mesure des quantités disponibles, pour obtenir en moyenne la répartition de 30 graines au m2 :

Centranthus ruber (L.) DC. Centranthe Diplotaxis erucoides (L.) DC. Fausse Roquette

Il faut noter ici que ces espèces qualifiées de «typiques de la garrigue locale» ne le sont pas toutes. Ainsi, Centranthus ruber (L.) DC. caractérise les bords des chemins; Diplotaxis erucoides (L.) DC. est une indicatrice de champs cultivés ; quant à Viburnum tinus L. et Coronilla emerus L., ce sont des arbustes vivant préférentiellement en zones forestières.

1.2.2. Graines fournies par l'Entrepreneur

Composition du mélange pour enherbement répandu à raison de 30 g. au m2 :

Festuca pratensis Huds.(3)Fétuque élevée40% en pois	18
Festuca ovina L	ls
Bromus willdenowii Kunth(4) Brome	ls
Cynosurus cristatus L Crêtelle des prés 5% en poid	ls
Medicago sativa L Luzerne de Provence .12% en poid	is
Medicago varia Martyn Luzerne flamande 12% en poio	ls
Medicago lupulina L Minette 6% en poid	ls

⁽¹⁾ E.S.C.O.T.A. : Société de l'Autoroute Estérel - Côte d'Azur.

1.2.3. Arbres de boisement

Pinus halepensis Mill.... Pin d'Alep.... 5 graines au m2 (50 graines au gramme).

1.3. RESULTATS ET DISCUSSION

Si les techniques d'enherbement ont été choisies et appliquées en vue de remédier aux aléas de configuration et de constitution des sols à traiter, le mélange de graines utilisé ne nous semble pas avoir été réalisé selon des conceptions aussi solides, bien que le principe ait été déjà formulé (1.2.). En effet, l'examen de la nature du mélange ainsi que les relevés effectués sur le terrain nous amènent à soulever quelques remarques à ce propos.

1,3,1, Concurrence interspécifique

Le mélange de graines de garrigue d'une part, et d'autre part, les graines pour enherbement ne paraît pas tenir compte des problèmes liés aux possibilités de concurrence interspécifique. Certaines espèces de ce mélange possèdent un fort pouvoir colonisateur du sol et limitent, voire empêchent totalement le développement des autres espèces introduites. Le cas est particulièrement net pour Festuca pratensis Huds. (Fétuque élevée). Par contre, lorsque Medicago sativa L. (Luzerne de Provence) domine, la composition floristique du talus enherbé est beaucoup plus variée.

Ainsi, par exemple, Centranthus ruber (L.) DC. (Centranthe) exige pour germer des terrains nus. Semé seul, ses chances de réussite sont grandes ; par contre, dans la concurrence, Festuca pratensis Huds. (Fétuque élevée) et Medicago sativa L. (Luzerne de Provence) l'éliminent totalement. Dans les talus où dominent ces deux dernières espèces, nous n'avons trouvé aucune germination de Centranthe. A la limite, une seule espèce aurait suffi dès le départ à lancer la dynamique de recolonisation.

1.3.2. Mode d'enracinement des espèces

La recolonisation végétale des talus est directement liée à leur pente et à leur dimension. A ce niveau, le mode d'enracinement des espèces sélectionnées a beaucoup d'importance. Citons comme exemple le cas de Medicago sativa L. (Luzerne de Provence) et de Medicago lupulina L. (Minette). La première a un enracinement profond, de l'ordre du mètre, et constitue donc une bonne fixatrice du sol. Le mode d'enracinement de la deuxième est très superficiel et, par conséquent, elle ne convient pas aux talus de très forte pente ; il en est de même pour presque toutes les Graminées.

Le recours à des espèces à enracinement profond pour l'enherbement des talus à forte pente permet d'atténuer les risques de glissement de terrain, principalement en période de fortes pluies.

1.3.3. Périodicité des espèces

Le choix des espèces constituant le mélange pour enherbement doit faire cas de cette donnée. Il faut

⁽²⁾ B.E.T.E.R.E.M.: Bureau d'Etudes Techniques pour l'Urbanisme et l'Equipement de la Région Méditerranéenne. (3) Cité dans «Enherbement de l'autoroute B52 ; note

technique - B.E.T.E.R.E.M., 1976» comme: Festuca elatior L. (4) Cité dans la même référence comme : Bromus cathar-

ticus Vahl.

rechercher une occupation du sol, par les végétaux, qui soit naturellement possible tout au long de l'année.

L'utilisation, par exemple, du Bromus willdenowii Kunth est un leurre puisque cette espèce annuelle n'occupe pas le sol en été et surtout en automne, au moment où se déclenchent les fortes pluies. Dans ce dernier cas, le phénomène d'érosion en rigoles est précipité et même, en été, ces espèces annuelles qui ont séché sont un risque de propagation d'incendie.

1.3.4. Adaptation écologique des espèces

L'incorporation dans le mélange de Cynosurus cristatus L. (Crêtelle des prés) est un mauvais choix écologique. Aucune germination ni maintien de cette espèce n'ont été observés lors de nos relevés sur le terrain, bien qu'elle présente une très forte possibilité de colonisation des sols, comme Festuca pratensis Huds. (Fétuque élevée). Son absence ici peut être interprétée comme une inadaptation écologique puisque cette graminée, Cynosurus cristatus L., caractérise toujours les pelouses à bon bilan hydrique des régions extraméditerranéennes.

Cette remarque est également valable pour certaines espèces arbustives comme Coronilla emerus L. (Faux-Baguenaudier) qui vit dnas les forêts ombragées et ne germe pas du tout en talus ensoleillé.

1.3.5. Suggestions

La discussion des résultats de l'enherbement des talus nous amène à proposer quelques suggestions à ce sujet. Il serait préférable que le mélange de graines utilisé dans ce but ne soit pas réalisé selon des normes rigoureuses ou catégoriques. La composition du mélange doit être modelée suivant les caractéristiques stationelles et particulières de chaque talus — pente et matériau de constitution — quitte à entraîner quelques contraintes «pratiques» supplémentaires.

Ainsi, pour les talus à forte pente, les risques qui se présentent sont d'une part l'éboulement du talus si le substrat est calcaire ou s'il est constitué de gros blocs et, d'autre part, les talus à substrat marneux sont sujets à des glissements de terrain. La solution serait d'éviter de telles pentes, sinon il faudrait «casser» la pente en aménageant des «terrasses» ou «restanques», dans le but de n'avoir que des pentes moyennes.

Dans ce cas, talus de moyenne pente, la composition du mélange de graines doit viser un double objectif : stabiliser le sol en surface et le fixer en profondeur. La stabilisation du sol en surface vise la prévention contre l'érosion en rigoles (érosion superficielle) ; ce phénomène intervient surtout lors des premières pluies (automne) et par suite d'un ruissellement important de l'eau. La fixation du sol en profondeur a pour but d'atténuer, voire empêcher les glissements de terrain qui ont lieu lors des fortes pluies (hiver), après une saturation du sol en eau.

Il conviendrait donc d'utiliser des espèces à enracinement fasciculé pour le premier objectif, et des espèces à enracinement profond pour le second. Tenant compte aussi des autres facteurs (concurrence interspécifique, périodicité, pérennité et faculté d'adaptation écologique des espèces), le choix devra se porter sur des espèces vivaces, herbacées ou ligneuses, les espèces annuelles étant incorporées en moindre proportion, sinon évitées. Ainsi, dans le mélange de graines pour enherbement, priorité sera donnée à Medicago sativa L. et non à Festuca pratensis Huds.; on pourrait inclure aussi Oryzopsis miliacea (L.) Asch.-Schw. qui est une graminée vivace, à la place de Bromus willdenowii Kunth.

Quant au mélange de graines de garrigue, priorité sera donnée à Spartium junceum L., Rosmarinus officinalis L., Ulex parviflorus Pourret avec introduction de Inula viscosa (L.) Aiton (Inule). Par ailleurs, la prévention contre les risques d'incendie aura pour conséquence de limiter le plus possible l'introduction d'espèces distillant des essences volatiles inflammables comme les Cistes.

II. - AMENAGEMENT DES ESPACES PLANTES

Les conditions générales d'exécution, le règlement, la nature et la consistance des travaux concernant les aménagements plantés sont consignés dans un «Cahier des Prescriptions Spéciales» (C.P.S.). Ce C.P.S. fait partie des pièces contractuelles constituant le marché passé entre la Société (E.S.C.O.T.A.) et l'Entrepreneur (B.E.T.E.R.E.M.).

2.1. NATURE DES TRAVAUX EFFECTUES

D'après le C.P.S. (Article 1.05), les travaux et fournitures à exécuter comprennent, en général :

- les terrassements pour l'ameublissement des sols de plantation,
- la fourniture et la mise en place de tourbe, d'engrais et de fumure organique,
- la fourniture et la mise en place de filets de protec-
- la fourniture de tuteurs et de piquets de repérage,
- la fourniture de terre végétale,
- la plantation des végétaux, y compris transport à pied d'œuvre, arrosages et garantie de reprise,
- l'ensemencement des parties à engazonner,
- l'exécution d'aires stabilisées sablées, avec pose de bordurettes,
- la fourniture et la pose de tables et bancs préfabriqués en béton.

L'examen de l'aspect technique des travaux n'étant pas de notre compétence, nous nous limiterons à la discussion de ceux qui ont une incidence, directe ou indirecte, sur l'environnement et plus particulièrement sur l'évolution possible du paysage végétal.

2.2. PRINCIPES D'EXECUTION

2.2.1. Fumure organique, engrais

La fumure organique prescrite est un marc de raisin épépiné; quant à l'engrais minéral, il s'agit du «Nitrophoska permanent 15-9-15-S» utilisé aussi dans le cas d'enherbement des talus. Pour obtenir une bonne rétention en eau le produit Agromousse, préparé en flocons, est mélangé à la terre au moment des trouaisons.

La proportion de chacun de ces éléments (Nitrophoska, Fumure, Agromousse) dans le mélange à apporter est fixée dans le C.P.S. — Article 3.04 : Préparation des sols — qu'il s'agisse de :

- sujets forestiers, ayant 20/30 cm de hauteur,
- arbre en isolé, de 60/80 cm de hauteur,
- grands sujets, supérieurs à 80 cm de hauteur,
- arbustes et plantes grimpantes, en isolé ou en massif,
- massif de plantes vivaces,
- sols pour engazonnement.

2.2.2. Terre végétale

La terre végétale, utilisée pour les fosses de plantation et les massifs, sera apportée en cas d'insuffisance de terre après fouille (cas de sol pierreux), (C.P.S. – Article 3.04). Ses qualités physiques (C.P.S. – Article 2.09) doivent être celles d'une bonne terre franche homogène, exempte de pierres et de corps étrangers. Elle doit répondre, dans sa composition minéralogique moyenne, aux spécifications suivantes :

Argile et limon Sable fin et sable grossier.													
Calcaire										. 5	à	12	%
Humus								su	pe	érieu	ır :	à3	%
pH					_					.nei	ıtı	e	

2,2.3. Filets de protection

Les filets de protection sont du type POLYNET P.107.HO ou NELTON maille 45, de couleur jaune, ou similaire. Ils ont été coupés en élements de 80 cm dont 50 cm dépassent du sol. Ces filets en plastique ont servi pour la protection des pins destinés aux plantations de boisement (C.P.S. – Article 3.05/A). Les espèces utilisées comme arbres de boisement sont les suivantes:

Pinus halepensis Mill	
Pinus brutia Ten	
Pinus eldarica Medw	
Quercus pubescens Willd	
Quercus ilex L	
Fraximus oxyphylla Bieb Frêne à feuilles aigue	ës

Cette liste appelle un certain nombre de remarques concernant l'aménagement des abords d'autoroute en région méditerranéenne. Si *Pinus halepensis* Mill., *P. brutia* Ten. et *P. eldarica* Medw., sont bien

adaptés aux conditions du milieu, il n'en est pas de même pour *Fraximus oxyphylla* Bieb. qui est une espèce mésophile de bordure des cours d'eau. Quant aux chênes, *Quercus pubescens* Willd. et *Q. ilex* L., il est connu que leur implantation en zones découvertes est très difficile et que leur réussite est bonne en sous-bois de Pin, soit en milieu préforestier.

2.3. OBSERVATIONS SUR LE TERRAIN ET DIS-CUSSION

L'examen des données recueillies, concernant les principes d'exécution des travaux énumérés ci-dessus (2.2.), ainsi que les observations faites sur le terrain nous amènent à exprimer quelques réflexions à ce sujet.

2.3.1. Amendements et exigences écologiques

Les différents mélanges de fumure organique et d'engrais, l'apport de terre végétale en cas d'insuffisance dénotent que les travaux effectués ont été réalisés dans le but de réussir la plantation en tant que telle. Par ailleurs, au terme des Articles 3.11 et 3.12 du C.P.S., l'Entrepreneur n'est tenu d'assurer l'entretien que pendant une année à compter de la réception provisoire des travaux. Les plantes utilisées n'ont pas été considérées comme étant un élément écologique qu'il faut intégrer dans le complexe que constitue le milieu ambiant.

Il ne suffit pas de choisir les essences à planter en fonction de celles qui se trouvent à côté, ni de leur aménager un bon trou de plantation; il serait préférable de s'assurer que le tapis végétal, leur servant plus tard de sous-bois, puisse s'installer et évoluer vers une telle finalité écologique. Dans le cas d'absence du tapis végétal, ceci peut être réalisé à l'aide d'un semis adéquat, à la suite d'une étude phytoécologique du milieu considéré.

2.3.2. Protection des jeunes plantes

Le recours aux filets de protection (2.2.3.) est un procédé dont les inconvénients sont plus prépondérants que les avantages. Il est unanimement reconnu que les objets en plastique ne sont pas biodégradables. Pourquoi ne pas s'en tenir à un traitement parasitaire adéquat, basé sur une étude zooécologique, permettant de préserver efficacement les plantations des attaques d'insectes ou de rongeurs (1); il en est de même pour la lutte contre les maladies cryptogamiques.

De plus, les racines des sujets utilisés pour les reboisements en Pin tire-bouchonnent à l'intérieur de ces filets. Les plantations sont condamnées à terme et ne pourront en aucune manière se développer pour atteindre le but fixé : reboiser les versants de l'autoroute.

⁽¹⁾ Leur densité dans les biocénoses méditerranéennes, surtout dégradées, est nettement inférieure à celle que nous connaissons pour les régions extraméditerranéennes.

2.3.3. Problème de la pollution

L'article 2.03 du C.P.S. - Provenance des végétaux - précise que l'Entrepreneur est tenu de prendre les végétaux dans les pépinières de la région méditerranéenne exclusivement. L'article 2.04 - Conditions auxquelles les plantes et graines doivent satisfaire - énumère les conditions de qualités et de garanties phénologiques, physiologiques et phytosanitaires. Ces règlements sont certainement de bon aloi ; cependant, aucune remarque n'est faite à propos de la tolérance de ces végétaux à se développer en bordure de l'autoroute. ni en ce qui concerne leur résistance aux produits toxiques contenus dans les gaz d'échappement des voitures qui empruntent cette voie de circulation. Il est connu en effet que certains Conifères sont plus sensibles que d'autres à la pollution atmosphérique ; citons comme exemple le Pin d'Alep, plus sensible que le Pin noir d'Autriche (Pinus laricio, var. austriaca Höss), ce dernier étant bien résistant.

Le problème du dépôt des oxydes de plomb aux abords immédiats de l'autoroute est à prendre en considération ; cet aspect de la pollution est le plus important, mais non point le seul, dans le cas qui nous préoccupe. Il serait intéressant, après des études physiologiques et phénologiques, d'arriver à dresser une liste des essences méditerranéennes pouvant avoir un développement quasi-optimal dans de telles conditions.

III. – AUTRES INCIDENCES SUR L'ENVIRONNEMENT

Les problèmes relevant de l'enherbement des talus et de l'aménagement des espaces plantés ne sont pas les seuls qui se posent en bordure d'une autoroute. Voici, exposés brièvement, quelques autres aspects des impacts sur l'environnement.

• Modifications paysagères

La colonisation de grands remblais par un tapis herbacé, comme il en est le cas pour celui situé à l'entrée des Carrières du Valdaren, n'a pas été faite. Pour le cas qui nous concerne, elle a été réalisée seulement par des essences comme le Pin d'Alep. Il y a là «épave paysagère», mais en même temps un risque de glissement, l'érosion en rigoles étant fortement accentuée.

• Perturbation du microclimat, couloir phonique

La végétation en place aussi bien que les microreliefs de la région constituaient un brise-vent naturel. Leur élimination par le passage de l'autoroute aménage un couloir au vent sur toute la trouée de celle-ci. Cette libre circulation du vent, combinée à l'amplification de l'effet de plaine, fait que le couloir phonique est plus étendu que prévu. En effet, le bruit des voitures circulant sur l'autoroute s'entend très bien à la Cadière, il est même très perceptible au Castellet, qui est pourtant un «site classé».

• Incidence sur la ripisilve (planche 2)

De par son tracé, l'autoroute B52 longe ou traverse, par certains endroits, le cours du «Grand Vallat». Le résultat est que la rivière a été, localement, endiguée ; son lit fut abaissé de 0,8 à 1 mètre en moyenne, et son cours a été rectifié. Ces travaux ont une action secondaire et néfaste à la longue, principalement en ce qui concerne les tronçons de ripisilve (formation végétale propre aux abords des cours d'eau) qui ont été épargnés jusqu'ici.

La ripisilve, qui d'ailleurs a été taillée parfois, tend à être entamée plus facilement. Le lit de la rivière ayant été abaissé, l'eau va creuser les rives vers l'intérieur et en profondeur (schéma B). Dans un deuxième temps, ces rives vont s'effondrer (schéma C) et il en résultera une destruction progressive de la ripisilve, accompagnée d'une obstruction du cours d'eau par les matériaux qui s'y seront déposés.

Ce phénomène est observable, plus particulièrement, en bordure des «Canniers» qui bordent les champs de vigne ; il pourrait, en cas de crue, favoriser la disparition des terres cultivées en bordure du lit de la rivière.

Actuellement, cette incidence est ressentie, le plus, en aval du «Grand Vallat». Nous l'avons mise en évidence en comparant la répartition de la ripisilve avant et après la mise en service de cette autoroute (planches 3 et 4).

CONCLUSION

L'étude qui a précédé nous permet de tirer les conclusions suivantes :

- En tant que concessionnaire de l'autoroute B52, la Société E.S.C.O.T.A. a établi une règlementation assez stricte en vue de la passation du marché d'aménagement des espaces plantés de cette autoroute, section La Ciotat Saint Cyr Bandol.
- L'entreprise B.E.T.E.R.E.M. qui a exécuté les travaux sus-mentionnés s'est acquittée, en sa qualité de «paysagiste», de la part qui lui a été incombée.
- Les prospections et les recherches que nous avons effectuées sur le terrain nous ont conduit à constater, une fois de plus, que les projets d'équipement se font, à tous les stades, sans vraiment prendre en considération l'écologie et l'environnement.

Pour le cas particulier des talus, nous avons vu qu'il n'a pas été tenu compte de l'adaptation écologique des espèces, des problèmes de concurrence interspécifique,

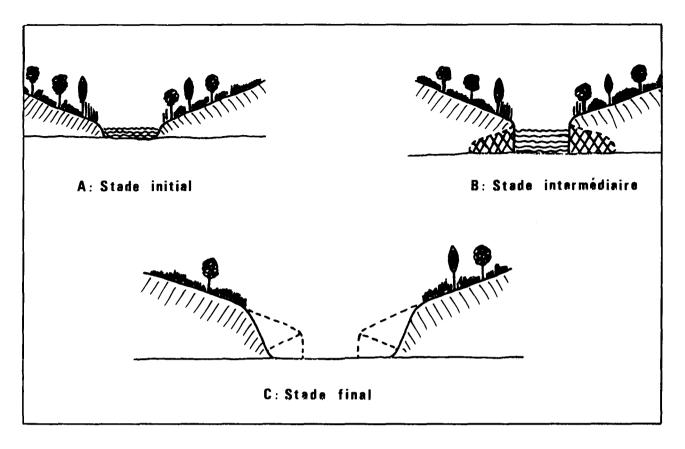


Planche 2: Incidence sur la ripisilve (schéma en coupe transversale).

de la durée de la couverture végétale, ni de l'importance du mode d'enracinement des espèces en vue de bien fixer le sol. Ce sont des données écologiques qui ont été complètement négligées.

De même, en ce qui concerne les plantations et les reboisements des versants, il manquait des options précises comme par exemple le choix d'espèces résistantes à la pollution atmosphérique.

Nous avons vu également que les incidences du tracé de l'autoroute se répercutent à une certaine distance : modification de la ripisilve, couloir phonique plus étendu que prévu, colonisation des terrils occasionnés par l'autoroute, modifications microclimatiques, risques d'incendies, etc...

• Gageons que, dans un un avenir très proche, les décrets d'application de la Loi nº 76-629 du 10 Juillet 1976, relative à la «Protection de la Nature», puissent être le point de départ d'une nouvelle optique dans la réalisation de tels projets, aussi bien que pour toute action projetée et ayant des impacts sur notre milieu de vie. Cette optique écologique verra l'optimum de son efficacité lors de son application dans des études généralisées de planification écologique, études qui permettront d'éviter bien de gaspillages soit au niveau technique, soit au niveau financier.

BIBLIOGRAPHIE

B.E.T.E.R.E.M. (1975) — Aménagement des espaces plantés. Cahier des Prescriptions Spéciales. Autoroute B52, section : La Ciotat — Saint Cyr — Bandol.

B.E.T.E.R.E.M. (1976) – Enherbement de l'autoroute B52 – Note technique.

Fina France (1973) – Procédé Humofina P.A.M. – Note technique.

Flora U.R.S.S. (1973) — Index général des Genres et Espèces.

Fournier P. (1961) - Les quatre flores de la France.

I.G.N. (1975) — Carte touristique de la France; 1/100 000; feuille 67; Marseille — Carpentras. (Edition 2).

Kerguelen M. (1975) — Les Graminées de la Flore Française. Essai de mise au point taxonomique et nomenclaturale; in: LEJEUNIA, Nouvelle Série n° 75:1-344.

Sica de Basse-Provence () – Agromousse – Fiche technique.

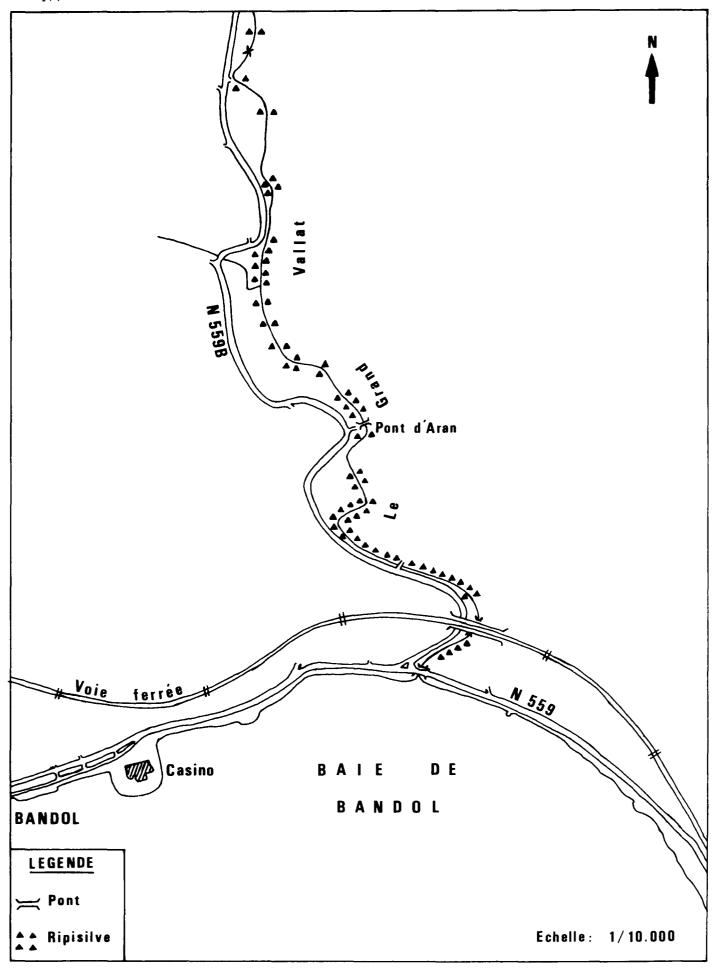


Planche 3: Répartition schématique de la ripisilve "pré-autoroute".

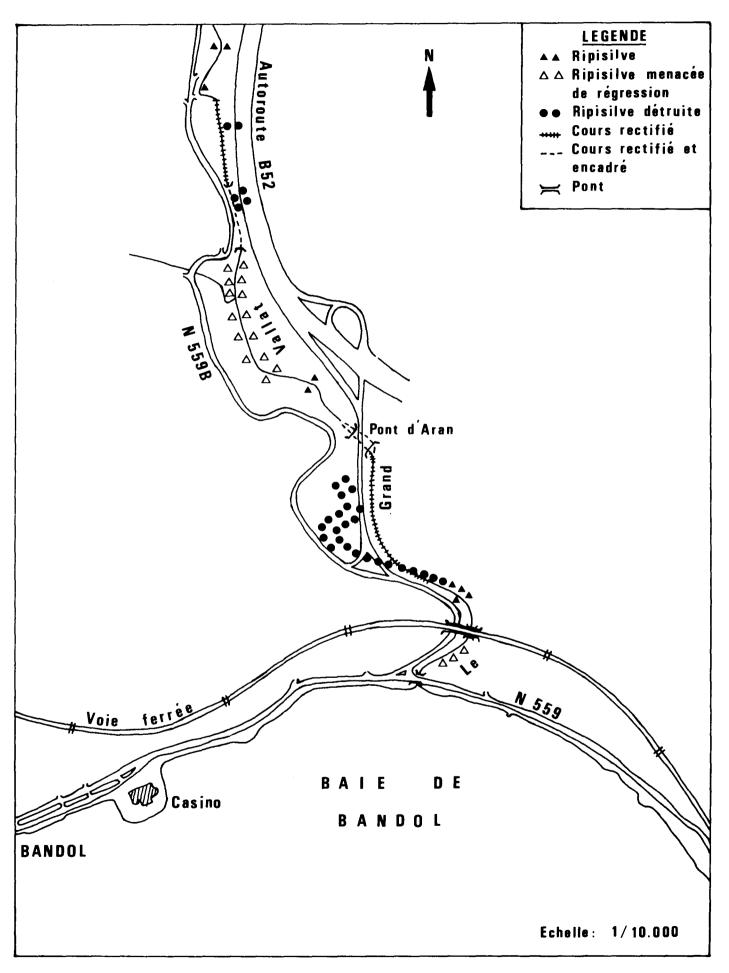


Planche 4: Répartition schématique de la ripisilve "post-autoroute".

CONTENTS

L. BIGOT - Contributions to the knowledge of the biocoenosis on wet surfaces in Corsica.	5
L. BIGOT, P. LEGIER, MUSSO — Biocenosis of sea-shore habitats in the Rhône - Delta Camargue	13
J. GIUDICELLI, J. TALIN — Studies on running water communities of coleoptera in Corsica	33
F. GUILLAUMONT — Studies on biology and ecology of some Hemineura species in West Provence (Psocoptera Elipsocidae)	55
P. LEGIER — The life cycle of Ancylus fluviatilis (Gastropoda Basommatophora) in an intermittent stream of calcareous Provence	67
JC. LIONS — Application of the cyclic specific diversity concept on the dynamics of three Oribate (Acari) populations of Sainte Baume forest (Var - France) - Part II: Temporal variability in three prospected levels	85
G. PREVOST, P. BARTOLI — Ecological research work about trematodes life-cycles in a Provencial lagoon (France) - I, the cycle of Microphallus claviformis (Brandes, 1888) (Microphallidae Travassos, 1920)	105
G. AUBERT — Essay about ecological interpretation of the Ericacees over Provence (region in the south east of France)	113
E. BENABID - A sylvo-pastoral study of the Tetraclinis at Amsittene (Maroc)	125
JP. HEBRARD — A contribution to the study of bryophytic vegetation in Corsican scrubs : dry Cistus formations and <i>Halimium halimifolium</i> populations	133
A. ISTAMBOULI, P. NEVILLE — Nature of the bud rest periods of the young plants born of seed or cuttings, in Olea europaea L	151
M. REILLE — Pollen analysis from the peat-bog of the Ovace plateau (montagne de Cagna - Corsica)	159
S. SAFI — Considerations about the management of a highway's planted areas, in a mediterranean region. Some of its impacts upon the environment	167

SOMMAIRE

L. BIGOT – Contribution à la connaissance des zoocoenoses ripicoles de surface en Corse.	5
L. BIGOT, P. LEGIER, JJ. MUSSO — Les biocénoses des substrats meubles d'un haut de plage (Camargue)	13
J. GIUDICELLI, J. TALIN – Recherches sur les peuplements de coléoptères d'eau courante en Corse.	33
F. GUILLAUMONT – Sur la biologie et l'écologie des espèces du genre Hemineura tetens en Provence occidentale (Psocopteres Elipsocidae)	55
P. LEGIER — Analyse du cycle biologique d'Ancylus fluviatilis (Gastropoda Basommatophora) dans un ruisseau temporaire de la Provence calcaire	67
JC. LIONS — Application du concept de la diversité spécifique à la dynamique de trois populations d'Oribates (Acariens) de la forêt de la Sainte Baume (Var) - Partie II : Variabilité temporelle selon les différents niveaux prospectés	85
G. PREVOST, P. BARTOLI — Recherches écologiques sur les cycles évolutifs de Trematodes dans une lagune de Provence (France) - I, le cycle de Microphallus claviformis (Brandes, 1888) (Microphallidae Travassos, 1920)	105
G. AUBERT — Essai d'interprétation écologique de la répartition des Ericacées en Provence (région du Sud-Est de la France)	113
A. BENABID – Etude sylvo-pastorale de la tétraclinaie de l'Amsittène (Maroc)	125
JP. HEBRARD — Contribution à l'étude de la végétation muscinale de quelques formations du maquis Corse. Les cistaies sèches et les peuplements à Halimium halimifolium	133
A. ISTAMBOULI, P. NEVILLE — Nature des périodes de repos des bourgeons de jeunes plants issus de semis ou de boutures chez Olea europaea L	151
M. REILLE — Analyse pollinique de la tourbière du plateau d'Ovace (montagne de Cagna-Corse)	159
S. SAFI — Réflexions sur le problème d'aménagement des espaces plantés d'une autoroute, en région méditerranéenne. Quelques incidences de cette autoroute sur l'environnement	167