

# VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Banyuls-sur-Mer

Série C : Biologie Terrestre

Tome XVII - 1966 - Fasc. 1 - C



MASSON & C<sup>ie</sup>

120, Bd St-Germain, Paris VI<sup>e</sup>

# VIE ET MILIEU

## BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITE DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel, comprenant six fascicules, contient environ 1200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries :

Série A : Biologie marine; Série B : Océanographie; Série C : Biologie terrestre.

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

Les manuscrits sont reçus par le Professeur P. DRACH, Directeur de la Publication, ou M. L. LAUBIER, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, 66, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

### Membres des Comités de Rédaction

#### Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C. BOCQUET (Paris, France), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), J. MAETZ (C.E.A., Villefranche-sur-Mer, France), M. PAVANS DE CECCATTY (Lyon, France), G. PETIT (Paris, France), G. TEISSIER (Paris, France), O. TUZET (Montpellier, France).

#### Série B : Océanographie

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

#### Série C : Biologie terrestre

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

L'abonnement part du n° 1 de chaque année (6 fascicules par an).

Les abonnements sont reçus par la Librairie MASSON & Cie, 120, boulevard Saint-Germain, Paris VI<sup>e</sup>.

France et zone franc (Pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) ..... 60 FF

Règlement par chèque bancaire ou chèque postal (C.C.P. 599, Paris) ou mandat. .... 650 FB

Belgique et Luxembourg ..... 65 FF

Autres pays .....

Prix payables dans les autres monnaies au cours des règlements commerciaux du jour du paiement, par l'une des voies suivantes : chèque sur Paris d'une banque étrangère; virement par banque sur compte étranger; mandat international.

Prix du fascicule séparé ..... 18 FF

Changement d'adresse ..... 0,50 FF

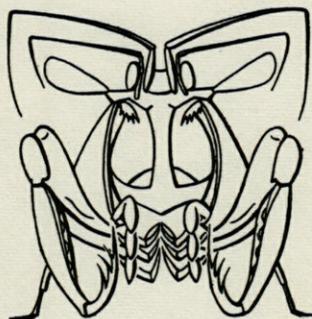
# VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Banyuls-sur-Mer

Série C : Biologie Terrestre

Tome XVII - 1966 - Fasc. 1 - C



MASSON & C<sup>ie</sup>

120, Bd St-Germain, Paris VI<sup>e</sup>

# VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Nanterre-Meudon

Série C : Biologie Terrestre

Tom. XVII - 1966 - Fasc. 1 - C



MASSON & Co

120, Bd St-Germain, Paris VI<sup>e</sup>

## SOMMAIRE

- M. CANARD. — Remarques sur le genre *Rhizopulvinaria* et sur une espèce peu connue du midi de la France : *Rh. grassei* (Balachowsky). — (*Coccoidea, Coccidae*) ..... 443
- Charles P. BLANC. — Notes sur les *Gekkonidae* de Madagascar. — I. - Observations relatives à deux espèces de *Geckolepis* : *G. maculata* Peters, 1880 et *G. typica* Grandidier, 1867 ..... 453
- Guy NAULLEAU. — Etude complémentaire de l'activité de *Vipera aspis* dans la nature ..... 461
- J.H. VAN BREE, F. CHANUDET et M.C. SAINT GIRONS. — Sur une collection de bacula de Renards, *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) provenant de France ..... 511
- J.C. DEPIN, F. ALAPHILIPPE, Y.M. GARGOUÏL avec la collaboration technique de J.C. ECALE. — Chambre conditionnée pour la conservation d'animaux aquatiques ou amphibiens avec dispositifs électroniques de régulation et d'automatisation ..... 515
- Roger DAJOZ. — Ecologie et Biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie (1<sup>re</sup> partie) ..... 525

## SOMMAIRE

443	M. CAYROL. — Remarques sur le genre <i>Haliopneustes</i> et sur une espèce peu connue du midi de la France : <i>H. grossi</i> (Dobrowsky); — (Coquille, Coquille)
453	GASTON P. BLANC. — Notes sur les <i>Gekkonidae</i> de Madagascar. — I. — Observations relatives à deux espèces de <i>Gekkonidae</i> : <i>G. maculata</i> Peters, 1860 et <i>G. lignea</i> Girard, 1867
461	GUY RAILLARD. — Etude complémentaire de l'activité de l'œuf dans la nature
471	J. H. VAN BUREN, F. GRANDET et M. C. SAINT GIBSON. — Sur une collection de bacilles de Béhre, l'œuf unique (Linnaeus, 1758) provenant de France
476	J. C. DEBIS, F. ALBERTINI, Y. M. GAROZZI avec la collaboration technique de J. C. ECHE. — Chambre conditionnée pour la conservation d'œufs aquatiques ou amphibies avec dispositifs électroniques de régulation et d'automatisme
486	ROGER BAZON. — Ecologie et Biologie des <i>Colobotes xylophages</i> de la forêt (1 <sup>er</sup> partie)

REMARQUES SUR LE GENRE *RHIZOPULVINARIA*  
ET SUR UNE ESPÈCE PEU CONNUE  
DU MIDI DE LA FRANCE : *RH. GRASSEI*  
(Balachowsky) - (*Coccoidea*, *Coccidae*)

par M. CANARD

Laboratoire d'Entomologie  
Faculté des Sciences, 31-Toulouse

Le genre *Rhizopulvinaria* a été créé par BORKHSENIUS en 1952, lors du fractionnement du grand complexe *Pulvinaria* Targ., essentiellement pour regrouper des cochenilles floconneuses souterraines; elles étaient, pour la plupart, rattachées à *Pulvinaria artemisiae* Signoret que l'on considérait alors comme polyphage, simplement en raison de la similitude de leur genre de vie. BORKHSENIUS a donc isolé de ce groupe six espèces nouvelles, en même temps qu'il décrivait six espèces inconnues, dont deux peuvent vivre sur rhizomes d'armoise, mais n'avaient pas été l'objet d'une description antérieure. Puis, cinq types inféodés à d'autres plantes et précédemment classés dans les genres *Pulvinaria*, *Ctenochiton* et *Eulecanium* en ont été rapprochés; plus tard, BORKHSENIUS (1957) a décrit une autre espèce et MATESOVA (1960) en a créées quatre, portant donc à vingt-trois le nombre des *Rhizopulvinaria*.

Les caractères morphologiques de la femelle adulte, toujours seuls envisagés en détail dans les descriptions, permettent de la séparer aisément des autres femelles de *Pulvinariini*. Les principaux sont les suivants :

- l'ornementation marginale est assurée par des épines droites, arrondies ou effilées au sommet,
- les épines stigmatiques, nettement différenciées (rarement absentes) sont toutes égales dans chaque groupe,
- les digitules des tarsi et des prétarsi sont minces et très peu dilatées à leur extrémité,

- la face interne du prétarse possède une dent parfois peu visible,
- la fente anale est courte,
- l'ovisac, de type rond, est saillant,
- la femelle pondreuse, adhérente au support, n'est pas sclérifiée.

Les plantes-hôtes hébergeant les Rhizopulvinaires sont en majorité des chaméphytes et des hémicryptophytes. Elles ont souvent des feuilles fines, des tiges plus ou moins ligneuses et surtout, ceci est essentiel pour la survie de l'insecte, des souches, des racines ou des rhizomes importants sur lesquels ce dernier passe donc toujours la mauvaise saison. Cet habitat, s'il se retrouve chez d'autres groupes de coccides (*Ericoccinae*, *Filipiinae*, *Aclerdidae* ...) est rare chez les *Pulvinariini*; en dehors des *Rhizopulvinaria*, seules quelques *Pulvinaria* comme *P. rhizophila* Borchs. vivent sur racines et ont été longtemps confondues, elles aussi, avec *Rh. artemisiae* (Sign.).

Les espèces botaniques capables de nourrir ces cochenilles sont variées, mais les Composées sont les plus nombreuses. Ainsi, quinze Rhizopulvinaires peuvent s'y fixer, parmi lesquelles huit vivent uniquement sur celles-ci; dix se trouvent sur *Artemisia* dont cinq sont inféodées à ce genre. En outre, on connaît six espèces sur Caryophyllacées, cinq sur Chénopodiacées, deux sur Umbellifères, deux sur Légumineuses, tandis que Labiées, Scrofulariacées, Plombaginées et Ericacées en hébergent une chacune. Et dans ces diverses familles, seules les plantes affectionnant les lieux arides sont des hôtes pour ces cochenilles : rocailles, décombres, sables détritiques et même sables marins semblent constituer leur biotope préféré.

La répartition du genre, pour les espèces actuellement connues, est méditerranéenne et médio-asiatique. Dans le bassin de la Méditerranée orientale, trois espèces sont signalées en Egypte et en Irak (HALL, 1923 et 1926; BODENHEIMER, 1943). L'U.R.S.S. du Sud en compte dix-sept dans sa faune (BORKHSENIUS, 1957; MATESOVA, 1960) : autour de la Mer Noire, une espèce a été inventoriée en Ukraine, deux en Géorgie, trois en Arménie; plus à l'Est, quatre espèces habitent la Turkménie, tandis qu'en Asie centrale, il a été signalé une espèce en Ouzbékistan, une en Kirguisie, douze au Kazakhstan principalement oriental, et trois au Tadjikistan. Ajoutons que certaines d'entre elles se trouvent jusqu'à une altitude élevée, telle *Rh. hissarica* Borchs. qui atteint 3 500 m au Tadjikistan. Dans le bassin occidental de la Méditerranée enfin, trois espèces ont été décrites, toutes trois de France : *Rh. artemisiae* (Sign.) a été découverte en 1873 aux environs de Montpellier, puis retrouvée en Camargue (BALACHOWSKY, 1936b); plus tard, *Rh. grassei* (Balachowsky) fut récoltée en Catalogne française (BALACHOWSKY, 1936a) et *Rh. ericae* (Balachowsky), dans l'Estérel (BALACHOWSKY, 1936c).

*RHIZOPULVINARIA GRASSEI* (Balachowsky)

Trouvée pour la première fois en 1933 par le Professeur P. GRASSÉ sur une petite plage de la Côte Vermeille, cette belle Pulvinaire fut décrite sous le nom générique d'*Eulecanium*. Elle a cependant tous les caractères du genre qui nous occupe ici (\*). Sans revenir sur la description originelle de l'espèce, nous nous permettrons de la compléter par quelques détails qui en facilitent la reconnaissance et nous ferons part de quelques observations concernant son mode de vie.

MORPHOLOGIE

L'œuf est jaune-verdâtre, très finement saupoudré de cire blanche et non collante. Sa forme est symétrique et les tailles moyennes de ses axes sont de  $442 \mu \pm 4$  de long et  $219 \mu \pm 2$  de large. Il est donc parmi les plus gros œufs des *Coccidae*, car, seule dans les espèces observées, *Eulecanium bituberculatum* (Targ.) pond des œufs de plus grande dimension ( $475 \times 226 \mu$ ).

La larve néonate se distingue nettement des autres larves de *Pulvinariini* par ses stylets buccaux très longs, enroulés dans une crumena qui descend largement dans l'abdomen et remonte au-delà des hanches antérieures; la longueur cruménale approchée (CANARD, 1965) est de  $440 \mu \pm 6$  ( $52 + 48$ ).

*La femelle adulte*

Avant la ponte, la femelle adulte ayant atteint son complet développement est d'assez petite taille, fortement bombée, presque hémisphérique comme toutes les femelles du genre. Ses mensurations, dans la population récoltée, sont les suivantes :

longueur moyenne	3,06 mm,	maximum observé	3,5 mm
largeur	» 2,45 mm,	»	2,7 mm
hauteur	» 1,87 mm.		

Sa couleur va du bistre au violacé, aussi bien dorsalement que ventralement. Le tégument dorsal, rugueux d'aspect, est recouvert d'un pseudopuparium important. La face ventrale, brillante, est mar-

(\*) Ceci confirme l'hypothèse de BORKHSENIUS (1957) qui pensait, d'après la description, devoir replacer cette Lécanine parmi les *Rhizopulvinaria*.

quée par de larges sillons stigmatiques poudrés de blanc. Les appendices, de même couleur que le tégument, se distinguent mal, tandis que les plaques anales, d'un brun foncé, sont bien visibles.

Pendant la ponte, la femelle se plisse transversalement, dans la partie axiale seulement (fig. 1). Il apparaît un liseret jaune pâle tout le tour du corps qui va s'agrandissant au fur et à mesure que la ponte se poursuit. Lorsqu'elle se termine, la femelle est soulevée verticalement par son ovisac, la région céphalique restant adhérente au support. Après la mort, la femelle, non sclérifiée, est d'une teinte brun chocolat.

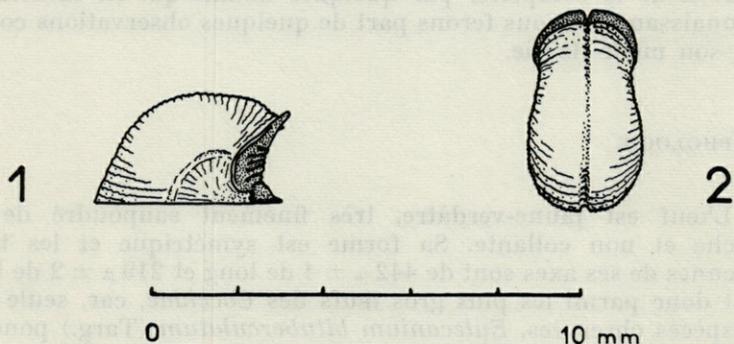


FIG. 1 et 2. — *Rhizopulvinaria grassei* (Balachowsky). 1, ovisac de la femelle adulte vu de profil. 2, *idem* vu de dessus.

L'ovisac (fig. 1 et 2) de type rond, est blanc pur, très finement strié transversalement. Il est gravé d'un profond sillon axial et, de chaque côté, d'un sillon prenant naissance au milieu du corps. La cire qui le constitue est sèche, non collante : de ce fait, il conserve longtemps une forme précise. Ses dimensions moyennes sont les suivantes : longueur : 4,5 mm, largeur : 2,6 mm, hauteur : 2,5 mm (Maximum observé : 5,6 × 3,1 × 2,8 mm).

Les caractères microscopiques font de *Rhizopulvinaria grassei* une Pulvinaire à antennes courtes, à pattes moyennes et à plaques anales longues. On remarquera qu'ainsi décrite, cette espèce semble très proche de celle que BORKHSENIUS décrivit en 1952 sous le nom de *Rh. spinifera*. Cette dernière vit en Ukraine du Sud et en Géorgie, sur *Dianthus orientalis* Ad., *Gypsophila* sp. et *Achillea* sp.

Les antennes (fig. 3) sont formées de huit articles ; le premier, fortement conique, est d'une longueur difficile à apprécier ; les articles suivants mesurent en moyenne : le deuxième 44  $\mu$ , le troisième 51  $\mu$ , le quatrième 37  $\mu$ , le cinquième 41  $\mu$ , le sixième 27  $\mu$ , le septième 26  $\mu$  et le huitième 36  $\mu$ . Il n'est pas rare que les articles

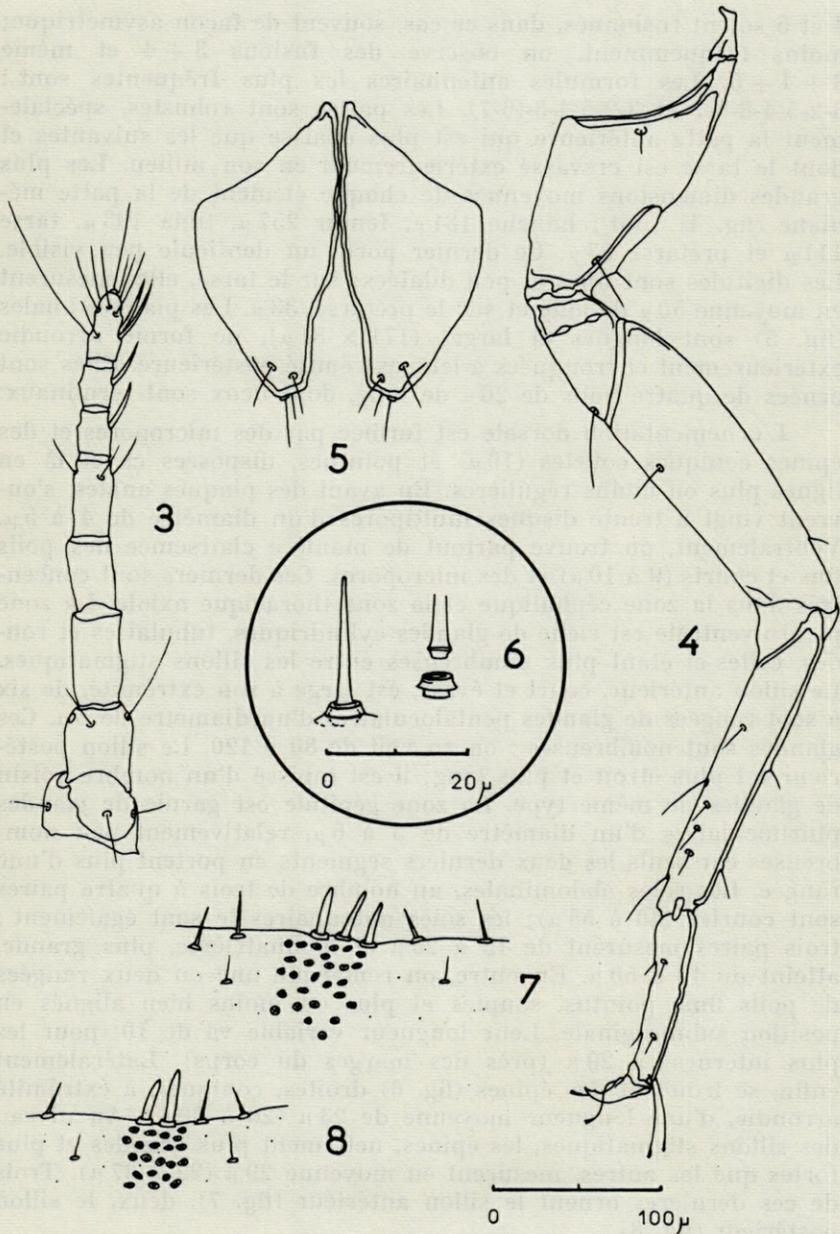


FIG. 3 à 8. — *Rhizopulvinaria grassei* (Balachowsky), femelle adulte. 3, antenne gauche (vue ventrale). 4, patte médiane gauche (vue ventrale). 5, plaques anales. 6, épines marginales. 7, épines stigmatiques antérieures. 8, épines stigmatiques postérieures.

4 et 5 soient fusionnés, dans ce cas, souvent de façon asymétrique; moins fréquemment, on observe des fusions 3 + 4 et même 3 + 4 + 5. Les formules antennaires les plus fréquentes sont : 3-2-5-4-8-6-7 et 3-2-5-4-8-(6-7). Les pattes sont robustes, spécialement la patte antérieure qui est plus épaisse que les suivantes et dont le tarse est crevassé extérieurement en son milieu. Les plus grandes dimensions moyennes de chaque élément de la patte médiane (fig. 4) sont : hanche 181  $\mu$ , fémur 257  $\mu$ , tibia 193  $\mu$ , tarse 111  $\mu$  et prétarse 37  $\mu$ . Ce dernier porte un denticule peu visible. Les digitules sont fines et peu dilatées; sur le tarse, elles mesurent en moyenne 50  $\mu$  de long et sur le prétarse, 33  $\mu$ . Les plaques anales (fig. 5) sont longues et larges (171  $\times$  81  $\mu$ ), de forme arrondie extérieurement et tronquées à leur extrémité postérieure. Elles sont ornées de quatre poils de 26  $\mu$  de long, dont deux sont terminaux.

L'ornementation dorsale est formée par des micropores et des épines coniques courtes (10  $\mu$ ) et pointues, disposées çà et là en lignes plus ou moins régulières. En avant des plaques anales, s'ouvrent vingt à trente disques multipores d'un diamètre de 4 à 5  $\mu$ . Ventralement, on trouve partout de manière clairsemée des poils fins et courts (9 à 10  $\mu$ ) et des micropores. Ces derniers sont concentrés dans la zone céphalique et la zone thoracique axiale. La zone pleuro-ventrale est riche de glandes cylindriques, tubulaires et rondes, celles-ci étant plus nombreuses entre les sillons stigmatiques. Le sillon antérieur, court et évasé, est large à son extrémité, de six à sept rangées de glandes pentaloculaires d'un diamètre de 6  $\mu$ . Ces glandes sont nombreuses : on en voit de 80 à 120. Le sillon postérieur est plus étroit et plus long; il est tapissé d'un nombre voisin de glandes de même type. La zone génitale est garnie de glandes pluriloculaires d'un diamètre de 5 à 6  $\mu$ , relativement peu nombreuses car seuls les deux derniers segments en portent plus d'une rangée. Les soies abdominales, au nombre de trois à quatre paires sont courtes (40 à 55  $\mu$ ); les soies antennaires le sont également : trois paires mesurent de 15 à 20  $\mu$  et la quatrième, plus grande, atteint de 40 à 50  $\mu$ . En outre, on remarque une ou deux rangées de poils fins, pointus, souples et plus ou moins bien alignés en position submarginale. Leur longueur variable va de 10 (pour les plus internes) à 20  $\mu$  (près des marges du corps). Latéralement enfin, se trouvent des épines (fig. 6) droites, coniques, à extrémité arrondie, d'une longueur moyenne de 23  $\mu$  (20 à 30  $\mu$ ). Au niveau des sillons stigmatiques, les épines, nettement plus grandes et plus fortes que les autres, mesurent en moyenne 29  $\mu$  (22 à 37  $\mu$ ). Trois de ces dernières ornent le sillon antérieur (fig. 7), deux, le sillon postérieur (fig. 8).

## BIOTOPE

Nos récoltes ont été faites dans la garrigue près de Banyuls-sur-Mer, milieu extrêmement aride, subissant de violents excès de sécheresse et de chaleur en été et très peu influencé, dans ses groupes biocénétiques, par la proximité de la mer (VAN HEERDT et KRAMER, 1952). Le fenouil : *Foeniculum vulgare* Mill. *piperitum* (Ucria), plante rudérale, subsiste aisément dans ce milieu, bien que n'étant pas une espèce littorale. C'est sur cet hôte que nous avons trouvé *Rh. grassei* et que nous l'avons élevée au laboratoire. Les femelles vivent en colonies rares mais souvent très populeuses, se tenant sur la souche, juste au-dessous du niveau du sol; elles peuvent être occasionnellement localisées sur la tige, mais seulement lorsque celle-ci est couchée sous une pierre éboulée. Nous ne les avons jamais trouvées sur les racines, pas plus qu'elles n'y sont descendues en cours d'élevage où elles en avaient alors la possibilité : les fenouils en pot étaient en effet profondément dégagés dans un manchon de rhodoïd.

## CYCLE ET DÉVELOPPEMENT

Le cycle de *Rh. grassei* est annuel et les traits principaux en sont les suivants :

- il y a quatre stades de développement pour la femelle,
- la parthénogenèse thélytoque est constante dans la population observée,
- l'hibernation se fait sous forme de jeunes femelles après migration descendante,
- la ponte a lieu au printemps, sans migration ascendante,
- la remontée des larves néonates est partielle.

La ponte débute à partir du 15 mai et se poursuit jusqu'au 15 juin, la maturité sexuelle étant échelonnée au sein de la population. Après une incubation d'une durée d'environ un mois, les larves néonates remontent dès l'éclosion hors du sol et se fixent sur la tige. Elles ne se mettent jamais ni sur feuilles, ni sur pétioles et ne colonisent pas les tiges secondaires lorsque leur diamètre devient inférieur à 3 ou 4 mm.

Entre le 15 et le 25 juillet se fait la première mue : la longueur moyenne des jeunes larves est alors de 0,94 mm. La croissance continue régulièrement et, lorsque la taille moyenne est de 1,24 mm, les larves effectuent leur deuxième mue qui se situe

vers le 10 août. Au début du mois de septembre, apparaissent les premières femelles adultes, la taille à la dernière mue étant en moyenne de 1,99 mm. A partir de cette époque, *Rh. grassei*, qui était restée jusqu'alors d'une couleur vert-jaunâtre assez comparable à celle des larves de *Pulvinariella mesembrianthemi* (Vallot), change peu à peu de couleur. Elle devient en quelques jours d'une teinte allant du bistre au gris terreux. En même temps, les jeunes femelles quittent leur habitat larvaire pour descendre à la base des tiges ou sur la souche.

Durant l'automne et l'hiver, la croissance se ralentit sans jamais s'arrêter, si bien qu'à la fin du mois de février, l'animal mesure en moyenne 2,30 mm de long. Il n'y a pas de croissance rapide au printemps, ni de migration ascendante; et c'est seulement dans la deuxième quinzaine du mois de mai que les femelles atteignent leur volume maximum et commencent leur ponte. L'importance numérique de celle-ci est assez faible : le nombre d'œufs a toujours été inférieur à 500 dans les comptages effectués.

#### CONCLUSION

*Rhizopulvinaria grassei* a donc un mode de vie assez particulier : xéro-thermophile pendant sa phase aérienne qui correspond à la vie larvaire, elle devient souterraine peu après la dernière mue. Son amplitude de migration n'excède pas 50 à 60 cm : la larve sort peu du tapis végétal que dominent les fenouils et la femelle s'arrête au niveau du collet lors de sa descente. De plus, nous ne l'avons jamais retrouvée hors de son milieu de rocailles; les côteaux à mollasses de la vallée de la Garonne, les décombres divers sur lesquels les fenouils abondent ne nous ont jamais révélé la présence de cette cochenille et nous pouvons supposer qu'elle est assez étroitement méditerranéenne et litophile. A cette aire d'extension localisée concourent plusieurs facteurs :

- D'ordre mécanique tout d'abord : il y a impossibilité pour les femelles de descendre et de circuler dans un sol compact ou même sableux.
- D'ordre climatique ensuite : les femelles vivant dans un sol qui ne se ressuie pas vite sont sujettes aux attaques de diverses moisissures, comme nous avons pu le constater en élevage, ou de champignons entomophages momifiants (\*).

(\*) Nous avons en effet trouvé, à la limite de la garrigue de Peyrefitte et de la plage, des colonies de *Rh. grassei* presque totalement décimées et momifiées qui avaient, en raison de leur forme globuleuse, un aspect très semblable à celui d'*Eulecanium*. Ceci explique, sans doute, la méprise lors de la description de cette espèce.

- D'ordre éthologique également : les larves, qui vivent dans une strate végétale basse, sont peu dispersées par le vent.
- D'ordre économique enfin : le fenouil, seul végétal accepté à notre connaissance, ne se transporte pas, sinon sous forme de graines de la variété cultivée *capillaceum* Gilib.

Mais la rareté relative de cette cochenille n'implique nullement une pauvreté de la faune occidentale en Rhizopulvinaires. Si variées et si nombreuses en Transcaucasie et en Asie centrale, elles peuvent trouver des supports et des terrains adéquats beaucoup plus proches. Une recherche plus attentive serait sans doute couronnée de succès.

### RÉSUMÉ

Dans le présent article, on donne brièvement la définition du genre *Rhizopulvinaria* Borchsenius dont on examine les plantes-hôtes et la répartition. L'espèce *Rh. grassei* (Balachowsky) est décrite. Son mode de vie est le suivant : il y a une génération par an, les femelles, parthénogénétiques, passent par quatre stades de développement, l'hiver est passé sous forme de jeunes femelles adultes après une migration descendante sur la souche, la ponte a lieu au printemps, la migration ascendante partielle est accomplie par les larves néonates. Cette Rhizopulvinaire vit sur le fenouil, uniquement dans la garrigue de Banyuls-sur-Mer (P.-O.).

### SUMMARY

In the present paper, is given a brief definition of *Rhizopulvinaria* Borchsenius genus, of which hosts and distribution are studied. Recognition characters and habit of *Rh. grassei* (Balachowsky) are described. Its life-history is as follows : it is a one-brooded parthenogenetic species, with four stages of development; the young female hibernates after downwards migration on stump; it lays its eggs in Spring and the upwards half-migration is made by crawlers. This underground cottony-scale occurs on fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.), only in waste land at Banyuls-sur-Mer (P.-O.)-France.

## ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde das Genus *Rhizopulvinaria* Borchsenius kurz charakterisiert; dessen Nährpflanzen und Verteilung wurden geprüft. Die Art *Rh. grassei* (Balachowsky) wurde beschrieben, sowie ihre Lebensgeschichte. Es gibt eine Generation pro Jahr. Die Weibchen sind parthenogenetisch und leben vier Entwicklungsstadien hindurch. Junge, erwachsene Weibchen wandeln auf den Stumpf ab, wo sie den ganzen Winter verbleiben. Die Eiablage findet während des Frühlings statt. Eine Aufwärtshalbwandlung wird von den Junglarven ausgeführt. Diese Aufwärtshalbwandlung wird von den Junglarven ausgeführt. Diese Rhizopulvinäre lebt auf dem Fenchel (*Foeniculum vulgare* Mill.), und zwar nur bei Banyuls-sur-Mer (P.-O.), France.

## BIBLIOGRAPHIE

- BALACHOWSKY, A.S., 1936a. Contribution à l'étude des Coccides de France (20<sup>e</sup> note). Sur une nouvelle Lécanine du Midi de la France. *Bull. Soc. ent. France*, 41 : 56-59.
- BALACHOWSKY, A.S., 1936b. Sur quelques cochenilles récoltées au cours du Congrès d'Avignon. *Bull. Soc. ent. France*, 41 : 339-340.
- BALACHOWSKY, A.S., 1936c. Contribution à l'étude des Coccides de France (22<sup>e</sup> note). Sur une Lécanine nouvelle du massif de l'Estérel. *Bull. Soc. ent. France*, 41 : 122-125.
- BODENHEIMER, F.S., 1943. A first survey of the Coccidae of Iraq. *Min. Econ. Dir. gen. Agric. Iraq Bull.*, 28 : 1-33.
- BORKHSENIUS, N.S., 1952. [Nouveaux genres et espèces de Cochenilles de la famille des Coccidae (= Lecaniidae) de la faune d'U.R.S.S. et des pays limitrophes]. *Trud. Zool. Inst. Ak. Nauk S.S.S.R.*, 12 : 269-316.
- BORKHSENIUS, N.S., 1957. [Faune d'U.R.S.S. (Coccoidea, Coccidae)]. *Izd. Ak. Nauk, Moscou, Léningrad.*
- CANARD, M., 1965. Utilisation des larves néonates pour aider à la détermination des cochenilles floconneuses (Coccidae, Pulvinariini). *Ann. Soc. ent. France (N.S.)*, 1 (2) : 421-424.
- HALL, W.J., 1923. Further observations on the Coccidae of Egypt. *Min. Agric. Egypte techn. sc. Serv. Bull.*, 36 : 1-62.
- HALL, W.J., 1926. Contribution to the knowledge of the Coccidae of Egypt. *Min. Agric. Egypte techn. sc. Serv. Bull.*, 72 : 1-41.
- MATESOVA, G. Ya., 1960. [Nouvelles espèces de Cochenilles de la famille des Coccidae (Homoptera, Coccoidea) au Kazakhstan]. *Trud. Inst. Zool. Ak. Nauk Kazakh. S.S.S.R.*, 9 : 196-204.
- SIGNORET, V., 1873. Essai sur les Cochenilles ou Gallinsectes (Homoptères, Coccides) (10<sup>e</sup> partie). *Ann. Soc. ent. France*, (5), 3 : 27-48.
- VAN HEERDT, P.F. & K.U. KRAMER, 1952. Observations biocénologiques dans la garrigue près de Banyuls-sur-Mer et dans la région des dunes de l'étang du Canet près de Saint-Cyprien (P.-O.). *Vie et Milieu*, 3 (4) : 349-369.

## NOTES SUR LES *GEKKONIDAE* DE MADAGASCAR

### I. — OBSERVATIONS RELATIVES A DEUX ESPÈCES DE *GECKOLEPIS* : *G. MACULATA* PETERS, 1880 ET *G. TYPICA* GRANDIDIER, 1867

par Charles P. BLANC

Laboratoire de Zoologie - Biologie Générale  
Faculté des Sciences,  
Université de Madagascar

Le genre *Geckolepis* Grandidier, 1867, est endémique à Madagascar et dans les îles voisines (ANGEL F., 1942). Cinq espèces sont actuellement connues. Nous nous proposons d'apporter quelques observations relatives à deux d'entre elles : *G. typica* et *G. maculata*. Ces précisions concernent leur biotope, les adultes, leurs œufs et leurs formes jeunes.

#### BIOTOPE

Deux espèces de *Geckolepis* ont été recueillies le 27 novembre 1963 à quelques kilomètres de Mananara (région de l'Est, altitude 21 mètres, 16° 08' de latitude Sud; 49° 48' de longitude E-G) (1).

Elles vivent dans le même biotope : constitué essentiellement par des *Ravenala* (*Ravenala madagascariensis* Adams, 1782), mêlés à quelques autres arbres non identifiés, de taille comparable à celle

(1) Mission : R. LEGENDRE, Professeur; Ch. P. BLANC, Assistant; de la Faculté des Sciences de Tananarive, Université de Madagascar.

des *Ravenala*, et dont les troncs servent de support à des Fougères épiphytes.

Il s'agit de formations secondaires très dégradées car ces groupes d'arbres sont isolés dans des prairies herbeuses humides.

L'étude détaillée de ce biotope n'a livré que ces deux espèces de Lézards; nous avons pu récolter leurs œufs qui ont éclos à Tananarive, et nous avons élevé les jeunes.

Le cycle de vie de ces Lézards paraît donc s'effectuer dans ce milieu où, en particulier, ils trouvent refuge et pondent.

### ADULTES

Nous les attribuons aux espèces *Geckolepis typica* Grandidier, 1867 et *G. maculata* Peters, 1880. Les spécimens adultes de ces deux espèces ont une coloration très voisine : gris-jaunâtre, plus ou

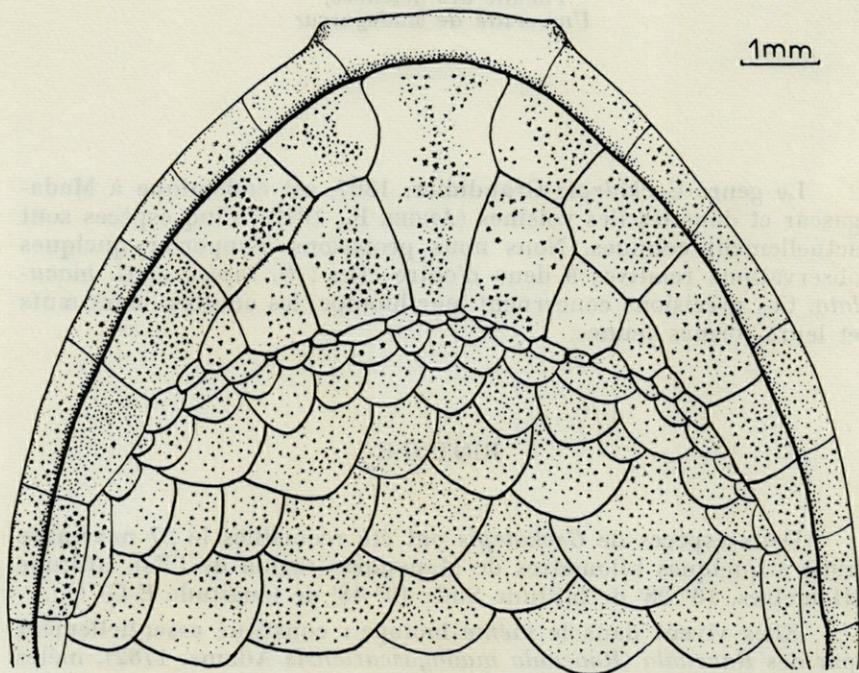


FIG. 1. — Schéma de la face inférieure de la tête de *G. typica*.

L'écaille mentonnière est nettement rétrécie au niveau des labiales inférieures et de forme pentagonale; 3 paires d'écailles post-mentonnières sont présentes en arrière des labiales.

moins foncé selon les individus, avec parfois des taches brunes irrégulièrement distribuées. La plus constante est une bande sombre, naso-frénale, qui se poursuit sur les côtés du cou, en passant au-dessus du tympan. Cette coloration varie avec les individus et l'éclairement : elle pâlit beaucoup en pleine lumière et à l'obscurité dans l'espèce *G. typica*. Les sutures des labiales sont régulièrement marquées de blanc.

Nous signalerons quelques particularités :

1°) *Geckolepis typica* Grandidier, 1867 : 2 individus.

a) Nous comptons 24 et 26 séries longitudinales d'écailles autour du milieu du corps. Ceci nous conduirait à la rapporter à la variété *modesta* (METHUEN et HEWITT, 1913) signalée d'Andranolahy sur la rivière Onilahy, région du Sud-Ouest qui présente 22 à 26 séries d'écailles. Sur la forme *typica*, proprement dite, on a observé (ANGEL F., 1942) 28 à 32 séries d'écailles.

b) La forme de l'écaille mentonnière est différente de celle figurée par ANGEL, 1942, fig. 8, pl. I (fig. n° 1). Elle est ici beaucoup moins triangulaire.

c) Sur un spécimen nous avons compté 5 paires d'écailles post-mentonnières, en arrière des labiales; l'autre en présente 3 paires. ANGEL F., 1942 en signale 2, parfois 3.

2°) *Geckolepis maculata* Peters, 1880 : 6 individus.

a) Nous comptons 22 - 23 - 24 séries longitudinales d'écailles autour du milieu du corps; ANGEL, 1942, en signale 24 à 27 séries.

b) Trois paires d'écailles post-mentonnières en arrière des labiales sont constamment présentes. ANGEL, 1942 en a compté 2, parfois 3, comme pour *G. typica*.

## OEUFS

Nous les avons tous recueillis accolés deux par deux et très solidement adhérents au support. Les coquilles, fortement calcifiées, sont dures. Des clichés de poudre, Debye-Scherrer ( $\lambda$  Cu), d'échantillons de coquilles d'œufs des deux espèces (1) ont permis d'identifier la partie cristallisée de la coquille comme étant de la calcite.

(1) Effectuées par C. DELORME, Maître de Conférences au laboratoire de Physique de la Faculté des Sciences, Tananarive.

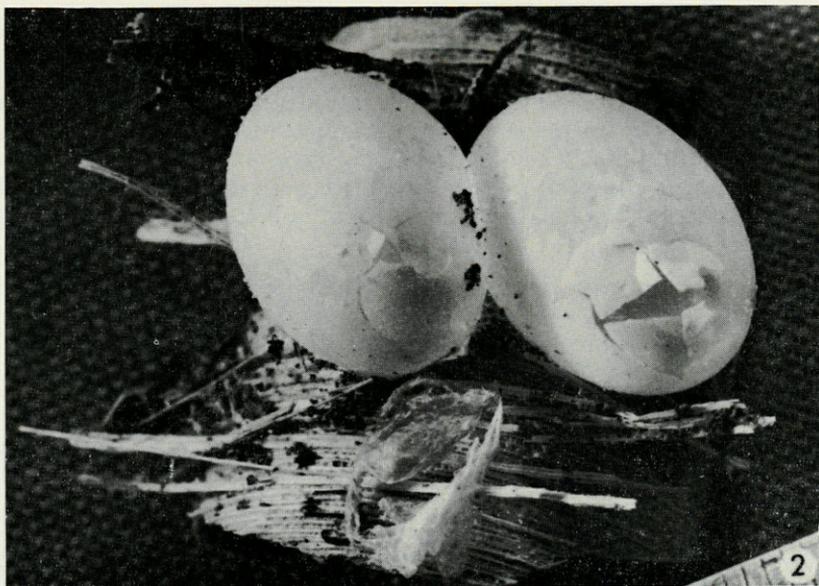


FIG. 2. — 2 œufs de *G. typica* après éclosion, encore fixés à un fragment du support.

Remarquer leur aspect lisse et leur couleur très blanche.

La mue survenue à l'éclosion est restée accrochée aux fibres de la feuille.

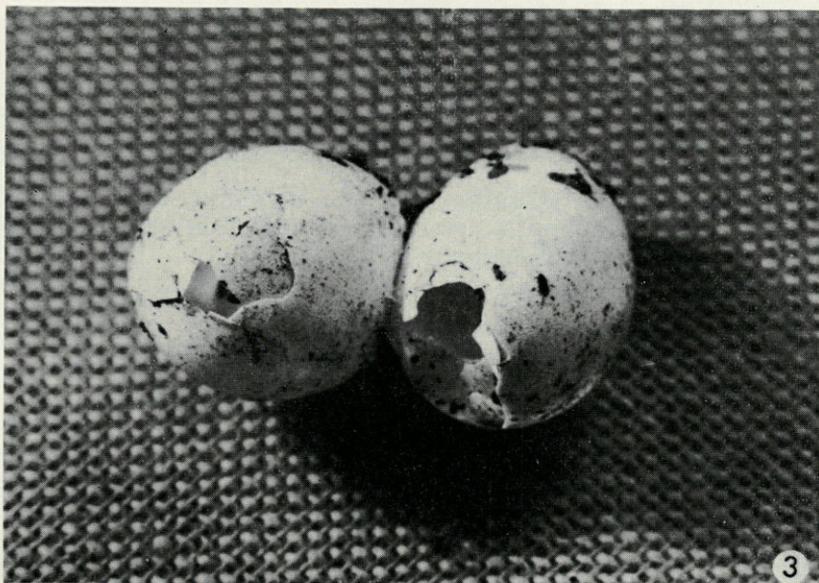


FIG. 3. — Œufs de *G. maculata* après éclosion.

Leur couleur est plus terne et leur aspect granuleux.

Noter comme pour la fig. 2 les éclosions au même pôle.

1°) Œufs de *G. typica* (fig. 2)

Nous avons récolté deux œufs collés à la base d'une feuille sèche de *Ravenala*. Ces œufs se distinguent nettement de ceux de *G. maculata* par leur teinte franchement blanche, un aspect extérieur lisse, et une plus grande taille :  $17 \times 12$  mm.

L'observation à la loupe binoculaire permet de reconnaître 2 couches dans la coquille :

- une couche externe très mince, qui s'exfolie aisément où l'on observe des traces de fibres beaucoup plus fines, et entrecroisées très irrégulièrement.
- une couche interne à surface extérieure blanche et lisse. Leur épaisseur à l'éclosion est de 110 microns plus ou moins 5 microns.

2°) Œufs de *G. maculata* (fig. 3)

Nous avons récolté 6 œufs à contour elliptique, de couleur crème. Deux ont été retirés de l'humus à la base d'un tronc de *Ravenala*, les quatre autres ont été découverts à l'intérieur du « pétiole » creux d'une feuille de *Ravenala*. Leur taille ( $15 \times 11$  mm) est sensiblement inférieure à celle des œufs de *G. typica*.

Deux couches sont visibles :

- une couche externe d'aspect crayeux, assez épaisse où l'on observe des directions de fibres s'entrecroisant à angle droit.
- une couche interne à surface extérieure blanche, finement granuleuse.

Les œufs sont fortement aplatis sur le support, ce qui laisse supposer, qu'à la ponte, la coquille était encore très souple et n'a durci qu'ensuite. La couche externe les colle sur le support où elle demeure adhérente lorsqu'on en détache les œufs.

Leur épaisseur après l'éclosion est de : 155 microns plus ou moins 20 microns.

3°) Eclosion

Elle s'effectue près d'un pôle (fig. 2 et 3). Les deux ouvertures ont été observées du même côté pour chacun des deux œufs (embryons probablement parallèles).

Les membranes coquillières quelque peu calcifiées sont résistantes, et retiennent les morceaux qui ont cédé sous la pression (étoilage). Seul un fragment est entraîné et peut rester collé sur le dessus du crâne du jeune. Celui-ci mue à la sortie de l'œuf. Ces éclosions ont eu lieu à Tananarive de fin décembre 1963 à début janvier 1964.

## JEUNES

### 1°) *G. typica* (fig. 4)

Nous observons une opposition prononcée entre la coloration de l'animal à la lumière et à l'obscurité. La teinte diurne est sombre : dos brun-chocolat, ventre gris-brun sombre. A l'obscurité la coloration générale devient grisâtre très claire.

Le jeune de *G. typica* se distingue du jeune de *G. maculata* par la présence de nombreuses taches blanches. Sur le dos, elles sont situées sur la partie distale de l'écaille (fig. 5) et irrégulière-

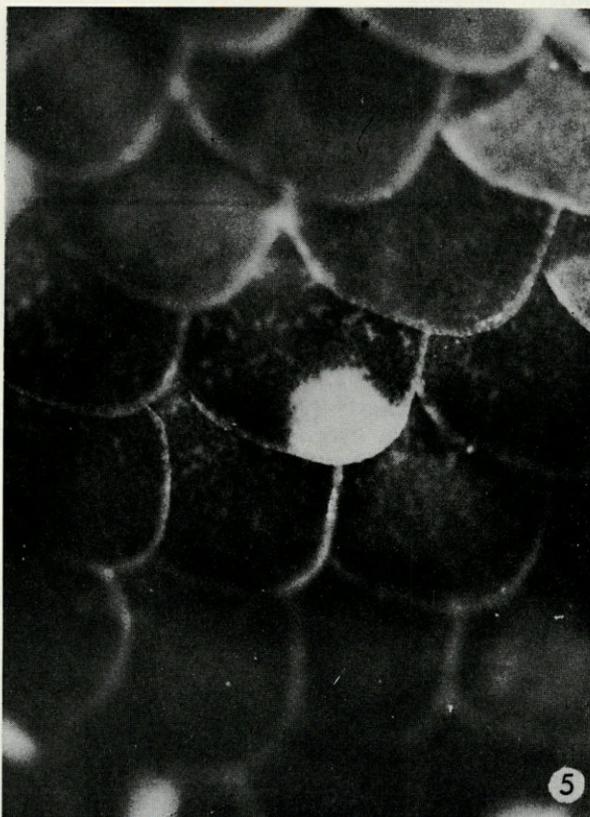


FIG. 5. — Détail d'une écaille dorsale avec région distale blanche.  
Le bord de l'écaille apparaît nettement crénelé : dans chaque alvéole est insérée une petite « soie » (non visible à ce grossissement).

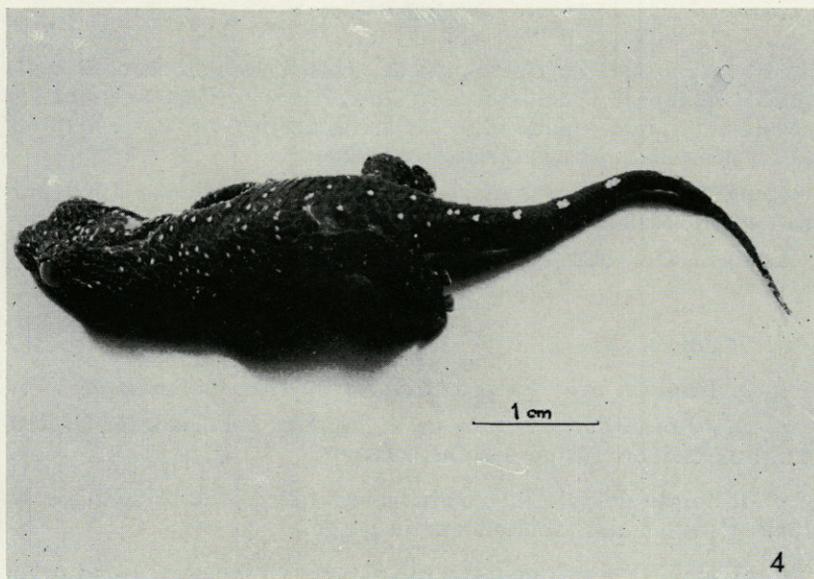


FIG. 4. — Jeune de *G. typica* à l'âge de 6 mois : les taches blanches sont bien visibles : isolées sur le corps, coalescentes dans l'axe dorsal de la queue.

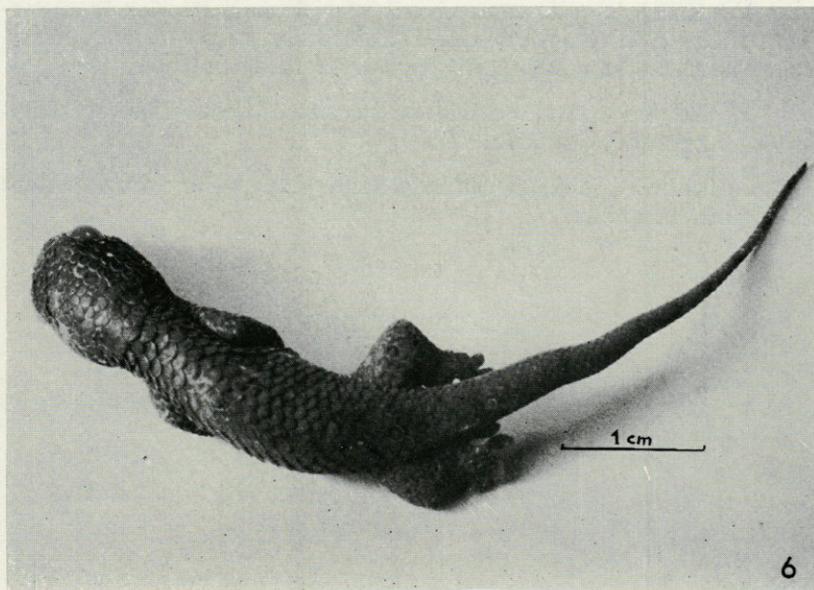


FIG. 6. — Jeune de *G. maculata* âgé de 6 mois. Absence de taches blanches, dorsalement; présence de bandes transversales plus sombres, bien visibles seulement sur la queue.

ment réparties. A la base de la queue, elles tendent à occuper toute la partie visible de l'écaille et à fusionner 2 à 2. Elles forment sur l'axe dorsal de la queue des taches blanches de 3-5-5-6-10-6-3 écailles, en allant vers l'extrémité caudale.

Quelques taches brunâtres, allongées, irrégulières, sont présentes sur les flancs.

La taille à l'éclosion est d'environ 52 mm dont 23 mm pour la queue.

2°) *G. maculata* (fig. 6)

Ils présentent avec les premiers les différences suivantes :

a) la coloration varie peu de la lumière à l'obscurité (légèrement plus claire dans le second cas).

b) la teinte dorsale est sombre alors que la teinte ventrale est beaucoup plus claire, surtout sur la gorge.

c) il n'existe que quelques rares taches blanches, isolées, sur les tempes et les flancs; elles sont un peu plus nombreuses à la face inférieure de la base de la queue.

d) la présence de rayures brun-foncé transversales (signalée par ANGEL F., 1942) est constante. Nous comptons 6 bandes transversales dorsales, entre les membres antérieurs et postérieurs et 10 sur la queue, ne se continuant pas sur la face ventrale.

e) notons en outre, l'existence de deux taches brunes allongées de chaque côté du cou.

f) la taille à l'éclosion est nettement plus petite : 46 mm dont 21 mm pour la queue.

#### BIBLIOGRAPHIE

ANGEL, F., 1942. Les Lézards de Madagascar. Tananarive, *Mémoires de l'Académie Malgache*, tome XXXVI.

Manuscrit reçu le 18 juin 1965.

# ÉTUDE COMPLÉMENTAIRE DE L'ACTIVITÉ DE *VIPERA ASPIS* DANS LA NATURE

par Guy NAULLEAU  
*Laboratoire de Psychophysiologie  
Faculté des Sciences, Nancy*

## SOMMAIRE

I. — Marquage des Serpents au $\text{Co}^{60}$ .....	461
Discussion et conclusion .....	470
II. — Déplacements durant la période d'activité et espace vital ...	471
A. Déplacements annuels et espace vital .....	476
B. Lieux d'hivernage .....	497
Discussion et conclusion .....	500
Conclusion générale .....	503
Bibliographie .....	505

## I. — MARQUAGE DES SERPENTS AU $\text{Co}^{60}$

Au cours de ces dix dernières années, les techniques de marquage des Vertébrés à l'aide d'isotopes radio-actifs se sont multipliés. Différentes méthodes ont été réalisées chez les Poissons (V.S. KIRPITCHNIKOV, A.N. STETOVIDOV, A.N. TROCHINE, 1956) et les Mammifères. A propos de ces derniers, A.G. JOHANNIGSMEIER et C.J. GOODNIGHT (1962), ont utilisé l'iode 131 pour étudier les déplacements de *Microtus pennsylvanicus*. La solution de sulfate de sodium contenant l'iode 131 dissous était mise dans une capsule de polyéthylène qui était insérée sous la peau des Rongeurs. Les doses utilisées étaient de 0,5 mCi par animal. GODFREY (1954), cité par les deux auteurs précédents a utilisé des fragments mé-

talliques de Cobalt 60 pour étudier les mouvements de *Microtus agrestis*. KAYE (1959), cité par les mêmes auteurs, a utilisé des fils d'or 198 insérés sous la peau pour étudier les déplacements de *Reithrodontomys humilis*.

A notre connaissance, chez les Reptiles ou tout au moins chez les Serpents, il n'y a pas eu d'essais de marquage analogues. Notre méthode de marquage nous a permis de continuer l'étude dans la nature de quelques problèmes biologiques mal connus chez *Vipera aspis*. Nous avons ainsi pu suivre régulièrement les déplacements des Vipères indépendamment des conditions météorologiques. Ce marquage à l'aide du Cobalt 60 nous a permis de localiser très bien les Vipères même lorsqu'elles n'étaient pas directement visibles. Par ailleurs, une technique de marquage externe, individuel, des Vipères à l'aide d'une bague de plastique colrée, fixée à la queue et visible sans manipulations des Serpents nous permettait de les identifier facilement (NAULLEAU, 1965a).

#### TECHNIQUES UTILISÉES

Nous étudierons en détail la méthode de marquage des Serpents au Co<sup>60</sup> (NAULLEAU G. et COURTOIS G., 1965).

Avant de penser à utiliser directement un fil métallique de Cobalt 60, il nous fallait voir comment les Vipères réagiraient à la présence d'un fragment de fil métallique banal, inactif. Nous avons procédé à des expériences en utilisant la technique que nous envisagions d'appliquer avec les isotopes radioactifs.

Nous avons utilisé un fil métallique étamé de 5/10 de mm de diamètre. Nous avons inséré des fragments de 1 cm sous-cutané, dans la partie dorsale de la queue chez les Vipères élevées au laboratoire. Cette insertion est facile à réaliser à l'aide d'une aiguille hypodermique de diamètre intérieur identique à celui du fil (5/10 mm) et d'un piston de trocart de même diamètre. On introduit le fragment de fil métallique à l'aide d'une pince par l'extrémité bisautée de l'aiguille hypodermique, on le pousse pour qu'il pénètre complètement dans celle-ci. Par l'autre extrémité de l'aiguille on enfonce le piston du trocart jusqu'à ce qu'il bute sur le fil métallique. On introduit alors l'aiguille hypodermique ainsi « chargée » sous la peau de la queue de la Vipère, d'arrière en avant, le long de la colonne vertébrale. On enfonce l'aiguille au maximum, puis tout en poussant le piston pour éjecter le fil métallique, on retire au fur et à mesure l'aiguille, pour que la marque prenne la place de cette dernière.

Les Vipères ainsi traitées conservaient bien les fragments de fil métallique. Dans la majorité des cas l'emplacement de ces fils était invisible de l'extérieur. Cependant il pouvait arriver, qu'au niveau de ces corps étrangers se produise une réaction se traduisant extérieurement par une petite protubérance. Ces fils n'étaient pas stérilisés au préalable, ce qui est probablement la cause de ces réactions locales sans gravité.

## CHOIX DE L'ÉLÉMENT MARQUÉ

A la suite des expériences précédentes qui nous ont montré la bonne tolérance de la part des Vipères pour des corps étrangers métalliques introduits dans leur queue, il nous a fallu choisir un élément radio-actif. Cette méthode devait nous permettre de localiser les Vipères marquées tant en surface pour l'étude de leurs déplacements que dans le sol lorsque les Vipères sont dans leurs abris ou pendant l'hivernage.

Nous avons choisi le Cobalt 60 pour les raisons suivantes :

— C'est un émetteur de rayonnement gamma dur (1,17 et 1,33 MeV), donc de pouvoir de pénétration élevé. Cette propriété facilite la détection de la Vipère même si elle est enfouie dans le sol et marquée avec des activités en Cobalt 60 relativement faibles.

— La période de 5,27 années ne nous oblige pas à mettre des doses trop importantes à l'origine et le marquage dure longtemps. Ainsi, les animaux sont manipulés une fois lors du baguage et ne sont plus perturbés par la suite par de nouveaux marquages ou des captures pour identification.

Nous avons employé le Cobalt 60 sous forme de fil métallique de même diamètre (5/10 mm) que celui des fils utilisés pour étudier la tolérance de ces corps étrangers chez les Vipères et selon la même technique. N'ayant aucune donnée sur les doses léthales chez les Vipères nous avons au début utilisé des doses différentes pour pouvoir employer ensuite la plus favorable.

Avant d'expérimenter dans la nature nous avons fait quelques essais au laboratoire. 3 Vipères ♂ ont reçu un fil de Co d'une activité d'environ 14  $\mu$ Ci, deux autres de 90  $\mu$ Ci. L'activité de nos marques est calculée en supposant que l'irradiation a été uniforme sur toute la longueur du fil et que la longueur des marques employées est toujours constante. Ce dernier facteur peut varier un peu, car il est difficile de couper des fragments de 0,25, 0,5 ou 1 cm d'une manière rigoureusement exacte. Par suite l'activité de nos marques ne sera pas d'une similitude absolue.

Après avoir effectué nos essais au laboratoire, nous les avons transposés dans la nature. Au cours de l'année 1964, nous avons marqué 59 Vipères avec des fragments de fil de Cobalt 60 de longueur et d'activité différentes (Tableau 1). Les Vipères étaient marquées sur place et relâchées immédiatement au même endroit. Les Serpents étaient retrouvés à l'aide d'un détecteur à scintillation portable. Cette opération était plus ou moins facile suivant la dose de radioactivité, la distance et la profondeur dans le sol. L'intervention

TABLEAU 1  
Répartition des Vipères marquées aux différentes doses.

Aspics marqués aux radioisotopes	♂	♀	Activité de la marque	Longueur de la marque
23	19	4	90 $\mu$ Ci	1 cm
22	13	9	14 $\mu$ Ci	1 cm
8	4	4	0,5 mCi	0,25 cm
6	3	3	1 mCi	0,5 cm
59	39	20	TOTAL	

de ces différents facteurs est résumée dans le Tableau 2. La détection des Vipères est d'autant plus aisée que l'activité qu'elles portent est grande. Mais par contre, la localisation des Vipères, lorsqu'elles sont dissimulées dans des buissons, des fourrés ou dans le sol, est paradoxalement plus difficile à effectuer lorsque les doses sont fortes. En effet, le rayonnement est trop intense lorsqu'on approche

TABLEAU 2  
Détection des marques en fonction des doses employées et de la profondeur dans le sol.  
Bruit de fond : 200 cps.  
Détection considérée : 400 cps.

Marque Radioactive	Surface du sol: Distance de la marque au détecteur en m	Sous-sol: Distance de la surface du sol au détecteur en m		
		0,25 m	0,50 m	0,75 m
14 $\mu$ Ci	0,65	0,22	au contact du sol 300 cps	
90 $\mu$ Ci	1,40	0,78	0,12	au contact du sol 250 cps
0,5 mCi	3,20	2,50	1,05	au contact du sol
1 mCi	4,30	3	1,40	0,12

le détecteur et on doit le tenir à distance d'où la difficulté de localisation précise. On peut sûrement lever en partie cette difficulté, soit par l'emploi de collimateur en plomb, soit en élevant le seuil de discrimination de l'appareil de mesure. Avec des doses plus faibles par contre, cette localisation est plus facile et surtout plus précise. Ainsi, il existe un antagonisme : ou bien les petites doses

de radioactivité nécessitent une prospection très minutieuse mais en revanche permettent une localisation précise des Vipères, ou bien les fortes doses favorisent la détection mais rendent difficile cette localisation. Nous verrons d'après nos résultats quelles doses sont intéressantes en dehors des léthales.

#### RÉPERCUSSIONS DE CE MARQUAGE RADIOACTIF CHEZ LES VIPÈRES

Elles sont variables avec les doses employées aussi, nous envisagerons successivement les réactions en fonction de celles-ci.

##### a) *Vipères marquées avec une dose de 14 $\mu$ Ci*

Dans certains cas, rien ne permet extérieurement de localiser la bague, la peau est tout à fait normale. Dans d'autres, il peut apparaître une légère cicatrice au niveau de la marque. Ces deux observations peuvent être faites chez des Vipères marquées en même temps. Aussi cette petite nécrose locale qui apparaît doit dépendre des individus et surtout de la position de la marque par rapport à la peau.

##### b) *Vipères marquées avec une dose de 90 $\mu$ Ci*

Ici, les réactions extérieures sont à peu près identiques, mais plus accentuées. Les nécroses locales sont plus fréquentes. Elles se manifestent par une croûte cicatricielle sur la peau le long de la bague laissant deviner exactement l'emplacement de celle-ci.

Avec ces deux doses les nécroses sont réduites au contact de la marque et la localisent. En général, les mues s'effectuent normalement, laissant la nécrose durcie en place. Cependant par des mues répétées, la nécrose peut être entraînée avec la marque radioactive sous-jacente. Nous avons ainsi retrouvé quelques-unes de ces bagues adhérentes aux nécroses elles-mêmes rattachées à la mue. Dans ce cas il est toujours facile de détecter les marques et de les récupérer. L'ancien emplacement de la bague radioactive est marqué sur la queue de la Vipère par une cicatrice nette. Les causes favorables à cette perte des marques proviennent probablement de leur longueur et de leur situation sous-cutanée. En effet, la bague de 1 cm peut arriver à percer la peau et son contact avec celle-ci favorise la nécrose.

c) *Vipères marquées avec des doses de 0,5 et 1 mCi*

Les manifestations sont identiques pour ces deux doses mais peuvent apparaître un peu plus vite pour 1 mCi. La nécrose est beaucoup plus étendue que précédemment. Elle est visible tout autour de la queue sur une largeur de 1 cm de part et d'autre de la marque radioactive. Cette nécrose se manifeste d'abord par un changement de couleur de la peau qui reste souple, environ 1 mois et demi après le marquage. Puis, cette partie de peau durcit jusqu'à former un anneau très dur et résistant autour de la queue (Photos 1). La nécrose peut se présenter ainsi (la partie distale de la queue étant normale) ou bien elle peut gagner la partie distale de la queue qui se durcit et s'assèche.

Si l'on retire l'anneau durci de peau nécrosée, ou bien on entraîne avec lui la marque ou bien elle reste adhérente à la chair de la Vipère. Indépendamment de ces deux possibilités, la chair au contact de la bague présente une couleur blanche. Elle est plus ou moins durcie tandis qu'aux alentours elle paraît normale (Photo 2).

SURVIE ET BIOLOGIE DE CES VIPÈRES MARQUÉES

a) *Vipères marquées aux doses de 14 et 90  $\mu$ Ci*

Elles se nourrissent et muent normalement. Il ne semble pas que ces doses aient une grande répercussion sur la vie des Vipères, tout au moins pendant la durée de nos observations.

Nous n'avons constaté aucune mortalité après 7 mois pour les Vipères dont nous avons suivi les déplacements (de fin mars à fin octobre). Il n'y avait pas de Vipères mortes parmi les 7 retrouvées en hivernage (en décembre, 9 mois après le marquage).

Au point de vue reproduction nous n'avons pas de données précises mais ces doses ne semblent pas perturber les phénomènes sexuels.

Les Vipères sont en général en bon état apparent et paraissent identiques à des Vipères normales. Très exceptionnellement on peut observer quelques Vipères amaigries à la peau plus ou moins ridée et terne mais on peut faire des observations analogues chez des Vipères normales. Aussi on ne peut pas rendre la radioactivité seule responsable de ce phénomène.

Pour ces deux doses, lorsque la bague est perdue, la radioactivité enregistrée au contact de la peau, à son emplacement est très faible.

Radio-activité au contact de la cicatrice laissée par la bague radio-active, de 90  $\mu$ Ci ou 14  $\mu$ Ci, perdue :

*Pour des marques de 90  $\mu$ Ci*

Bruit de fond ..... 100 cps - 150 cps

Activité ..... 250 cps - 300 cps

*Pour des doses de 14  $\mu$ Ci*

Bruit de fond ..... 100 cps

Activité ..... 200 cps

Il nous est difficile de préciser le temps séparant la date à laquelle la bague a été perdue de celle où sont effectuées les mesures.

b) *Vipères marquées aux doses de 0,5 mCi et 1 mCi*

Jusqu'à l'apparition de l'anneau dur de peau nécrosée dans la région de la bague radioactive, les Vipères muent et se nourrissent normalement. Puis, la mue s'effectue bien, mais au lieu de se briser au niveau de la marque colorée (comme c'est le cas habituellement) elle se brise au niveau de la nécrose. Sur la peau nécrosée, la mue ne se fait pas et, souvent il demeure des fragments de celle-ci adhérente à la partie antérieure de cette nécrose (Photo 1).

Des 8 Vipères marquées avec 0,5 mCi, un  $\delta$  a été suivi pendant 2 mois. Une  $\varphi$  a perdu sa bague que nous avons retrouvée. Une autre  $\varphi$  était encore vivante 6 mois après le marquage mais portait la nécrose caractéristique. Les 5 autres Vipères sont mortes après des temps variables de 2 mois et 4 jours à plus de 6 mois (Tableau 3).

TABLEAU 3

Temps séparant le marquage radio-actif (avec des doses de 0,5 ou 1 mCi) de la mort de la Vipère.

Aspics marqués	Doses radioactives en mCi	Durée séparant le marquage de la mort
$\delta$ I	0,5	3,5 mois
$\delta$ II	0,5	5 mois
$\delta$ III	0,5	plus de 6 mois
$\varphi$ IV	0,5	4 mois et 5 jours
$\varphi$ V	0,5	2 mois et 4 jours
$\delta$ VI	1	plus de 6 mois
$\delta$ VII	1	4 mois
$\delta$ VIII	1	3 mois et 12 jours
$\varphi$ IX	1	3 mois
$\varphi$ X	1	3 mois et 18 jours
$\varphi$ XI	1	3 mois

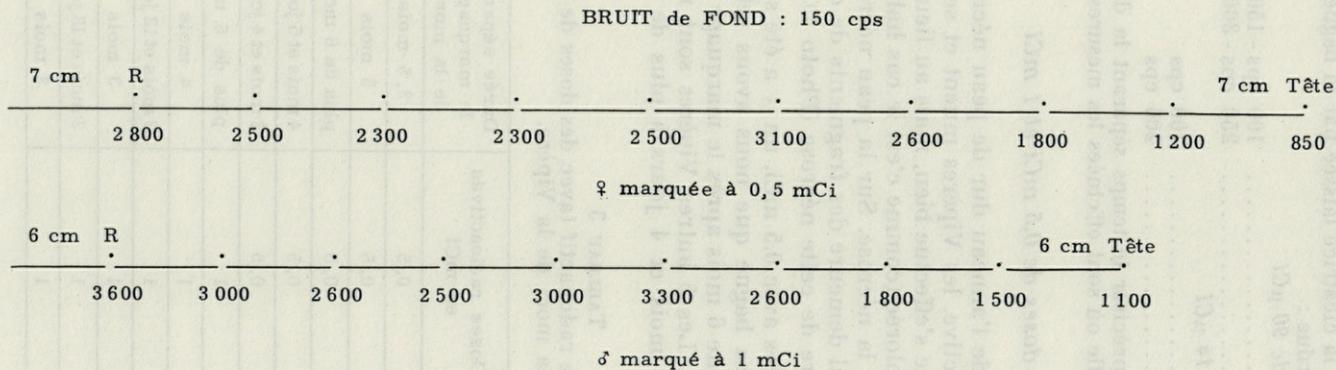


FIG. 1. — Radio-activité du corps de deux Vipères mortes, enregistrée dorsalement au contact de leur peau, de 5 en 5 cm à partir de l'emplacement de la marque radio-active.

Les 6 Vipères marquées avec 1 mCi sont toutes mortes à des temps variant de 3 à plus de 6 mois (Tableau 3). Ces valeurs sont dans l'ensemble légèrement inférieures aux précédentes. L'état des Vipères à l'approche de la mort ou à la mort est variable. La plupart restent actives jusqu'à leur mort. Leur état est apparemment bon (Photo 3) quelques-unes cependant s'amaigrissent, leur peau se ride et se ternit. Avec ces deux doses, la plupart des Vipères étaient trouvées mortes la gueule ouverte.

Deux ♀ mortes (1 marquée à 0,5 mCi, l'autre à 1 mCi) étaient gestantes. Nous n'avons pas étudié en détail les embryons en cours de développement mais ils paraissaient normaux.

Après avoir retiré les bagues de 2 Vipères mortes (1 ♀ marquée à 0,5 mCi et 1 ♂ à 1 mCi) nous avons pris l'activité de chacune sur la face dorsale de leur corps au contact de la peau de 5 cm en 5 cm à partir de l'emplacement de la marque radioactive (R) en allant vers la tête (fig. 1). Il se trouve que les 2 Vipères examinées présentaient une certaine radioactivité. Elle ne peut être attribuable qu'à du Cobalt 60 entraîné par le sang et éventuellement fixé par certains organes irrigués. On pourrait ainsi expliquer la forte activité observée chez les 2 animaux, à une vingtaine de cm de la tête. D'après nos calculs on peut estimer à environ 1  $\mu$ Ci la quantité de Co<sup>60</sup> présente à cet endroit sous le détecteur, au moment de la mesure.

Cette hypothèse du transport du Co<sup>60</sup> par le sang est corroborée par le fait que nous avons trouvé des crottes radioactives. L'activité de ces crottes est importante, au contact nous avons enregistré de 2 600 à 2 900 cps avec un bruit de fond de 200 cps. Un tel inconvénient peut sûrement être grandement évité en protégeant l'aiguille radioactive par un film métallique inactif déposé, soit chimiquement, soit électrolytiquement, ou bien une capsule. Pour une telle protection, il convient d'éviter les matières plastiques particulièrement sensibles à l'action du rayonnement.

Nous avons observé des Vipères marquées aux isotopes radioactifs digérant des proies absorbées récemment. Nous pensions ainsi que les Vipères se nourrissaient normalement. La découverte des crottes radioactives, analogues aux crottes normales, témoigne d'une digestion et assimilation normales.

#### CONSIDÉRATION SUR LES DOSES REÇUES

Si l'on considère que l'ionisation spécifique du Co<sup>60</sup>, c'est-à-dire la dose créée par une unité d'activité de ce radioélément, est de 1,35 Roentgen par heure à 1 mètre, on peut faire quelques estima-

tions sur les doses reçues. Envisageons le cas d'un insert de 1 mCi (activité maximale employée) :

— Dans le cm<sup>3</sup> entourant la marque radioactive, la dose intégrée reçue pendant une durée de 100 jours est de l'ordre de 30 000 Roentgens, bien suffisants à expliquer les nécroses observées.

— A une distance de 3 cm de cette zone, où les organes sensibles peuvent être situés lorsque la Vipère est enroulée, la dose intégrée pendant la même période est de l'ordre de 3 500 Roentgens et de 300 Roentgens pour les tissus situés à 10 cm. Ces doses peuvent être comparées à la dose léthale de l'homme estimée à 400 Roentgens en moyenne.

#### DISCUSSION ET CONCLUSION

Ces premiers essais de marquage des Serpents à l'aide d'isotopes radioactifs montrent que cette méthode est applicable et qu'elle peut rendre de grands services pour les études dans la nature où l'on doit repérer des Vipères déjà marquées. Il est bien évident qu'à cette méthode doit en être associée une autre permettant d'identifier les Vipères détectées grâce à la radioactivité. Il s'agit d'une bague de plastique colorée placée sur la queue de la Vipère visible sans manipulation de celle-ci. Cette technique employée dès 1962 nous avait permis de faire des observations intéressantes dans la nature (NAULLEAU, 1965a). Elle a l'avantage de ne plus perturber les Vipères après marquage pour voir la bague mais elle a l'inconvénient de tous les marquages « visuels » : de nombreux sujets marqués ne sont pas retrouvés. L'association du marquage radioactif nous permet par contre de détecter assez facilement les Vipères marquées et de les identifier. Précisons que les marques de plastique ne sont pas détruites par le rayonnement, ni les couleurs altérées, ce qui est fréquent dans ce genre d'application.

L'emploi de différentes doses nous a montré que les doses de 0,5 et 1 mCi sont léthales en général à partir de 3 mois après le marquage. Aussi, ces doses ne doivent être employées que pour effectuer des observations inférieures à cette durée. Elles permettent une bonne détection en surface et jusqu'à 0,50 m de profondeur dans le sol comme nous l'avons vu dans le Tableau 2. Par contre, la localisation précise des Vipères marquées est difficile du fait du rayonnement intense à l'approche de la source qui oblige à maintenir la « sonde détectrice » du détecteur assez loin.

La dose de 14  $\mu$ Ci nécessite une prospection beaucoup plus minutieuse même en surface (Tableau 2) et comme les expériences ont été effectuées dans le Bocage Vendéen (champs entourés de

haies) il est possible de ne pas détecter ces Vipères lorsqu'elles sont au milieu, d'une haie assez large même en passant de chaque côté. Néanmoins cette très faible dose peut être employée avec succès bien que la détection soit moins sûre, car les effets du rayonnement sur les individus marqués dans ce cas doivent être faibles et se produire longtemps après le marquage.

La dose de 90  $\mu$ Ci semble une dose bien adaptée aux observations assez longues (des Vipères marquées fin mars ont été retrouvées fin décembre, donc 9 mois après, en parfait état). Les premières Vipères marquées à cette dose sont mortes au cours de la saison 1965, soit plus d'un an après le marquage. La détection est bonne en surface et réalisable jusqu'à 0,50 m dans le sol (Tableau 2).

A ces doses (14 et 90  $\mu$ Ci) la localisation des Vipères est facile et précise car on peut approcher la « sonde détectrice » du détecteur très près de la source dont le rayonnement n'est pas trop intense.

Ainsi ce marquage permet non seulement de retrouver plus facilement les Vipères en surface du sol lorsqu'elles sont visibles, mais aussi lorsqu'elles sont cachées et même sous terre lors de l'hivernage, chose impossible avec le marquage à l'aide de bagues colorées qui oblige à voir les Vipères pour les repérer.

Ces premiers essais de marquage radio-actif nous ont apporté des renseignements intéressants sur l'application de cette technique chez les Serpents et sa portée d'utilisation. Mais bien entendu de nouvelles mises au point et améliorations doivent nous permettre d'éviter certaines défaillances telles que la perte des marques radio-actives. D'après les essais que nous avons effectués avec des longueurs différentes de fil de Cobalt (0,25 - 0,5 - 1 cm) nous pensons que les bagues de 1 cm ne sont pas bien adaptées au marquage car elles sont un peu longues. Les bagues de 0,25 cm sont, elles, difficiles à manipuler car trop petites. Aussi il semble que la longueur optimale des bagues à employer soit de 0,5 cm.

## II. — DÉPLACEMENTS DURANT LA PÉRIODE D'ACTIVITÉ ET ESPACE VITAL

### INTRODUCTION

L'activité des Serpents dans la nature ainsi que leur espace vital et territoire a déjà été étudié chez certaines espèces. Définissons tout d'abord l'espace vital (« Home range ») et le territoire (« Territory »). L'espace vital est la zone dans laquelle un individu se déplace régulièrement au cours de son activité. Le territoire est la partie de l'espace

vital défendu par l'occupant contre les individus de la même espèce. Ce sont les définitions les plus couramment admises, STICKELL et COPE (1947), GUIBE et SAINT GIRONS H. (1955), SAINT GIRONS H. et SAINT GIRONS M.C. (1959), BOURLIÈRE (1951). Ainsi une espèce peut avoir un espace vital, mais pas de territoire.

Nous allons d'abord envisager rapidement ce qui a été fait à ce sujet chez les Serpents.

REMARQUE. Les auteurs ne précisent pas généralement comment ils calculent les déplacements dont ils parlent, d'après les différentes captures des Serpents qu'ils étudient. Un animal observé en 1 au temps  $t_1$ , en 2 au temps  $t_2$  a effectué un parcours minimum 1-2, mais il a pu s'écarter de la ligne droite ou dépasser 2 et y revenir.

BLANCHARD et FINSTER (1933), ont remarqué que les déplacements des Serpents (*Thamnophis sirtalis*, *Thamnophis sauritus*, *Natrix sipedon*, *Lampropeltis triangulum*, *Storeria occipito-maculata*, *Liopeltis vernalis*) pouvaient être étendus ou non mais pas prévisibles. Leurs expériences ont été réalisées aux Lacs Douglas et Michigan sur plusieurs centaines de Serpents capturés à différents endroits du Nord Michigan.

La plupart des animaux relâchés à un endroit différent de celui de la capture s'éparpillaient dans toutes les directions parcourant souvent des kilomètres le long du bord des lacs. Ainsi des Serpents jarretières se sont déplacés d'au moins 8 kilomètres en 3 ans, et 6 kilomètres en 2 ans. Par contre 3 Serpents relâchés à l'endroit de la capture étaient retrouvés à proximité après 16 jours, 10 et 11 mois. Aussi, les auteurs pensent qu'un Serpent se déplace peu quand il est relâché où il est trouvé. Ils signalent cependant quelques exceptions tel ce ♂ adulte qui a parcouru 2 400 mètres en 44 jours.

MOSAUER (1933), étudia les déplacements de *Crotalus cerastes* en suivant ses traces dans le sable du désert. Il a remarqué que les traces suivaient une direction à peu près uniforme malgré des changements mineurs de direction. Il écrit qu'apparemment le Crotale n'habite pas un certain refuge permanent, mais erre la nuit dans le désert et s'arrête pour se reposer à quelque place convenable, passant chaque jour à un point différent, choisi au hasard. Cependant ajoute-t-il c'est peut-être que l'individu retourne durant la ou les nuits suivantes au point d'où il est parti, il demeure ainsi dans un territoire parcouru en plusieurs nuits, mais ceci lui semble peu probable. Les Serpents n'étaient apparemment pas marqués, aussi l'auteur ne peut pas être sûr de retrouver le même individu dans la même région. D'autre part, il suit rarement la trace sur plus de 300 m dans le sable sans la perdre, et les déplacements dans le désert peuvent être plus importants.

NOBLE et CLAUSEN (1936), étudièrent les rassemblements de *Storeria de Kayi*, 186 Serpents furent marqués et relâchés. Ces 2 auteurs pensaient que les Serpents se déplaçaient au hasard pendant l'été et le début de l'automne puis se dirigeaient vers un lieu d'hivernage. Le même lieu d'hivernage peut ou non être utilisé par les Serpents les années suivantes. Sur 32 Serpents relâchés en un endroit différent de celui de la capture, 13 (environ 40 %) retournèrent au lieu d'origine en 70 jours. La distance moyenne de déplacement de ce groupe pour une période

de 3 jours, était comprise entre 3 m et 4,50 m. Cependant sur les 32 Serpents, 8 avaient migré chacun de 1 200 m.

En sept ans, BLANCHARD (1937) relâcha 150 *Storeria occipito-maculata* à un endroit différent de celui de leur capture. Les années suivantes, il n'en recapturait aucun. Quelques reprises ont été effectuées durant la même saison, de 1 à 7 jours après le lâcher. A part une exception, les Serpents étaient retrouvés à plusieurs centaines de mètres de l'endroit où avait eu lieu le lâcher.

HORN et FITCH (1942) marquèrent *Crotalus viridis oreganus* en Californie. Selon eux les Serpents se déplacent indéfiniment sans tendance apparente à retourner en un endroit donné après l'avoir quitté, parcourant en moyenne 3 m par jour et beaucoup seulement quelques mètres par mois.

IMLER (1945), travaillant sur *Pituophis* au Nébraska retrouva 12 des 54 Serpents marqués la même année. 11 d'entre eux s'étaient déplacés de moins de 270 m, tandis que l'autre (une ♀) parcourut 2 415 m de juin à septembre. Deux adultes relâchés à 5,635 km de leur lieu de capture ont été retrouvés après 2 ans près de l'endroit où ils avaient été libérés. Ces 2 résultats semblent indiquer que le « homing » n'est pas développé chez les Serpents.

SEIBERT et HAGEN (1947), recapturèrent 41 *Thamnophis radix* et 12 *Opheodrys vernalis* en une seule saison. Les Serpents avaient été relâchés où ils étaient capturés. Les distances entre les points de capture étaient très petites. Près de la moitié avait parcouru moins de 10 m, 73 % de *Thamnophis* et 83 % d'*Opheodrys* se déplaçaient de moins de 30 m. Un *Thamnophis* et un *Opheodrys* seulement avaient parcouru 90 m et plus.

4 Serpents étaient recapturés exactement où ils avaient été relâchés, un de ceux-ci après 6 semaines. Un *Thamnophis* attrapé 4 fois, chacune à une place différente, revenait dans un rayon de 11 m à partir de sa position d'origine. Ces expériences ont été réalisées sur un terrain de 1,30 ha de surface. Cependant, malgré le grand nombre de Serpents marqués (383) sur ce terrain, aucun de ceux-ci n'a été retrouvé en dehors de cette aire.

STICKELL et COPE (1947), marquèrent 246 Serpents de 13 espèces différentes en 3 ans 1/2, dont 123 furent repris au moins une fois. Sur les 62 *Elaphe obsoleta* et 38 *Coluber constrictor* marquées, 16,7 et 13,8 % furent recapturées. Pour les autres Serpents il y avait seulement 6 recaptures réparties entre 5 espèces.

Ces 2 auteurs ont remarqué que les Serpents en général ne se déplacent pas plus en 1 ou 2 ans qu'en quelques jours. La plupart étaient retrouvés à quelques centaines de mètres du lieu d'origine, un seul avait parcouru plus de 528 m. Les Serpents peuvent ou non se déplacer largement pendant la période qui sépare les recaptures, mais ils montrent une forte tendance à rester où à retourner à l'intérieur d'une région limitée dans laquelle ils étaient d'abord trouvés. Plusieurs spécimens étaient retrouvés, après quelques mois ou années dans la même haie, le même bois ou les bords du même champs, où ils avaient été capturés à l'origine. Les auteurs concluent que ces espèces ont apparemment un espace vital (« home range ») aux dimensions bien définies.

La distance moyenne entre les points de capture pour *Elaphe*, pour plus de 3 jours, est de 245 m. La même distance pour *Coluber*, pour 2 ans est de 240 m si l'on excepte le seul résultat de 1 771 m. Vraisemblablement, ces chiffres représentent approximativement, les mouvements moyens à l'intérieur de l'espace vital.

FITCH (1949), a étudié les Serpents de Californie, notamment leurs mouvements après marquage et lâchers à l'endroit de la capture. Pour le *Crotale*, les captures successives de 156 individus repris 359 fois indiquaient l'étendue du mouvement, 126 étaient recapturés 1 fois, 20 deux fois, 6 trois fois, 2 quatre fois, 1 cinq fois et 1 six fois. 82 de ces Serpents étaient recapturés après plus de 6 mois, 39 autres après un mois ou plus et le reste (35) après des intervalles de moins d'un mois.

Des 156 Serpents marqués recapturés, 2 s'étaient déplacés de plus de 1 600 m, 14 autres de plus de 800 m, et 14 autres de plus de 400 m. La grande majorité, 126, s'étaient déplacés de moins de 400 m et 52 de ceux-ci de moins de 90 m. Mis à part les 17 plus longs déplacements, la distance moyenne, pour le reste des ♂ (67) est de 190 m et pour le reste des ♀ (37) 140 m. L'auteur conclut que les ♂ se déplacent plus que les ♀ et que l'espace vital est aussi différent (12 ha pour les ♂ et 6 ha pour les ♀).

Toujours d'après FITCH (1949), pour le « Gopher snake » 3 ♂ ont parcouru respectivement 465 m, 777 m, 552 m en 22 mois, 23 mois et un peu moins d'un an. Les autres résultats (25) dont 7, après des durées de plus d'un an, étaient tous inférieurs à 300 m. La moyenne de déplacement des ♀ est de 138 m avec un maximum de 216 m. Deux ♂ adultes étaient retrouvés à 150 m et 135 m après 6 ans et un autre à 60 m après 3 ans. L'auteur conclut que les individus sont plus ou moins en permanence attachés à des aires limitées, de quelques centaines de mètres de diamètre.

10 « King snakes » se sont déplacés de 45 m à 552 m pour des périodes de 4 jours à 75 mois. Ces Serpents sont ainsi cantonnés dans des petites aires de quelques centaines de mètres dans le plus grand diamètre. *Thamnophis elegans* se déplace sur une plus grande étendue. Les distances parcourues par 8 individus varient de 0 à 1 665 m pour des périodes de 7 jours à 24 mois.

SAINT GIRONS H. (1956) dans son étude sur les Serpents du Maroc écrit : « Les dimensions du domaine vital varient selon l'espèce et les individus ».

SAINT GIRONS H. et SAINT GIRONS M.C. (1959), citent la superficie du domaine de quelques Serpents d'après certains auteurs. Pour CARPENTER (1952), le domaine varie de 0,8 à 1,2 ha chez *Thamnophis sirtalis*, *Thamnophis butleri*, *Thamnophis sauritus*. Pour SEIBERT et HAGEN (1947), le domaine de *Thamnophis radix* varie de 100 à 300 m<sup>2</sup>. Selon FITCH (1949), ce domaine est de 10 ha pour *Crotalus viridis*.

MC DUFFIE (1960), a étudié l'écologie et la biologie de *Agkistrodon contortrix mokeson*. Il a remarqué que les Serpents retournaient hiverner dans les mêmes endroits chaque année. Les ♀ non gravides se déplacent plus que les ♀ gravides, mais moins que les ♂.

Chez *Elaphe o. obsoleta*, l'espace vital moyen est d'environ 11,70 ha pour les ♂ et 9,70 ha pour les ♀ (FITCH, 1963).

En ce qui concerne les Serpents européens nous avons peu de données sur leurs déplacements et leur espace vital.

Selon SAINT GIRONS H. (1952), « le territoire » de *Vipera aspis* varie de 0,5 à 90 m<sup>2</sup> avec une moyenne de 31 m<sup>2</sup>. Ses observations ont porté sur 5 ♀ et 2 ♂ pour des périodes de 2 mois à 3 ans. Il distingue 3 sortes de déplacements :

— « *Mouvements à l'intérieur du territoire* — Même chez les animaux pourvus d'un territoire étendu, le chemin, parcouru quotidiennement n'est jamais considérable ».

— « *Déplacements autour du territoire* — Lorsque la végétation des champs le permet, les Vipères peuvent y faire des incursions. A ce moment, un agrandissement temporaire du territoire, ou des déplacements fréquents à proximité de celui-ci, deviennent possibles ».

— « *Recherche de l'autre sexe aux périodes d'accouplement* — Ces déplacements sont souvent plus étendus que les précédents et peuvent déterminer un changement de territoire ». Sur 8 déplacements les valeurs ont varié de 5 à 45 m avec une moyenne de 22 m.

GUIBÉ et SAINT GIRONS (1955), ont fait une mise au point sur l'espace vital et le territoire chez les Reptiles.

A propos des Reptiles, SAINT GIRONS H. et SAINT GIRONS M.C. (1959), écrivent : « les espèces nocturnes effectuent généralement des déplacements plus étendus que les espèces diurnes voisines. Enfin, dans une même espèce, le domaine des mâles est très généralement plus vaste que celui des ♀ ».

Selon DUGUY (1962), les ♂ de *Vipera aspis* lors de l'activité sexuelle d'automne effectuent « de petits déplacements (de l'ordre de quelques dizaines de mètres) ». A propos du comportement de printemps (1958 et 1962) il signale que les « mâles se déplacent beaucoup au moment des accouplements ». Il écrit également qu'« il se produit au printemps de petits déplacements de mâles pouvant amener la formation de petits groupements; précisons d'ailleurs que ces déplacements sont assez faibles, de l'ordre de quelques dizaines de mètres. Les observations de SAINT GIRONS sur ce sujet sont identiques... ».

Nous avons commencé à étudier les déplacements de *Vipera aspis* dans la nature en 1962, NAULLEAU (1965b). Les Vipères étaient marquées à l'aide d'une bague de plastique colorée fixée à la queue, NAULLEAU (1965a). Au cours des années 1962, 1963 et 1964 nous avons ainsi marqué 145 aspics. A l'aide de ce marquage les Vipères sont capturées une seule fois pour fixer la bague. Ensuite leur identification se fait par simple observation des couleurs de la bague sans aucune manipulation et par conséquent sans perturbation. Pour augmenter le nombre des observations des individus bagués, à ce marquage, nous en avons ajouté un deuxième au Co 60 radioactif, en 1964. Ainsi, au cours de cette année, nous avons marqué 42 Vipères (21 ♂ et 21 ♀) à l'aide du seul marquage coloré et

59 (39 ♂ et 20 ♀) avec la combinaison des deux marquages (Tableau 1). Les Vipères marquées sur le terrain étaient relâchées aussitôt à l'endroit de leur capture. Ces expériences ont été réalisées dans le bocage vendéen sur une surface d'une centaine d'hectares. Le bocage vendéen est typiquement formé de champs cultivés, de haies avec des chemins creux et quelques petits taillis.

Nous étudierons ici les résultats obtenus avec les Vipères marquées à l'aide de la bague colorée et du 60 Co car les observations plus nombreuses nous permettent d'avoir une idée plus juste et plus complète sur les déplacements et l'espace vital. Nous considérerons 35 ♂ et 15 ♀ qui ont été observés respectivement en moyenne, 15 et 16 fois différentes au cours de l'année 1964. Le maximum d'observations réalisées est de 38 pour les ♂ (fig. 9) et de 33 pour les ♀ (Fig. 4).

Pour l'étude des déplacements des Vipères entre les différentes captures nous avons utilisé le plan cadastral au 1/2 000 de la région prospectée sur lequel on portait l'emplacement de toutes les Vipères aux différentes prospections. Les déplacements d'un point à un autre sont calculés suivant le plus petit parcours possible par les haies, les Vipères ne se déplaçant pas ou exceptionnellement à travers les champs cultivés, Ainsi, les déplacements mentionnés sont les distances minimales que les Vipères ont dû parcourir pour aller d'un point à un autre. Les déplacements réels sont certainement beaucoup plus importants car les possibilités de déplacements d'un point à un autre, outre les distances minimales, sont multiples.

#### A. DÉPLACEMENTS ANNUELS ET ESPACE VITAL

Nous avons noté (Tableaux 4 et 5) les quelques distances minimum de déplacements obtenus depuis 1962, mais ici le nombre des observations était très réduit. Aussi nous envisagerons seulement les distances parcourues au cours de l'année 1964.

1° — *Chez les ♂* (Tableau 4) : la moyenne des déplacements annuels est supérieure (884 m) à celle observée jusqu'à présent à ce sujet, SAINT GIRONS H. (1952) et DUGUY (1962). Les différences individuelles sont très importantes puisque ces déplacements varient de 239 m à 1 863 m. Mais il faut tenir compte du nombre d'observations faites pour chaque individu. Ainsi, la distance minimum parcourue par un Serpent, calculée à partir des différents repérages, risquera d'être d'autant plus grande qu'ils seront plus nombreux. Aussi il convient de comparer ces distances pour des nombre d'observations à peu près identiques. Par exemple, si l'on compare les distances obtenues pour 13 repérages nous aurons respec-

**TABEAU 4**  
Distances parcourues annuellement par les ♂, espace vital.

Aspic ♂ N°	Nombres d'observa- tions	Distances minima parcourues en m				Espace vital		
		1962-63	1963-64	1964	Total	longueur des chemins en m	longueur des haies en m	surfaces en ha.
1	19			1 634	1 634	<u>450</u>	1 720	3,26
2	11			1 327	1 327	300	1 240	2,70
3	6			460	460	270	700	1,71
4	8		210	150	360	225	540	1,00
7	7		235	448	683	270	840	1,94
8	16			930	930	290	980	3,08
10	21			1 201	1 201	625	1 690	4,70
11	8			751	751	185	990	3,64
14	12			908	908	205	950	1,71
16	17			252	252	<u>0</u>	510	1,53
17	19			1 097	1 097	230	1 070	2,53
19	13			762	762	175	725	1,40
21	12			865	865	310	1 100	2,53
22	26	439	195	882	1 516	405	1 760	3,92
24	13			697	697	370	1 440	2,88
27	6			566	566	330	1 060	2,18
28	6			245	245	40	420	1,13
29	13			<u>1 863</u>	1 863	250	1 620	<u>5,38</u>
30	7			525	525	240	650	1,27
31	20			1 020	1 020	220	590	1,07
33	21			903	903	180	680	1,20
35	18			943	943	25	1 230	3,93
37	6			595	595	70	490	1,30
38	14		<u>430</u>	1 240	1 670	275	<u>1 770</u>	4,05
39	20			1 529	1 529	375	1 370	2,69
40	28			993	993	280	1 190	2,81
41	<u>5</u>			<u>239</u>	<u>239</u>	260	805	1,85
42	9			1 133	1 133	<u>0</u>	1 170	5,06
44	12			688	688	270	1 090	2,63
45	30			1 271	1 271	185	670	1,50
46	32			1 205	1 205	110	490	1,40
47	12	50		344	394	130	<u>330</u>	<u>0,54</u>
48	9			758	758	350	1 130	3,73
50	<u>38</u>	<u>160</u>		1 854	<u>2 014</u>	360	1 280	2,52
51	23		<u>30</u>	1 149	1 179	210	790	2,73
Total	525	439 210	1 100	30 927	33 176	8 470	35 080	87,50
Moyenne	15	105	220	884	948	242	1 002	2,50
Maximum	38	160	430	1 863	2 014	450	1 770	5,38
Minimum	5	50	30	239	239	0	330	0,54

tivement 697 m pour le ♂ 24, 762 m pour le ♂ 19 et 1 863 m pour le ♂ 29, cette dernière valeur étant le maximum obtenu (Fig. 12).

Pour le calcul de l'espace vital, nous avons inscrit tous les points correspondant aux différentes observations dans une figure fermée. Nous avons tenu compte de la topographie et des déplacements qui se font le long de haies généralement rectilignes. Pour ces raisons nous avons choisi comme figure englobant l'espace vital un quadrilatère ou un triangle plutôt qu'une ellipse ou un cercle. Nous avons calculé ces surfaces (Tableau 4). Mais elles ont très peu de significations car elles englobent pour la plus grande part les champs cultivés qui ne sont pas fréquentés par les Vipères ou exceptionnellement à certaines saisons et suivant les récoltes. Ce qu'il est beaucoup plus juste de considérer comme espace vital : c'est la longueur de haies comprise dans cette surface. Nous avons en outre relevé la longueur des chemins creux compris dans chaque aire de déplacement des Vipères. Ces chemins sont bordés de haies et peuvent être traversés assez fréquemment par les Vipères. Les longueurs de haies enregistrées sont en moyenne de 1 002 m avec encore des différences individuelles importantes, ces longueurs variant de 330 m à 1 770 m. Pour calculer la surface de l'espace vital, la plus réelle possible, on peut admettre qu'en moyenne les haies ont un mètre de large (ce qui n'est pas toujours le cas). Elles sont séparées des champs cultivés de chaque côté par une bande

LÉGENDES COMMUNES AUX FIGURES 2 A 12



Routes et chemins creux.



Rivières.



Ruisseaux.



Chemins creux envahis par les broussailles.



Haies.



Taillis.



Endroits broussilleux.



Mares.

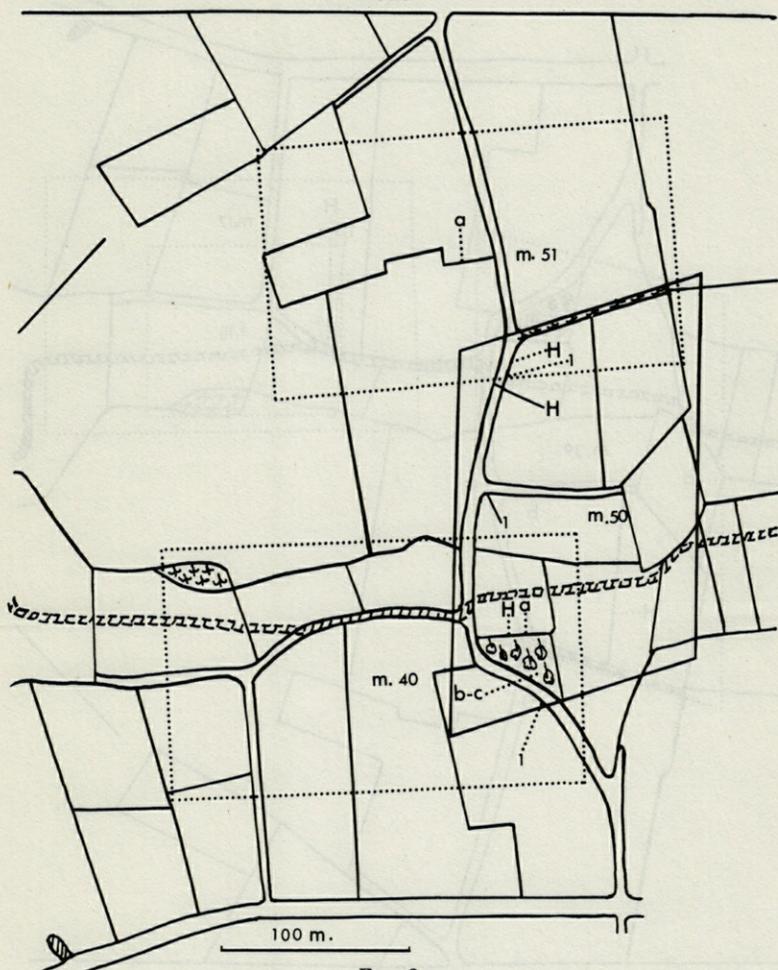


FIG. 2.

Aspic ♂ 40 (m. 40) :	— 1. :	6/ 4/1964	— 38 m
	— H. :	26/12/1964	— 9 m
	— a. :	9/ 7/1965	— 20 m
	— b. :	14/ 9/1965	— 0 m
	— c. :	18/ 9/1965	
Aspic ♂ 50 (m. 50) :	— 1. :	25/ 3/1964	— 60 m
	— H. :	28/12/1964	

En hivernage, nous avons trouvé, avec le ♂ 50, un autre ♂ marqué seulement d'une bague colorée.

Aspic ♂ 51 (m. 51) :	— 1. :	26/ 3/1964	— 8 m
	— H. :	28/12/1964	— 80 m
	— a. :	9/ 7/1965	

L'espace vital est délimité par des pointillés ou un trait fin.

— 1. Endroit de la 1<sup>re</sup> observation effectuée au printemps 1964.

— H. Place de la Vipère en hivernage.

Pour chaque Vipère ces 2 endroits sont indiqués avec le même figuré que celui qui délimite leur espace vital.

Pour les ♂ 39, 40 et 51 les lettres minuscules indiquent les observations effectuées en 1965.

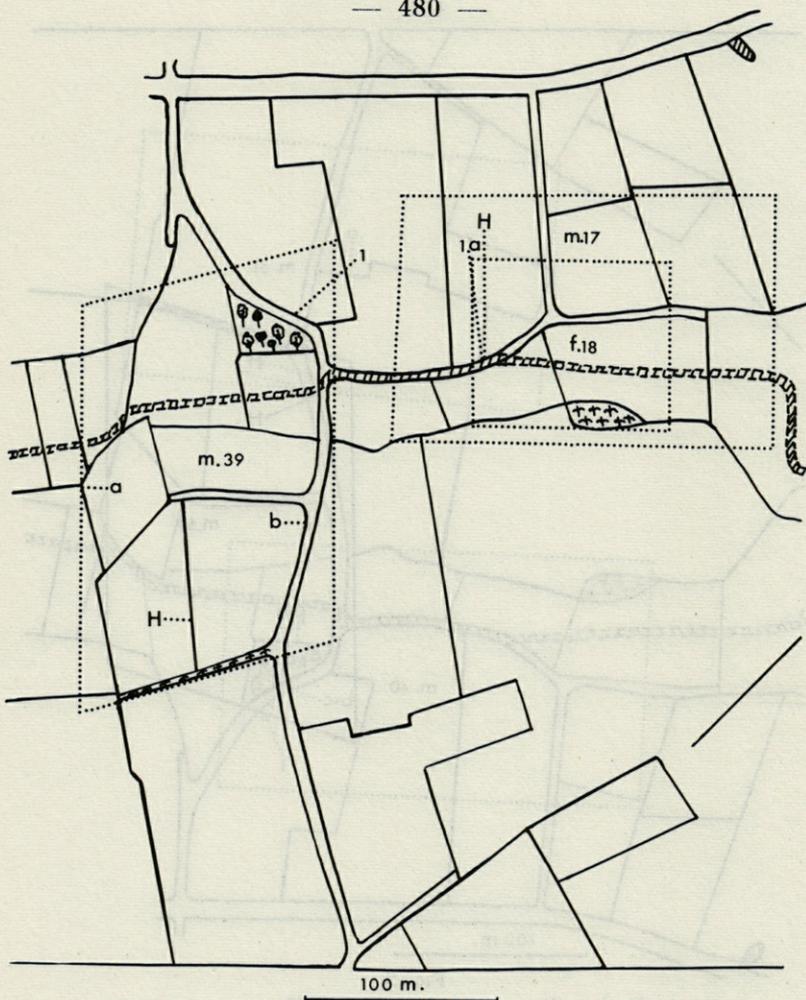


FIG. 3.

Aspic ♂ 17 (m. 17) et ♀ 18 (f. 18) trouvés ensemble :

— 1. : 6/ 4/1964 — 0,50 m

— H. : 26/12/1964

Aspic ♂ 39 (m. 39) : — 1. : 6/ 4/1964 — 240 m

— H. : 26/12/1964 — 170 m

— a. : 9/ 7/1965 — 180 m

— b. : 18/ 9/1965

L'espace vital est délimité par des pointillés ou un trait fin.

— 1. Endroit de la 1<sup>re</sup> observation effectuée au printemps 1964.

— H. Place de la Vipère en hibernage.

Pour chaque Vipère ces 2 endroits sont indiqués avec le même figuré que celui qui délimite leur espace vital.

Pour les ♂ 39, 40 et 51 les lettres minuscules indiquent les observations effectuées en 1965.

de terrain inculte de 2 m environ servant de passage autour des champs. Nos observations ont montré que les Vipères se trouvaient fréquemment dans ces parties de terrain surtout si elles sont assez herbeuses et broussailleuses. Elles trouvent là des abris d'autant plus propices qu'elles y sont moins dérangées. Ces contours de champs ne conviennent pas toujours aux Vipères du fait des fréquentations et du peu de végétation qu'il peut y avoir. Aussi on peut estimer en moyenne la largeur de la zone de terrain utilisable par les Vipères (Haies et bordures) à environ 3 mètres. En utilisant ces données on aboutit à une moyenne de surface de l'espace vital de 30,1 ares pour les ♂ avec un minimum de 9,9 ares et un maximum de 53,1 ares. Bien entendu à cela peut s'ajouter de petits taillis et des portions de chemins creux envahis par la végétation et non fréquentés. Ces valeurs sont valables pour la durée d'une année. La figure 11 représente les résultats se rapprochant le plus de la moyenne.

2° — Chez les ♀ (Tableau 5) : la moyenne des déplacements obtenus est de 377 m avec un minimum de 108 m (Fig. 8) et un

TABLEAU 5  
Distances parcourues annuellement par les ♀, espace vital.

Aspic ♀ N°	Nombres d'observa- tions	Distances minima parcourues en m				Espace vital		
		1962-63	1963-64	1964	Total	longueur des chemins en m	longueur des haies en m	surfaces en ha.
6	33	140		300	440	90	260	0,41
9	11			114	114	0	210	0,50
12	11	40		44	84	135	360	0,51
15	10	16		154	170	165	530	0,80
18	21			437	437	130	450	0,86
20	12			460	460	0	690	2,40
23	18			1 183	1 183	220	1 440	4,44
25	15			296	296	235	600	1,30
26	9	110		427	537	260	1 050	1,95
32	13			108	108	0	100	0,04
34	15	95		1 001	1 096	220	1 315	3,03
36	11			150	150	20	165	0,30
43	21	172		436	608	220	995	1,68
49	32	160		137	297	0	250	1,04
5	15	17		404	421	125	425	0,67
Total	247	750	5 651	6 401	1 820	8 840	20,83	
Moyenne	16	94	377	421	121	589	1,39	
Maximum	33	172	1 183	1 183	260	1 440	4,44	
Minimum	9	16	108	108	0	100	0,04	

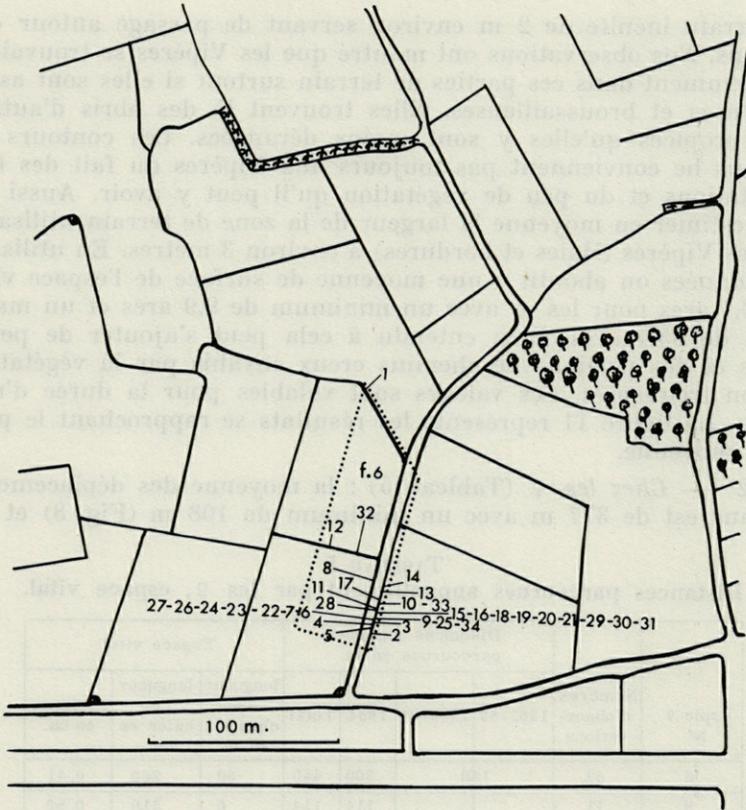


FIG. 4.  
♀ 6 (f. 6)

— 1 : 7/ 9/1962 (1 <sup>re</sup> capture, marquage à l'aide d'une bague colorée)	— 140 m	— 17 : 20/ 5/1964	— 8 m
— 2 : 27/ 3/1964 (marquage au Cobalt 60 : 90 $\mu$ Ci)	— 6 m	— 18 : 22/ 5/1964	— 0 m
— 3 : 30/ 3/1964	— 0 m	— 19 : 26/ 5/1964	— 0 m
— 4 : 1/ 4/1964	— 3 m	— 20 : 3/ 6/1964	— 8 m
— 5 : 3/ 4/1964	— 4 m	— 21 : 24/ 6/1964	— 3 m
— 6 : 6/ 4/1964	— 0 m	— 22 : 1/ 8/1964	— 0 m
— 7 : 7/ 4/1964	— 25 m	— 23 : 4/ 8/1964	— 0 m
— 8 : 15/ 4/1964	— 24 m	— 24 : 6/ 8/1964	— 1 m
— 9 : 17/ 4/1964	— 8 m	— 25 : 10/ 8/1964	— 1 m
— 10 : 18/ 4/1964	— 3 m	— 26 : 12/ 8/1964	— 0 m
— 11 : 23/ 4/1964	— 55 m	— 27 : 14/ 8/1964	— 6 m
— 12 : 1/ 5/1964	— 45 m	— 28 : 18/ 8/1964	— 2 m
— 13 : 8/ 5/1964	— 2 m	— 29 : 19/ 8/1964	— 0 m
— 14 : 11/ 5/1964	— 15 m	— 30 : 21/ 8/1964	— 0 m
— 15 : 14/ 5/1964	— 0 m	— 31 : 24/ 8/1964	— 45 m
— 16 : 16/ 5/1964	— 8 m	— 32 : 22/ 9/1964	— 40 m
		— 33 : 6/10/1964	— 8 m
		— 34 : 10/ 7/1965 (La Vipère a été trouvée morte à cet endroit).	

Les espaces vitaux sont délimités par des pointillés ou des tirets. Les traits surmontés d'un chiffre indiquent l'emplacement des Vipères et leurs déplacements dans le temps.

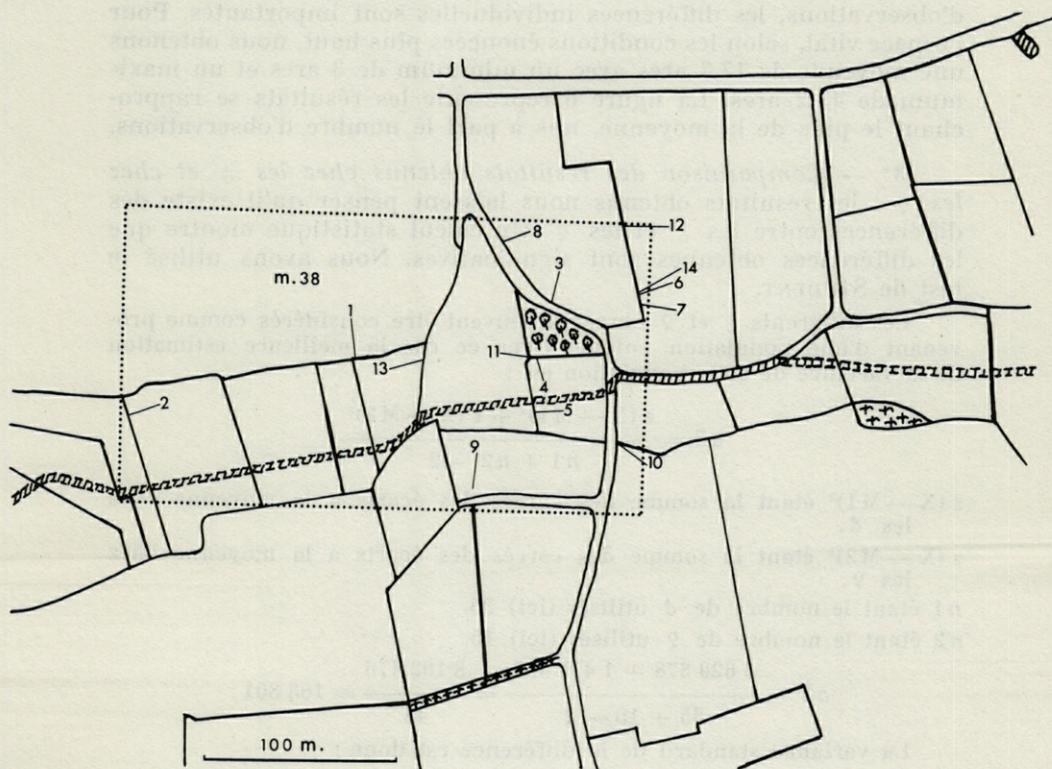


FIG. 5.  
♂ 38 (m. 38)

— 1 : 3/ 4/1963 (1 <sup>re</sup> capture, marquage à l'aide d'une bague colorée)	— 6 : 11/ 4/1964	— 5 m
— 2 : 17/ 7/1963 — 130 m	— 7 : 11/ 4/1964	— 14 h. 20
— 3 : 6/ 4/1964 (Marquage au Cobalt 60 : 90 $\mu$ Ci) — 30 m	— 8 : 19/ 4/1964	— 100 m
— 4 : 7/ 4/1964 — 35 m	— 9 : 27/ 4/1964	— 210 m
— 5 : 8/ 4/1964 — 105 m	— 10 : 15/ 5/1964	— 100 m
11 h. 10	— 11 : 19/ 5/1964	— 80 m
	— 12 : 23/ 5/1964	— 110 m
	— 13 : 23/ 9/1964	— 250 m
	— 14 : 28/ 9/1964	— 215 m

Les espaces vitaux sont délimités par des pointillés ou des tirets. Les traits surmontés d'un chiffre indiquent l'emplacement des Vipères et leurs déplacements dans le temps.

maximum de 1 183 m (Fig. 10). Là encore, compte tenu du nombre d'observations, les différences individuelles sont importantes. Pour l'espace vital, selon les conditions énoncées plus haut, nous obtenons une moyenne de 17,7 ares avec un minimum de 3 ares et un maximum de 43,2 ares. La figure 6 représente les résultats se rapprochant le plus de la moyenne, mis à part le nombre d'observations.

3° — *Comparaison des résultats obtenus chez les ♂ et chez les ♀* : les résultats obtenus nous laissent penser qu'il existe des différences entre les ♂ et les ♀. Un calcul statistique montre que les différences obtenues sont significatives. Nous avons utilisé le test de STUDENT.

Les différents ♂ et ♀ observés peuvent être considérés comme provenant d'une population unique. Dans ce cas la meilleure estimation de la variance de cette population est :

$$\sigma^2 = \frac{\varepsilon (X - M1)^2 + \varepsilon (X - M2)^2}{n1 + n2 - 2}$$

$\varepsilon (X - M1)^2$  étant la somme des carrés des écarts à la moyenne chez les ♂.

$\varepsilon (X - M2)^2$  étant la somme des carrés des écarts à la moyenne chez les ♀.

$n1$  étant le nombre de ♂ utilisés (ici) 35.

$n2$  étant le nombre de ♀ utilisés (ici) 15.

$$\sigma^2 = \frac{6\,629\,378 + 1\,473\,098}{35 + 15 - 2} = \frac{8\,102\,476}{48} = 168\,801$$

La variance standard de la différence est donc :

$$S^2 d = \sigma^2 \left( \frac{1}{n1} + \frac{1}{n2} \right) = 168.801 \left( \frac{1}{35} + \frac{1}{15} \right) \\ = \frac{8\,440\,050}{525} = 16\,076$$

d'où  $Sd = \sqrt{16\,076} \simeq 126$

$$\text{et } t = \frac{|m1 - m2|}{Sd} = \frac{884 - 377}{126} = \frac{507}{126} = 4$$

Le seuil :  $T_v$  correspondant, pour une sécurité de 99 % à  $v = (n1 + n2 - 2) = 48$  degrés de liberté est  $T_{48} = 2,6$ .

La valeur trouvée pour  $t(4)$  étant supérieure à ce seuil, nous pouvons dire que la différence des moyennes des déplacements annuels des ♂ et des ♀ est tout à fait significative et que les ♂ se déplacent plus que les ♀.

Pour les mêmes Vipères, un calcul analogue pour la longueur des haies de l'espace vital nous a donné  $t = 3,2$ . Le seuil  $T_v$  étant

le même pour 48 degrés de liberté (2,6). La différence (entre  $\varphi$  et  $\varphi$ ) des moyennes des longueurs de ces haies est donc significative. Par conséquent, l'espace vital (qui est en relation avec la longueur des haies comme nous l'avons vu plus haut) est plus grand chez les  $\delta$  que chez les  $\varphi$ .

#### DÉPLACEMENTS JOURNALIERS

##### 1° Chez les $\delta$ (Tableau 6) :

Nous observons des différences assez nettes entre les moyennes des déplacements journaliers au cours des mois considérés. Nous avons comparé ces moyennes 2 à 2 statistiquement, en employant le test de STUDENT, pour voir si les différences sont significatives.

##### — Comparaison entre mars et avril :

Distance journalière moyenne parcourue : 5,7 m en mars et 15,1 m en avril. Nous obtenons  $t = 2,4$ . Le seuil  $Tv$  correspondant au coefficient de sécurité de 95 % pour 37 degrés de liberté est de 1,96. La différence entre la moyenne journalière de déplacements au cours des mois de mars et avril est donc significative. Cette moyenne est plus élevée pour le mois d'avril.

##### — Comparaison entre avril et mai :

Distance journalière moyenne parcourue : 15,1 en avril et 12,7 m en mai. Dans ce cas,  $t = 1,2$ . Le seuil  $Tv$  correspond au coefficient de sécurité de 90 % pour 60 degrés de liberté est 1,64. Par conséquent la différence entre ces 2 mois n'est pas significative.

##### — Comparaison entre mai et août :

Distance journalière moyenne parcourue : 12,7 m en mai et 7,24 m en août. Ici,  $t = 2,5$ . Le seuil  $Tv$  correspond au coefficient de sécurité de 95 % pour 41 degrés de liberté est 1,96. Donc la différence qui existe entre ces 2 moyennes est significative.

##### — Comparaison entre août et septembre :

Distance journalière moyenne parcourue : 7,24 m en août et 14 m en septembre.  $t = 1,9$ . Le seuil  $Tv$  correspondant au coefficient de sécurité de 90 % pour 23 degrés de liberté est 1,70. Par conséquent, cette différence est significative.

##### — Comparaison entre septembre et octobre :

Distance journalière moyenne parcourue : 14 m en septembre et 3,5 m en octobre.  $t = 2,10$ . Le seuil  $Tv$  correspondant au coefficient de sécurité de 95 % pour 16 degrés de liberté est de 2,12. Cette différence peut donc être considérée comme significative.

**TABEAU 6**  
Distances journalières parcourues au cours de différents mois par les ♂.

Aspic ♂ N°	du 24 au 31 Mars			du 1er au 31 Avril			du 1er au 31 Mai			du 1er au 27 Août			du 19 au 30 Sept.			du 1er au 14 Oct.		
	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.
1				6	352	11,7	6	695	27,8	7	292	12,6						
2				6	731	24,3	4	261	9									
3				6	460	20,9												
4				6	105	5,5												
7				2	165	23,5												
8				3	170	7,7	5	233	8	5	156	8,6						
10	3	10	2	8	659	21,9	7	227	7,8									
11	2	43	6,1	4	264	22				2	9	3						
14	2	90	30	8	677	21,1	2	141	4,7									
16	3	43	8,6	10	73	2,4	4	136	9,7									
17				10	162	6,7	5	425	22,3				3	250	27,7			
19				6	271	11,7	6	366	11,4									
21				5	145	6,5				4	300	13						
22				5	195	8,1	9	94	4,2	4	21	2,6	3	54	2,5			
24				7	263	11,4	3	224	7,7	2	5	1						
27				5	416	13,8												
28				5	200	9												
29				2	73	7,3	6	589	26,7	3	188	9,4						
30							2	195	27,8									
31				8	274	15,2	2	35	1,2	5	261	11,3	2	80	11,4	2	25	1,7
33				5	292	12,7	6	391	12,2	9	129	5,8						
35				7	492	23,4	9	295	8,9									
37				2	110	13,7	3	105	5,2				2	270	9,5			
38				7	485	23	3	190	23,7				2	215	43			
39				8	473	29,5	9	294	10,5	7	176	6,5	3	416	14,3	2	20	1,4
40				10	259	10,8	5	251	10,9	5	57	2,8	4	190	21,1	3	26	2,1
41				2	40	2,2	2	34	2									
42				3	108	27	3	170	24,2									
44				7	264	11	4	219	7,5									
45				6	499	23,7	8	281	8,8	9	248	10,7	3	30	1	3	51	3,6
46				8	319	13,8	7	688	21,5	10	87	3,6	4	23	0,7	3	10	0,8
47				4	175	10,9	6	167	5,7									
48				3	136	10,4	2	240	16							3	3	0,3
50	3	43	8,6	13	640	21,3	8	634	19,8	9	291	12,1				2	110	15,7
51				6	178	11,1	6	258	9,9	4	108	4,9	3	80	8,9	2	25	2,1
Totaux	14		28,3	203		515	142		355,1	81		107,9	29		140,1	20		27,7
Moyenne	2,8		5,7	6		15,1	5		12,7	5,4		7,2	2,9		14	2,5		3,5
Maximum	3		30	13		29,5	9		27,8	9		13	4		27,7	3		15,7
Minimum	2			2		2,4	2		1,2	2		1	2		0,7	2		0,3

Nbre obs. : Nombre d'observations effectuées pendant la période considérée.  
 Dist. parcourue : Distances parcourues calculées à partir des observations réalisées.  
 Dist. moy. : Distances moyennes parcourues journallement.

**TABEAU 7**  
Distances journalières parcourues au cours de différents mois par les ♀.

Aspic ♀ N°	du 24 au 31 Mars			du 1er au 30 Avril			du 1er au 31 Mai			du 1er au 27 Août			du 19 au 30 Sept.			du 1er au 14 Oct.		
	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.	Nbre obs.	dist. par-courue	dist. moy.
6	2	6	2	9	122	3,8	7	78	3,1	10	13	0,6						
9				5	67	2,5	6	47	2,2									
12				9	44	1,4												
15				4	13	2,6	4	23	0,9									
18				7	111	4,6	7	33	1	2	2	0,1	3	105	15			
20				6	101	4,4	6	364	12,5									
23				5	220	13,7	7	667	23	6	56	4						
25				4	63	5,7	7	42	1,4	3	21	5,2						
26				6	237	12,4												
32				2	6	0,7	9	88	3									
34				4	128	9,8	8	569	17,8									
36				2	80	10	8	52	1,6									
43				10	217	10,3	6	23	1	3	120	8,6						
49	3	5	1	10	11	0,4	7	32	1,2	9	10	0,6	2	21	3			
5				13	339	13	2	65	7,2									
<b>Totaux</b>	5		3	96		86,3	84		75,9	33		19,1	5		18			
<b>Moyennes</b>	2,5		1,5	6,4		5,7	6,4		5,8	5,5		3,2	2,5		9			
<b>Maximum</b>	3		2	13		13,7	9		23	9		8,6	3		15			
<b>Minimum</b>	2		1	2		0,4	2		1	2		0,1	2		3			

Nbre obs. : Nombre d'observations effectuées pendant la période considérée.  
 Dist. parcourue : Distances parcourues calculées à partir des observations réalisées.  
 Dist. moy. : Distances moyennes parcourues journallement.

— Comparaison entre mars et octobre :

Distance journalière moyenne parcourue : 5,7 m en mars et 3,5 en octobre.  $t = 0,4$ . Le seuil  $Tv$  correspondant au coefficient de sécurité de 90 % est 1,79 pour 11 degrés de liberté. Par conséquent la différence entre les moyennes de ces deux mois n'est pas significative.

L'étude statistique des moyennes journalières de déplacements au cours des différents mois étudiés, comparées 2 à 2 nous permet de tirer des conclusions sur la biologie de la Vipère.

DUGUY (1962), parlant de l'activité de printemps chez *Vipera aspis*, écrit : « les accouplements ont donc lieu à des dates très variables, du début mars au début avril ». A propos de l'activité d'automne, il écrit : « Nous avons toujours observé les accouplements dans la première quinzaine d'octobre ». Les faibles moyennes de déplacements journaliers obtenus en mars et en octobre correspondraient peut-être aux périodes d'accouplement observés par DUGUY (1962), dans une région analogue et proche de la nôtre. Signalons que nos données pour ces 2 mois sont très incomplètes et il est difficile de tirer des conclusions définitives et valables. Nos diverses observations nous ont permis en outre d'étudier la durée de la période d'accouplements vernale. Le 14 avril 1964, nous avons observé à 11 h 40 2 ♂ en activité sexuelle avec une même femelle; les mêmes Vipères sont retrouvées ensemble le 16 avril à un endroit tout proche. Nous avons vu un autre accouplement le 30 avril à 11 h 10 (l'hémipénis gauche du ♂ avait pénétré dans le cloaque de la ♀). Un ♂ et une ♀ sont encore en activité sexuelle le 6 mai 1964 à 11 h 55 et la même femelle avec un autre ♂ le 9 mai 1964. Nous avons ainsi trouvé des couples de Vipères jusqu'au 15 mai 1964. Il semble bien que les déplacements journaliers des ♂ beaucoup plus importants en avril et mai, respectivement 15,7 et 12,7 m soient en relation avec la vie sexuelle. Les déplacements sont d'intensité identique au cours de ces 2 mois. DUGUY (1962), qui a étudié également *Vipera aspis* dans le bocage vendéen à 40 km au Sud-Est de Nantes, en parlant de la période d'accouplement, écrit : « Nos observations personnelles manquent de précision à partir du 15 avril : le développement de la végétation rend en effet très difficile l'observation des Vipères en avril et mai. »

Au mois d'août les déplacements journaliers sont beaucoup moins importants que ceux observés en avril et mai. Par contre en septembre l'activité importante reprend et les déplacements sont assez semblables à ceux d'avril et mai. Ceci est probablement en accord avec la période sexuelle automnale. Puis, de nouveau dans la première quinzaine d'octobre, l'activité est réduite. Les déplacements sont alors du même ordre que ceux de la fin mars, la différence entre les 2 moyennes n'étant pas significative.

2° Chez les ♀ (Tableau 7) :

— *Comparaison entre avril et mai :*

Distance moyenne journalière parcourue : 5,7 m en avril et 5,8 en mai.  $t = 0,04$ ; le seuil  $Tv$  correspondant au coefficient de sécurité de 90 % pour 26 degrés de liberté est 1,71. Par conséquent la différence entre les moyennes de ces 2 mois n'est pas significative.

— *Comparaison entre mai et août :*

Distance moyenne journalière parcourue : 5,8 m en mai et 3,2 m en août.  $t = 0,8$ ; le seuil  $Tv$  correspondant au coefficient de sécurité de 90 % pour 17 degrés de liberté est 1,74. Donc là encore la différence n'est pas significative.

On peut conclure qu'au cours de ces 3 mois l'activité des ♀ est la même et on ne remarque pas une activité beaucoup plus faible en août comme chez les ♂. Pour les autres mois nous n'avons pas assez de résultats pour pouvoir les comparer. Cependant il semble que, comme chez les ♂, l'activité au mois de mars soit beaucoup plus faible.

3° *Comparaison des résultats obtenus chez les ♂ et les ♀ :*

Le test de STUDENT nous a montré que les différences entre les ♂ et les ♀ étaient significatives pour des coefficients de sécurité de 99 % pour avril et mai et 95 % pour août. Par conséquent comme nous l'avons vu pour les déplacements annuels, pendant les mêmes mois, les ♂ se déplacent plus que les ♀.

— *Déplacements horaires :*

A 10 reprises nous avons fait 2 observations de la même Vipère dans une journée. Ceci nous a permis de calculer une moyenne de déplacements horaires (Tableau 8). Pour les ♂ (9 observations) nous avons obtenu 4,9 m en moyenne avec de grosses différences individuelles de 0,6 m à 20 m. Pour les ♀, nous avons un seul résultat que nous avons cité pour mémoire (11,3 m).

— *Etude de l'emplacement des Vipères lorsqu'elles ne sont pas visibles :*

Au cours de nos observations, nous avons remarqué avec quelle perfection les Vipères assumaient leur « thermorégulation écologique », SAINT GIRONS H. et M.C. (1956), DUGUY (1962). Nous ne reviendrons pas sur les emplacements occupés par les Vipères en fonction des différentes conditions lorsqu'elles sont visibles. Nous signalerons seulement l'emplacement des Vipères que nous avons pu observer grâce au marquage radio-actif lorsqu'elles sont norma-

TABLEAU 8

Distances horaires parcourues par les Vipères.

Températures :

Mini. jour. observ. : Minimum le jour de l'observation

Heure mini. : Heure du minimum

Maxi. jour. observ. : Maximum le jour de l'observation

Heure maxi. : Heure du maximum.

Aspic ♂ N°	Date	heure 1 <sup>e</sup> observa- tion	heure 2 <sup>e</sup> observa- tion	Temps entre ces 2 obser- vations	Distance mi- nimum en m ds ce temps	Distance moyenne horaire	Températures					
							Mini. jour observ.	heure mini.	Maxi. jour observ.	heure maxi.	à l'h. de 1 <sup>è</sup> obser- vation	à l'h. de 2 <sup>e</sup> obser- vation
1	16/ 5/64	10h45	17h40	6h55	140	20	2,5°	7h	31°	16h	23°	30°
11	15/ 4/64	11h10	12h10	1h	14	14	2,5°	5h30	22°	16h30	16°	19°
19	11/ 4/64	10h50	14h10	3h20	2	0,6	3,5°	7h	22°	16h30	14°	19,5°
22	3/ 6/64	10h35	15h50	4h15	3	0,7	10°	5h30	23,5°	16h	18,5°	21°
22	30/ 5/64	10h50	17h05	6h15	4	0,6	13,5°	6h	29°	13h30	24°	27,5°
38	1/ 4/64	11h10	14h20	3h10	5	1,5	3,5°	7h	22°	16h30	14°	19,5°
39	12/ 5/64	11h20	18h	6h40	22	3,3	11°	5h	31°	17h	27°	29,5°
40	9/ 4/64	10h50	15h45	4h55	13	2,6	0,5°	7h30	23°	16h	16°	23°
40	12/10/64	10h50	14h55	4h05	4	1	6°	5h	18,5°	12h	16°	28°
					Total	44,3						
					Moyenne	4,9						
					Maxi.	20						
					Mini.	0,6						
Aspic ♀												
18	28/ 9/64	10h50	17h	6h10	70	11,3	8°	6h	30°	16h	24°	29,5°

TABLEAU 9  
Observations sur les lieux d'hivernage.

Aspic	Caractéristiques des lieux d'hivernage				Exposition
	Profondeurs	Biotopes	Températures	Dates	
♀ 49	10 cm	buissons sous végétations et feuilles	5°	26/12/64	N NE S SW milieu du buisson
♂ 40	10 cm	bordure de buissons d'un petit taillis sous 10 cm de feuilles,	3,5°	"	N W S E côté S W
♂ 17	20 cm	talus surplombant un ruisseau sous 10 cm de feuilles et détritrus	5°	"	N W S E côté S W
♀ 18	15 cm	"	5°	"	"
♀	20 cm	parmi racines en bordure de broussailles, sous mousse et herbe.	5°	"	" N W S E côté SW
♂ 39	15 cm	terre meuble, recouverte de peu de feuilles, bord de talus	4°	"	N NE SSW côté SE
♂ 51	25 cm	bordure chemin creux 5 à 10 cm de feuilles, lierre et mousse, 1,20 m sous le champ et 1,30 m au-dessus du chemin	3°	28/12/64	E NE W SW côté N W
♂ 50 avec un ♂ non-radio-actif	15 cm	bordure du même chemin 5 à 10 cm de feuilles, lierre et mousse 1,20 m sous le champ et 0,80 m au-dessus du chemin.	3°	"	E NE W S W côté SE
Moyenne	16,2		4,2		
Maximum	25		5		
Minimum	10		3		

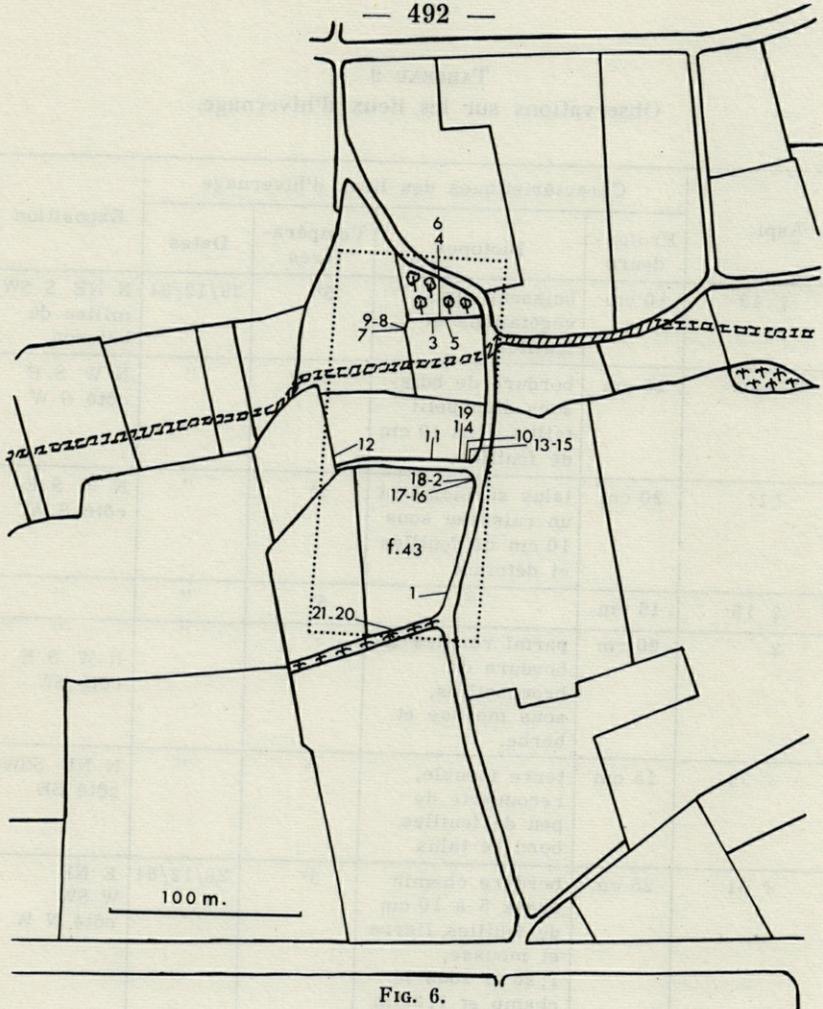


FIG. 6.

♀ 43 (f. 43)

— 1 : 7/ 9/1962	10 h. 05	— 9 : 16/ 4/1964	— 110 m
(1 <sup>re</sup> capture, marquage à l'aide d'une bague colorée. Cette ♀ est gestante)		— 10 : 19/ 4/1964	— 18 m
— 2 : 8/ 9/1962	10 h. 25 :	— 11 : 22/ 4/1964	— 55 m
La Vipère est observée à pondre.		— 12 : 27/ 4/1964	— 56 m
— 3 : 6/ 4/1964 (Marquage au Cobalt 60 : 14 µCi)	— 110 m	— 13 : 9/ 5/1964	— 6 m
— 4 : 7/ 4/1964	— 3 m	— 14 : 12/ 5/1964	— 6 m
— 5 : 8/ 4/1964	— 3 m	— 15 : 15/ 5/1964	— 10 m
— 6 : 9/ 4/1964	— 25 m	— 16 : 23/ 5/1964	— 0 m
— 7 : 11/ 4/1964	— 0 m	— 17 : 29/ 5/1964	— 1 m
— 8 : 14/ 4/1964	— 0 m	— 18 : 1/ 6/1964	— 20 m
		— 19 : 11/ 8/1964	— 120 m
		— 20 : 22/ 8/1964	— 0 m
		— 21 : 25/ 8/1964	— 0 m

Les espaces vitaux sont délimités par des pointillés ou des tirets. Les traits surmontés d'un chiffre indiquent l'emplacement des Vipères et leurs déplacements dans le temps.

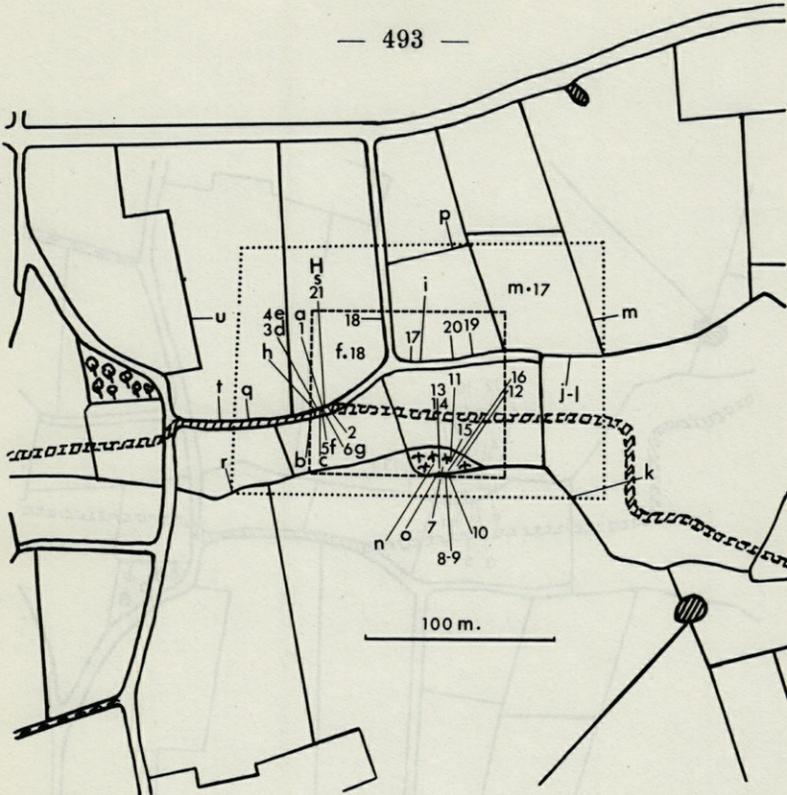


Fig. 7. — ♂ 17 (m. 17) et ♀ 18 (f. 18) portées sur la même figure. L'espace vital du ♂ est délimité en pointillé, celui de la ♀ en tirets. Les chiffres se rapportent aux déplacements de la ♀ et les lettres à ceux du ♂.

Première capture du couple, marquage double bague colorée et Cobalt 60 : 90  $\mu$ Ci.

— 1 :	6/ 4/1964	— 3 m	a :	6/ 4/1964	— 5 m
— 2 :	7/ 4/1964	— 5 m	b :	7/ 4/1964	— 4 m
— 3 :	11/ 4/1964	— 0 m	c :	9/ 4/1964	— 1 m
— 4 :	14/ 4/1964	— 2 m	d :	11/ 4/1964	— 0 m
— 5 :	17/ 4/1964	— 1 m	e :	14/ 4/1964	— 2 m
— 6 :	19/ 4/1964	— 100 m	f :	17/ 4/1964	— 1 m
— 7 :	30/ 4/1964	— 4 m	g :	19/ 4/1964	— 4 m
— 8 :	2/ 5/1964	— 0 m	h :	21/ 4/1964	— 60 m
— 9 :	6/ 5/1964	— 3 m	I :	27/ 4/1964	— 85 m
— 10 :	9/ 5/1964	— 10 m	k :	2/ 5/1964	— 100 m
— 11 :	21/ 5/1964	— 7 m	l :	4/ 5/1964	— 100 m
— 12 :	23/ 5/1964	— 9 m	m :	9/ 5/1964	— 40 m
— 13 :	29/ 5/1964	— 0 m	n :	12/ 5/1964	— 180 m
— 14 :	1/ 6/1964	— 6 m	o :	19/ 5/1964	— 5 m
— 15 :	31/ 7/1964	— 2 m	p :	21/ 9/1964	— 165 m
— 16 :	17/ 8/1964	— 90 m	q :	28/ 9/1964	— 170 m
— 17 :	21/ 9/1964	— 35 m	r :	30/ 9/1964	— 80 m
— 18 :	28/ 9/1964	— 10 h. 50	sH :	26/12/1964	— 95 m
— 19 :	28/ 9/1964	— 70 m	t :	9/ 7/1965	— 60 m
		— 17 h.	u :	11/ 7/1965	— 90 m
— 20 :	31/10/1964	— 10 m			
— 21 H :	26/12/1964	— 80 m			

Les espaces vitaux sont délimités par des pointillés ou des tirets. Les traits surmontés d'un chiffre indiquent l'emplacement des Vipères et leurs déplacements dans le temps.

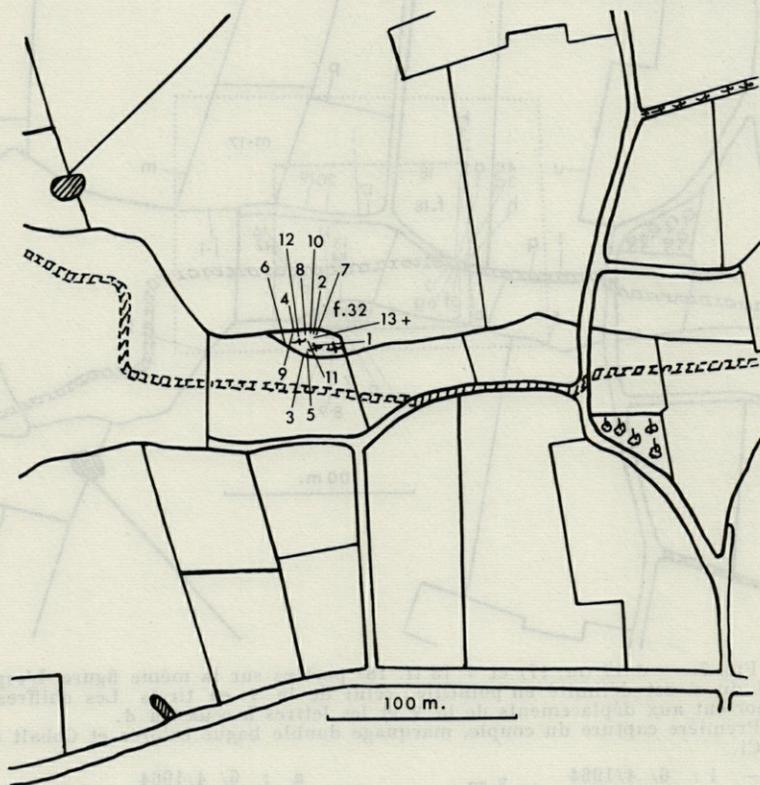


FIG. 8. — ♀ 32 (f. 32). Ici l'espace vital est réduit à la partie broussailleuse de 3,50 ares.

— 1 : 21/ 4/1964 (1 <sup>re</sup> capture, double marquage, bague colorée et Cobalt 60 : 1 mCi)	— 7 : 12/ 5/1964	— 6 m
— 2 : 30/ 4/1964	— 8 : 15/ 5/1964	— 7 m
— 3 : 2/ 5/1964	— 9 : 19/ 5/1964	— 2 m
— 4 : 4/ 5/1964	— 10 : 21/ 5/1964	— 4 m
— 5 : 6/ 5/1964	— 11 : 29/ 5/1964	— 6 m
— 6 : 9/ 5/1964	— 12 : 23/ 6/1964	— 8 m
	— 12+ : 31/7/1964 (La ♀ a été trouvée morte à cet endroit).	

Les espaces vitaux sont délimités par des pointillés ou des tirets. Les traits surmontés d'un chiffre indiquent l'emplacement des Vipères et leurs déplacements dans le temps.

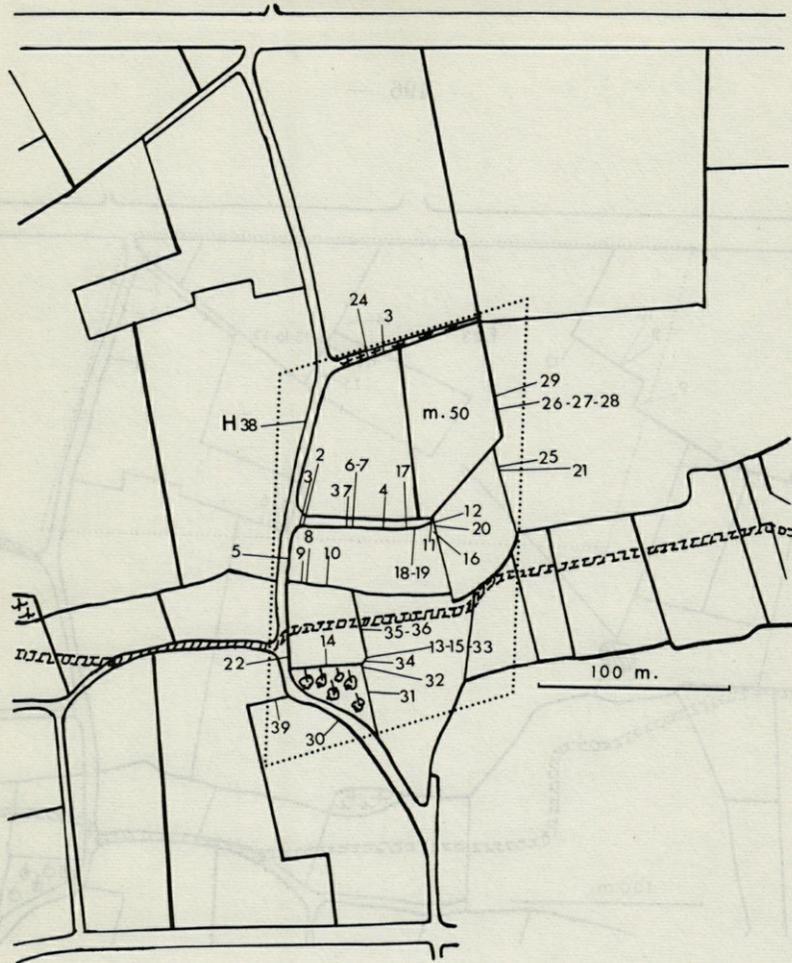


FIG. 9.  
 ♂ 50 (m. 50)

— 1 : 8/ 9/1962 (première capture marquage à l'aide d'une bague colorée)	— 160 m	— 18 : 4/ 5/1964	— 0 m
— 2 : 25/ 3/1964 (marquage au Cobalt 60 : 90 $\mu$ Ci)	— 1 m	— 19 : 6/ 5/1964	— 12 m
— 3 : 26/ 3/1964	— 43 m	— 20 : 9/ 5/1964	— 70 m
— 4 : 30/ 3/1964	— 65 m	— 21 : 12/ 5/1964	— 220 m
— 5 : 2/ 4/1964	— 50 m	— 22 : 15/ 5/1964	— 180 m
— 6 : 3/ 4/1964	— 0 m	— 23 : 21/ 5/1964	— 8 m
— 7 : 5/ 4/1964	— 70 m	— 24 : 29/ 5/1964	— 140 m
— 8 : 7/ 4/1964	— 2 m	— 25 : 1/ 6/1964	— 35 m
— 9 : 8/ 4/1964	— 13 m	— 26 : 3/ 8/1964	— 0 m
— 10 : 11/ 4/1964	— 110 m	— 27 : 5/ 8/1964	— 0 m
— 11 : 13/ 4/1964	— 4 m	— 28 : 7/ 8/1964	— 7 m
— 12 : 14/ 4/1964	— 125 m	— 29 : 10/ 8/1964	— 240 m
— 13 : 17/ 4/1964	— 25 m	— 30 : 20/ 8/1964	— 20 m
— 14 : 19/ 4/1964	— 25 m	— 31 : 21/ 8/1964	— 15 m
— 15 : 22/ 4/1964	— 125 m	— 32 : 22/ 8/1964	— 5 m
— 16 : 27/ 4/1964	— 16 m	— 33 : 25/ 8/1964	— 4 m
— 17 : 30/ 4/1964	— 4 m	— 34 : 27/ 8/1964	— 20 m
		— 35 : 21/ 9/1964	— 0 m
		— 36 : 23/ 9/1964	— 110 m
		— 37 : 30/ 9/1964	— 90 m
		— 38 : 28/12/1964	— 150 m
		— 39 : 18/ 9/1965	

Les espaces vitaux sont délimités par des pointillés ou des tirets. Les traits surmontés d'un chiffre indiquent l'emplacement des Vipères et leurs déplacements dans le temps.

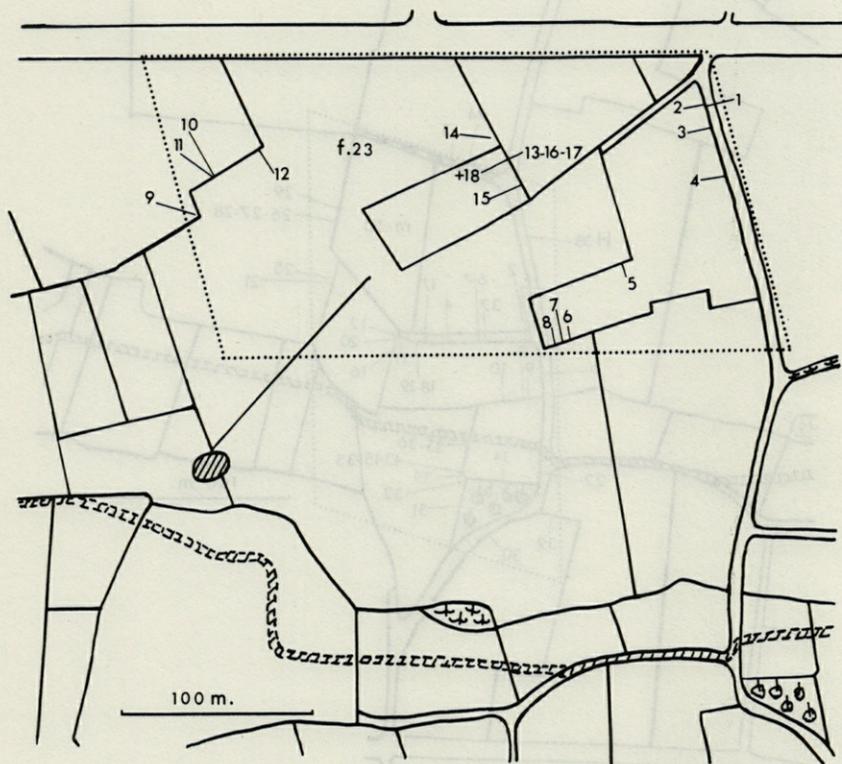


FIG. 10 — ♀ 23 (f. 23).

— 1 : 14/ 4/1964 : première capture, marquage à l'aide d'une bague colorée.	— 1 m	— 9 : 19/ 5/1964	— 25 m
— 2 : 17/ 4/1964	— 13 m	— 10 : 21/ 5/1964	— 0 m
— 3 : 19/ 4/1964	— 26 m	— 11 : 23/ 5/1964	— 28 m
— 4 : 21/ 4/1964 : marquage au Cobalt 60 : 0,5 mCi	— 180 m	— 12 : 29/ 5/1964	— 240 m
— 5 : 30/ 4/1964	— 95 m	— 13 : 3/ 8/1964	— 14 m
— 6 : 6/ 5/1964	— 8 m	— 14 : 5/ 8/1964	— 28 m
— 7 : 9/ 5/1964	— 3 m	— 15 : 7/ 8/1964	— 14 m
— 8 : 15/ 5/1964	— 510 m	— 16 : 10/ 8/1964	— 0 m
		— 17 : 13/ 8/1964	— 0 m
		— 18 : 17/ 8/1964 : la Vipère est trouvée morte à cet endroit.	

Les espaces vitaux sont délimités par des pointillés ou des tirets. Les traits surmontés d'un chiffre indiquent l'emplacement des Vipères et leurs déplacements dans le temps.

lement invisibles du fait de la température excessive, du froid ou de la pluie... Lorsque la température est trop basse, l'insolation trop faible (ciel couvert), les Vipères ne sortent pas, elles demeurent immobiles dans leur abri. On les retrouve alors parmi les feuilles en surface du sol, sous les feuilles dans des cavités ou non, dans des galeries, à des profondeurs qui dépassent rarement 10 cm, ou sous des pierres.

Lorsqu'il fait trop chaud, en été, les Vipères ne se montrent pas non plus. Elles demeurent à l'ombre, dans des buissons ou dans l'herbe. Nous en avons trouvé une dans un tas de copeaux, exposé en plein soleil. Elle était enroulée absolument invisible sous un large copeau (Phot. 5). Une autre a été trouvée dans une galerie en bordure de haie, également en plein soleil, à une dizaine de cm de profondeur; le sol était de plus recouvert d'herbe.

## B. LIEUX D'HIVERNAGE

En décembre nous avons recherché les Vipères marquées en hivernage; nous en avons détecté et localisé 8 marquées aux radio-isotopes plus une possédant seulement une bague colorée, qui se trouvait avec une des précédentes.

### *Situation du lieu d'hivernage*

6 de ces Vipères avaient été observées dès le début du printemps. Toutes ces Vipères ont hiverné dans l'espace vital déterminé à partir des observations effectuées au cours de la saison d'activité précédente (Fig. 2 et 3); 5 ont hiverné dans le voisinage de l'endroit où elles étaient observées, au début du printemps. La 6<sup>e</sup> (1 ♂) a hiverné à l'autre extrémité de son espace vital à environ 240 m de la 1<sup>re</sup> observation effectuée au printemps.

### *Caractéristiques des lieux d'hivernage*

Les Vipères se trouvaient à faible profondeur en moyenne 16,2 cm (Tableau 9). Généralement, le sol, recouvert de feuilles, mousse, lierre au moment de nos observations, était gelé en surface, la température moyenne dans la cavité était de 4,2°. Seraient-elles descendues plus profondément, la température baissant? Nous ne pouvons répondre à cette question, car nous n'avons pas fait d'autres observations durant l'hivernage. Signalons que l'hiver 1964-1965 n'a pas été très rigoureux. 5 Vipères ont été trouvées isolément, 2 ♂ ensemble et ailleurs un couple (1 ♂ et 1 ♀). Ce couple a hiverné à 0,50 m du lieu de la 1<sup>re</sup> observation et du marquage effectués au printemps (Fig. 3 et Photo 6).

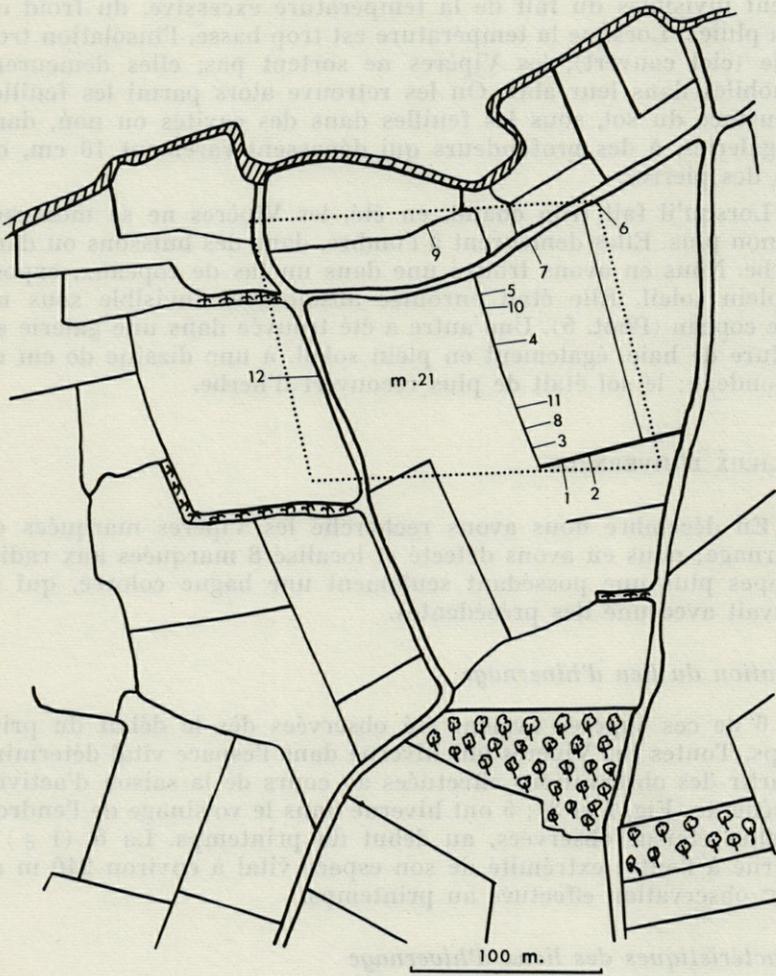


FIG. 11. — ♂ 21 (m. 21).

— 1 : 1/ 4/1964	(marquage	— 6 : 8/ 5/1964	— 45 m
double, bague colorée et Cobalt 60 :		— 7 : 30/ 5/1964	— 125 m
90 $\mu$ Ci)		— 8 : 1/ 8/1964	— 155 m
	— 15 m	— 9 : 4/ 8/1964	— 90 m
— 2 : 5/ 4/1964	— 40 m	— 10 : 14/ 8/1964	— 55 m
— 3 : 8/ 4/1964	— 60 m	— 11 : 24/ 8/1964	— 210 m
— 4 : 18/ 4/1964	— 30 m	— 12 : 10/10/1964	
— 5 : 23/ 4/1964	— 85 m		

Les espaces vitaux sont délimités par des pointillés ou des tirets. Les traits surmontés d'un chiffre indiquent l'emplacement des Vipères et leurs déplacements dans le temps.

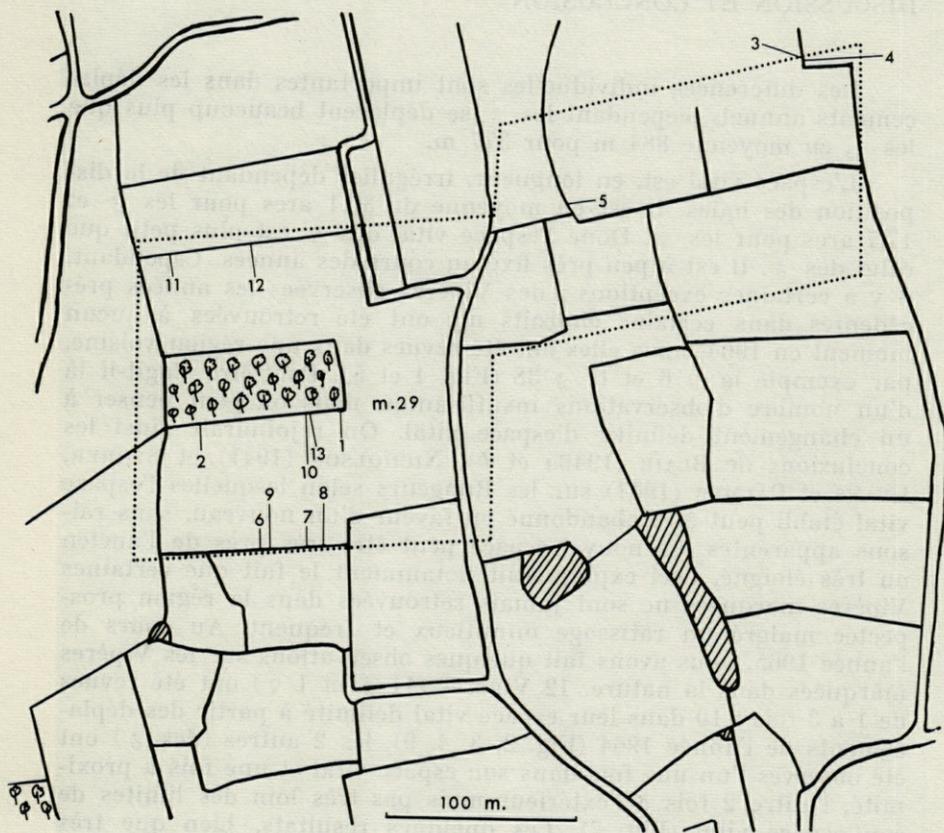


FIG. 12. — ♂ 29 (m. 29)

— 1 : 1/ 4/1964 (1 <sup>re</sup> capture, double marquage à l'aide d'une baguecolorée et Cobalt 60 : 90 $\mu$ Ci)	— 6 : 20/ 5/1964	— 24 m
— 2 : 11/ 4/1964	— 7 : 26/ 5/1964	— 9 m
— 3 : 8/ 5/1964	— 8 : 30/ 5/1964	— 28 m
— 4 : 11/ 5/1964	— 9 : 3/ 6/1964	— 195 m
— 5 : 16/ 5/1964	— 10 : 4/ 8/1964	— 145 m
— 73 m	— 11 : 19/ 8/1964	— 43 m
— 600 m	— 12 : 24/ 8/1964	— 190 m
— 1 m	— 13 : 22/ 9/1964	
— 245 m		
— 310 m		

Les espaces vitaux sont délimités par des pointillés ou des tirets. Les traits surmontés d'un chiffre indiquent l'emplacement des Vipères et leurs déplacements dans le temps.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Les différences individuelles sont importantes dans les déplacements annuels, cependant les  $\delta$  se déplacent beaucoup plus que les  $\varphi$ , en moyenne 884 m pour 377 m.

L'espace vital est, en longueur, irrégulier dépendant de la disposition des haies. Il est en moyenne de 30,1 ares pour les  $\delta$  et 17,7 ares pour les  $\varphi$ . Donc l'espace vital des  $\varphi$  est plus petit que celui des  $\delta$ . Il est à peu près fixe au cours des années. Cependant, il y a certaines exceptions : des Vipères observées les années précédentes dans certains endroits n'y ont été retrouvées à aucun moment en 1964, mais elles ont été revues dans une région voisine, par exemple la  $\varphi$  6 et le  $\delta$  38 (Fig. 4 et 5). Peut-être s'agit-il là d'un nombre d'observations insuffisantes, mais on peut penser à un changement définitif d'espace vital. On rejoindrait ainsi les conclusions de BLAIR (1940a et b), NICHOLSON (1941) et STORER, EVANS et PALMER (1944) sur les Rongeurs selon lesquelles l'espace vital établi peut être abandonné en faveur d'un nouveau, sans raisons apparentes. Ce nouvel espace peut être très près de l'ancien ou très éloigné. Ceci expliquerait notamment le fait que certaines Vipères marquées ne sont jamais retrouvées dans la région prospectée malgré un ratissage minutieux et fréquent. Au cours de l'année 1965, nous avons fait quelques observations sur les Vipères marquées dans la nature. 12 Vipères (11  $\delta$  et 1  $\varphi$ ) ont été revues de 1 à 3 fois : 10 dans leur espace vital délimité à partir des déplacements de l'année 1964 (Fig. 2, 3, 4, 9), les 2 autres (des  $\delta$ ) ont été observés l'un une fois dans son espace vital et une fois à proximité, l'autre 2 fois à l'extérieur mais pas très loin des limites de son espace vital (Fig. 7). Ces quelques résultats, bien que très incomplets, nous laissent donc penser que, bien que la majorité des Vipères demeurent dans l'espace vital délimité à partir de l'activité d'une année, quelques-unes peuvent s'en écarter un peu et même pourraient ainsi, au cours des années suivantes, déplacer leur domaine.

Chez les  $\delta$  l'ampleur des déplacements journaliers varie suivant les mois considérés. Chez les  $\varphi$ , par contre, l'activité plus faible que celle des  $\delta$ , est à peu près toujours la même.

La moyenne des déplacements horaires des  $\delta$  est voisine de celle des déplacements journaliers des  $\varphi$ .

L'activité simultanée d'un  $\delta$  et d'une  $\varphi$  a été enregistrée au laboratoire dans 2 actographes de 1,50 m de longueur, 0,60 m de hauteur et 0,50 m de largeur. Le substratum surmonte un réseau

de galeries moulées dans du plâtre. Les résultats seront étudiés plus en détail ultérieurement. Mais déjà quelque soit les conditions expérimentales (suffisantes pour qu'il y ait activité), il semble bien que l'activité du ♂ soit plus importante que celle de la ♀, en faisant abstraction des périodes proches de la mue et de celles suivant les ingestions de nourriture où les déplacements sont réduits.

Le marquage aux radio-isotopes nous a permis de découvrir les Vipères lorsqu'elles étaient invisibles, soit en activité soit en hibernage. Nous avons remarqué que les Vipères, dès le printemps, pouvaient traverser des prairies marécageuses et même des ruisseaux. Certaines ont été observées dans des régions très humides et très proches de l'eau. Ainsi, le 8 avril 1964 à 11 h 30, le ♂ 38 a été trouvé le long d'une haie exposée NE-SW, séparant des prairies, allongé à 20 cm du sol recouvert d'un peu d'eau, sur des détritiques (feuilles, bois, etc.) entraînés lors des crues d'un ruisseau situé à 3 m au SW de l'endroit où était la Vipère. Ce ♂ a traversé ce ruisseau 2 fois en 4 jours. D'autre part, nous avons mis en évidence un phénomène curieux : les déplacements des Vipères ♂ et ♀ peuvent être divisés en 2 catégories, les uns longs, les autres courts. Ils alternent souvent. Les Vipères restent généralement quelques temps dans un endroit se déplaçant peu, puis effectuent de grands déplacements, demeurent quelques temps dans le nouvel endroit et ainsi de suite. Il y a là encore de grosses différences individuelles indépendamment du sexe. Les grands déplacements sont difficiles à expliquer lorsqu'ils sont enregistrés en dehors de l'activité sexuelle. Ils ne semblent pas dépendre de la température car, pendant la même période, des Vipères peuvent effectuer des grands déplacements alors que d'autres se déplacent peu. On pense alors à la nourriture, mais dans le bocage vendéen la nourriture semble à peu près répartie uniformément. De plus, s'il y avait un rapport entre la recherche, la prise de nourriture et les grands déplacements, on devrait trouver les Vipères et les reconnaître par la présence de proies récemment capturées. Mais nos observations ne nous ont pas permis de faire une différence nette à ce point de vue. Il faut signaler que ces grands déplacements ne dépassent probablement pas le cadre de l'espace vital bien qu'il n'est pas toujours facile de savoir s'il s'agit d'une excursion temporaire hors de l'espace vital avec retour au gîte ou d'un simple déplacement dans cet espace vital.

D'autre part, lorsqu'une Vipère a effectué un grand déplacement, il n'est pas rare de constater qu'une autre venant d'ailleurs prend place quelque temps dans les environs où était la 1<sup>re</sup> Vipère. Cette 2<sup>e</sup> peut également se déplacer et être remplacé par une 3<sup>e</sup> ou la première peut revenir et ainsi de suite. Il est probable que l'ignorance de ce phénomène soit à l'origine des conclusions de certains auteurs, SAINT GIRONS (1952), DUGUY (1962), disant que les Vipères se déplaçaient très peu. En effet, lorsque des Serpents non marqués

sont observés dans les mêmes endroits, il est logique de penser que ce sont toujours les mêmes. Mais à plusieurs reprises nous avons pu observer le contraire. Par exemple le long d'une haie d'une quarantaine de mètres, pendant la saison 1964, 8 Vipères différentes (5 ♂ et 3 ♀) ont été repérées, sans qu'il y en ait plus de 2 à la fois. Dans un coin broussailleux et pierreux de 3,5 ares (photo 4 et Fig. 8), au printemps il n'y avait aucune Vipère, puis, au cours de l'année il en est passé 8 différentes (4 ♂ et 4 ♀).

Nous avons vu que les Vipères hivernaient dans leur espace vital annuel, par conséquent il faut écarter l'hypothèse de « lieux d'hivernage », DUGUY (1962), car on n'assiste pas à « une migration pré-hivernale vers des abris d'hivernage favorables ». D'ailleurs dans le biotope où nous avons fait notre étude, les Vipères peuvent hiverner dans chaque haie (sauf celles des prairies inondées l'hiver). Toutefois, si les espaces vitaux de plusieurs Vipères se chevauchent et contiennent en commun un coin plus favorable (petit taillis, coin broussailleux, etc...), lors de l'hivernage il peut y avoir une certaine concentration des Vipères dans ces endroits. Mais on ne peut parler ici de « migration pré-hivernale » car les individus restent dans leur espace vital; le lieu où ils hivernent est bien connu d'eux et souvent il a été fréquenté plusieurs fois par ces Vipères au cours de la saison active.

Nous avons été frappés par la faible profondeur à laquelle étaient les Vipères hivernantes (16,2 cm en moyenne). D'autre part, d'après nos résultats et les raisons que nous avons données plus haut il est difficile de croire à des concentrations importantes de Serpents hivernant ensemble dans une même cavité. Mais bien entendu la poursuite de nos recherches nous renseignera plus précisément à ce sujet. D'autre part il faut signaler un phénomène curieux; nous avons cessé nos observations dans la nature le 13 octobre alors que le temps était mauvais et froid en pensant que les animaux ne se déplaceraient plus beaucoup jusqu'à l'hivernage, or, nos recherches effectuées en décembre pour localiser les Vipères en hivernage nous ont montré que si certaines ne s'étaient pas beaucoup déplacées depuis la fin septembre ou le début octobre (20 à 40 m), d'autres avaient parcouru de 80 à 100 m, et enfin d'autres n'ont pas été retrouvées.

Au printemps, à l'approche de la période d'accouplement, les ♂ se déplacent à la recherche des ♀ qui ne changent pas beaucoup de place. Ces déplacements sont plus ou moins importants suivant la densité et la proximité des ♀ en état de s'accoupler. Dans certains cas, les déplacements des ♂ peuvent être faibles lorsqu'ils hivernent à proximité de ♀ ou même ils peuvent ne pas exister lorsqu'un ♂ et une ♀ hivernent ensemble, tel le ♂ 17 trouvé avec la ♀ 18 dès le début d'avril 1964 et qui sont retrouvés en hivernage

ensemble à 0,50 m du lieu de la 1<sup>re</sup> observation du printemps. Toutefois, il faut signaler que pendant la période d'accouplement les ♀ peuvent se déplacer un peu, mais ces déplacements ne semblent pas liés à la recherche des ♂. Au cours de cette période, les ♀ peuvent être observées avec différents ♂, témoin la ♀ 18 qui après être demeurée avec le ♂ 17 (Fig. 7) est retrouvée avec le ♂ 40 et le ♂ 45, à l'accouplement d'automne avec un autre ♂. De même, les ♂ peuvent être observés avec des ♀ différentes.

Il est difficile de soutenir l'hypothèse de « lieux d'accouplement », DUGUY (1962), pour les raisons invoquées plus haut à propos de l'hivernage. D'autre part les mêmes ♀ ne sont pas trouvées au même endroit en présence de ♂ (la ♀ 18 a été trouvée avec les différents ♂ en différents endroits). Certes il peut y avoir une concentration de ♂ dans le voisinage des ♀ en état de s'accoupler mais cette concentration est toujours locale. Par l'étude anatomohistologique de l'appareil génital, H. SAINT GIRONS (1957) et DUGUY (1962) ont montré que le cycle sexuel de *Vipera aspis* (♀) est biennal dans le Sud de la Loire Atlantique et le Nord de la Vendée. DUGUY (1962) a pu observer, au printemps, dans la nature « des ♀ qui ne s'accouplaient ni se reproduisaient » par conséquent, si l'on admet que les sexes sont en nombre égal, H. SAINT GIRONS (1952), il existe des ♂ sans partenaires. Ceci expliquerait leur vagabondage à la recherche des ♀ et les concentrations locales que l'on peut observer.

Ces observations sont aussi valables pour l'accouplement automnal, lorsqu'il existe, comme l'étude des déplacements nous l'a montré.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Nous avons vu tout l'intérêt que représente le double marquage visuel et radio-actif (Co<sup>60</sup>) pour identifier les Vipères dont on veut étudier le comportement dans la nature. La dose d'une centaine de  $\mu$ Ci semble bien adaptée pour les observations qui doivent s'effectuer sur une durée assez longue (1 an). La longueur optimale de la bague radio-active à employer paraît être de 0,5 cm.

Quant aux déplacements dans la nature ils sont caractérisés par des différences en rapport avec le sexe : les mâles se déplacent plus que les femelles et des différences individuelles importantes ont pu être notées. L'espace vital est aussi plus petit chez les ♀ que chez les ♂.

Le Co<sup>60</sup> nous a permis de détecter nos Vipères dans des biotopes parfois fort humides desquels on les croyait exclus.

En période d'hivernage enfin, nous n'avons jusqu'à présent jamais trouvé ces « nœuds » signalés par différents auteurs, mais des Vipères isolées ou groupées par 2 à une faible profondeur dans les cavités du sol.

### RÉSUMÉ

Le marquage des Serpents au Cobalt 60 radio-actif qui facilite leur recherche et leur localisation dans la nature, doit être complété d'un deuxième (visuel) qui permet leur identification. Ce  $\text{Co}^{60}$  a été utilisé sous forme de fil métallique de 5/10<sup>e</sup> de mm de diamètre. Des fragments de 0,25 - 0,5 - 1 cm, correspondant à des activités de 0,5 mCi, 1 mCi et de 14  $\mu\text{Ci}$ , 90  $\mu\text{Ci}$ , ont été insérés dorsalement dans la queue de la Vipère à l'aide d'une aiguille hypodermique. En 1964, 59 Vipères (39 ♂ et 20 ♀) ont ainsi été marquées. Les doses de 0,5 et 1 mCi sont léthales à partir de 3 mois après le marquage, celle de 90  $\mu\text{Ci}$  ne l'est qu'après plus d'un an et celle de 14  $\mu\text{Ci}$  semble peu nocive après 18 mois. La longueur optimale de la bague à employer est de 0,5 cm; les activités de 14  $\mu\text{Ci}$  et de 90  $\mu\text{Ci}$  permettent d'effectuer des observations sur une assez longue durée.

Malgré les différences individuelles importantes, dans les déplacements annuels, les ♂ se déplacent plus que les ♀ (884 m pour 377 m). L'espace vital est aussi différent, il est de 30,1 ares pour les ♂ et de 17,7 ares pour les ♀. Chez les ♂ l'ampleur des déplacements journaliers varie suivant les mois considérés tandis que chez les ♀ l'activité est à peu près toujours la même. Indépendamment du sexe, les déplacements des Vipères peuvent être divisés en 2 catégories : les uns longs, les autres courts; ils alternent souvent. Certaines Vipères peuvent, dès le printemps, fréquenter des prairies humides, marécageuses et même traverser des ruisseaux. Nous avons trouvé les Vipères en hivernage dans leur espace vital. Elles étaient à faible profondeur (16,2 cm en moyenne) isolées ou groupées par deux. Aux périodes d'accouplement, les ♂ se déplacent à la recherche des ♀ qui ne changent pas beaucoup de place.

### SUMMARY

Marking snakes with radio-active Cobalt 60 to facilitate their recovery and localisation in the wild, must be accompanied by a second method (visual) which allows them to be identified. The  $\text{Co}^{60}$  was used in the form of a metal wire, diameter 0,5 mm. Pieces measuring 0,25 - 0,5 - 1 cm corresponding to activities of 0,5 mCi,

1 mCi and of 14  $\mu$ Ci, 90  $\mu$ Ci, were inserted dorsally in the Viper's tail by means of a hypodermic needle. In 1964, 59 Vipers (39  $\delta$  and 20  $\varphi$ ) were marked in this way. Doses of 0,5 and 1 mCi are lethal after 3 months from the marking, those of 90  $\mu$ Ci not until after more than a year and those of 14  $\mu$ Ci seem to be scarcely injurious after 18 months. The optimal length of the strip used is 0,5 cm; activities of 14  $\mu$ Ci and 90  $\mu$ Ci, allow observations to be made for a long enough period.

In spite of considerable individual differences, during their movements over the year, the  $\delta$  move further than the  $\varphi$  (884 m against 377 m). The areas of their territories are different also, 30,1 ares (3010 sq.m.) for the  $\delta$  and 17,7 ares for the  $\varphi$ . For the  $\delta$  the distances moved each day vary according to the month, while for  $\varphi$  the activity is nearly always the same. Independent of sex, the Vipers' journeys may be divided into two categories : long and short. These often alternate. Certain Vipers are able, in spring, to frequent damp, marshy grassland and even to cross streams. We found Vipers hibernating within their own living territory. They were at a shallow level (16 cm on average) in ones or twos. At the time of coupling the  $\delta$  travel in search of the  $\varphi$  who move about but little.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BLAIR, W.F., 1940a. Home ranges and populations of the meadow vole in southern Michigan. *Journ. Wildl. Mgt.*, 4: 149-161.
- BLAIR, W.F., 1940b. A study of prairie deer mouse populations in southern Michigan. *Amer. Midland Nat.*, 24: 273-305.
- BLANCHARD, F.N., 1937. Data on the Natural History of the Red-Bellied Snake, *Storeria occipito-maculata* (Storer), in Northern Michigan. *Copeia* (3) : 151-162.
- BLANCHARD, F.N., et E.B. FINSTER, 1933. A method of marking living snakes for future recognition, with a discussion of some problems and results. *Ecology*, 17: 334-347.
- BOURLIÈRE, F., 1951. *Vie et mœurs des Mammifères*. Paris, Payot, 250 p.
- CARPENTER, C.R., 1952. Comparative ecology of the common garter snake (*Thamnophis sirtalis* s.), the ribbon snake (*T.S. sauritus*) and Butler's garter snake (*T. butleri*) in mixed populations. *Ecol. Monog.*, 22 (4) : 235-258.
- DUGUY, R., 1958. Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. *Vie et Milieu*, 9 (2) : 200-210.
- DUGUY, R., 1962. Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L., *Thèse Paris*, 132 p.
- FITCH, H.S., 1949. Study of snake populations in Central California. *Amer. Midd. Nat.*, 41 (3) : 513-579.
- FITCH, H.S., 1963. Natural History of the Black Rat Snake (*Elaphe o. obsoleta*) in Kansas. *Copeia*, (4) : 649-658.

- GUIBE, J. et H. SAINT GIRONS, 1955. Espace vital et territoire chez les Reptiles. *La Nature*, 3 (245) : 358-362.
- HORN, E.E. and H.S. FITCH, 1942. Interrelations of rodents and other wildlives on the range. In Hutchinson, C.B., and E.I. Kotuk : The San Joaquin Experimental Range. *Univ. Calif. Bull.*, 663 : 96-129.
- IMLER, R.H., 1945. Bullsnares and their control on a Nebraska wildlife refuge. *J. Wildl. Mgt.*, 9 : 265-273.
- JOHANNINGSMEIER, A.G., J.C. GOODNIGHT, 1962. Use of Iodine 131 to measure movements of small animals. *Science*, 138 (3537) : 147-148.
- KIRPITCHNIKOV, V.S., A.N. STETOVIDOV, A.N. TROCHINE, 1956. Marquage des Carpes par les radioisotopes du Phosphore et du Calcium. *Dok. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, 3 (1) : 221-224.
- MC DUFFIE, G.T., 1961. Studies on the ecology and life history of the copperhead, *Agkistrodon contortrix mokeson* (Daudin) in Ohio. *Dissert. Abstr. U.S.A.*, 21 (11) : 3567-3568.
- MOSAUER, W., 1933. Locomotion and Diurnal Range of *Sonora occipitalis*, *Crotalus cerastes*, and *Crotalus atrox* as Seen from their Tracks. *Copeia*, (1) : 14-16.
- NAULLEAU, G., 1965a. Nouvelle méthode de marquage des Serpents. *Vie et Milieu*, XVI (2-C) : 1151-1158.
- NAULLEAU G., 1965b. Etude préliminaire de l'activité de *Vipera aspis* dans la nature. Communication : Union internationale des Sciences Biologiques, Réunion de Marseille le 4 et 5 octobre 1965 (sous presse).
- NAULLEAU G. et G. COURTOIS, 1965. Utilisation du Cobalt 60 pour le marquage des Serpents. *Compte Rendu Acad. Sci. Paris*, 260 : 6219-6222.
- NICHOLSON, A.J., 1941. The homes and social habits of the wood-mouse (*Peromyscus leucopus noveboracensis*) in southern Michigan. *Amer. Midland Nat.*, 25 : 196-223.
- NOBLE, G.K. and H.J. CLAUSEN, 1936. The aggregation behaviour of *Storeria de Kayi* and other snakes with especial reference to the sense organs involved. *Ecol. Monog.*, 6 (2) : 269-316.
- SAINT GIRONS, H., 1952. Ecologie et Ethologie des Vipères de France. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 2<sup>e</sup> s., 14 : 263-343.
- SAINT GIRONS, H., 1956. Les Serpents du Maroc. *Var. Sci. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 8 : 1-29.
- SAINT GIRONS, H., 1957. Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* L. dans l'Ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 41 (3) : 284-350.
- SAINT GIRONS, H. et M.C., 1956. Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie et Milieu*, 7 (2) : 133-226.
- SAINT GIRONS, H. et M.C., 1959. Espace vital, domaine et territoire chez les Vertébrés terrestres (Reptiles et Mammifères). *Mammalia*, 23 (4) : 448-476.
- SEIBERT, H.C. et C.W. HAGEN, Jr., 1947. Studies on a population of snakes in Illinois. *Copeia*, (1) : 6-22.
- STICKELL, W.H. and J.B. COPE, 1947. The home ranges and wanderings of snakes. *Copeia*, (2) : 127-136.
- STORER, T.I., F.C. EVANS and F.G. PALMER, 1944. Some rodent populations in the Sierra Nevada of California. *Ecol. Monog.*, 14 : 165-192.

Photos d'une Vipère ♀ photographiée le 7 août 1964, après sa mort, marquée le 19 avril 1964, avec une dose de 1 mCi (1, 2, 3, 4).

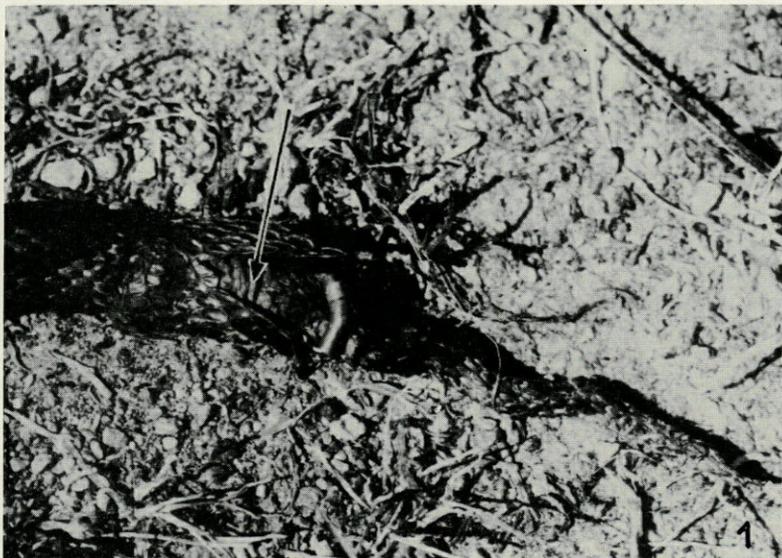


PHOTO 1. — Partie postérieure dorsale de la Vipère. On remarque la nécrose indiquée par la flèche, au-dessus de la bague colorée, dans la région de la marque radio-active. La Vipère a mué récemment, quelques lambeaux de mue adhèrent encore à la nécrose. La partie distale de la queue, à partir de la bague colorée n'est pas nécrosée, elle est normale.

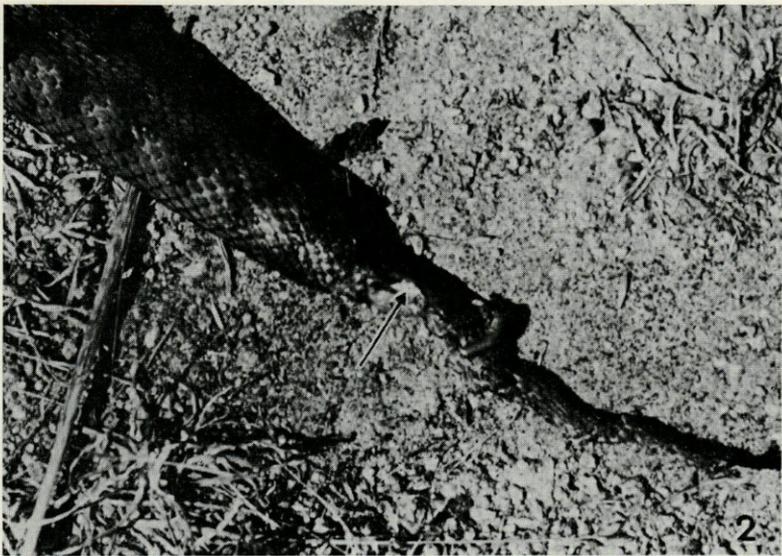


PHOTO 2. — Vue dorsale postérieure. On a retiré l'anneau de peau nécrosée. On voit l'aspect de la chair apparemment normale sauf au contact de la marque radio-active où elle est blanche et plus ou moins durcie (partie indiquée par la flèche).



PHOTO 3. — Vue d'ensemble de la Vipère morte la gueule ouverte. Elle a mué récemment et son état général n'apparaît pas trop mauvais. Sa peau est bien colorée, bien brillante et peu ridée.

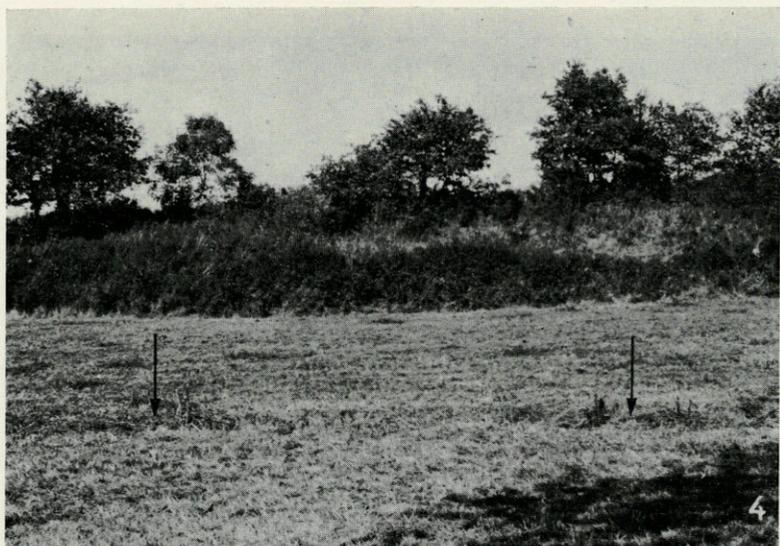


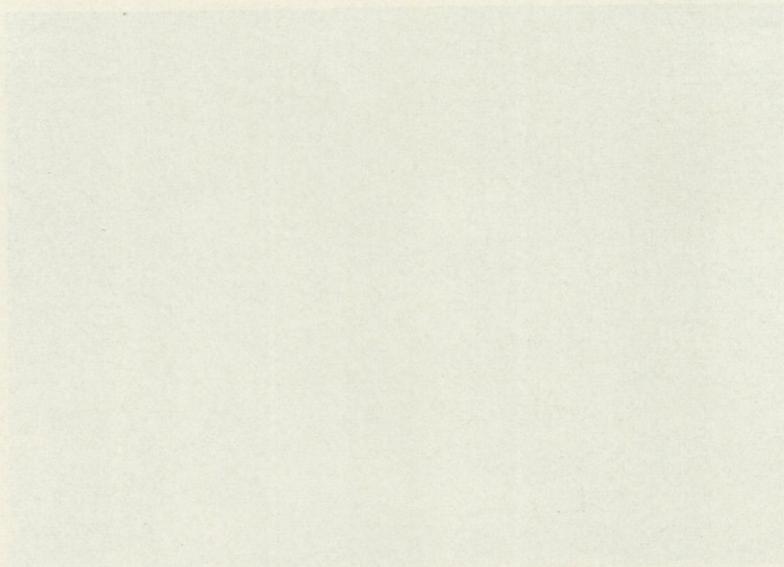
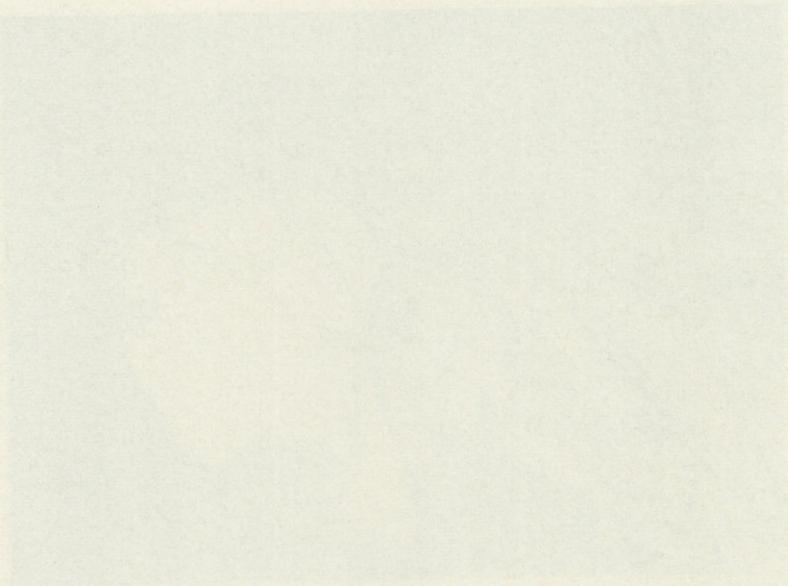
PHOTO 4. — Endroit broussailleux et pierreux de 3,5 ares (à l'arrière plan) surplombant et bordant une prairie (en avant plan) traversée d'un petit ruisseau à sec l'été dont l'emplacement est indiqué par les 2 flèches. Dans cet endroit broussailleux, il n'y avait aucune Vipère au printemps, puis, au cours de l'année il en est passé 8 différentes (4 ♂ et 4 ♀).



PHOTO 5. — Prise le 12 mai 1964 à 18 h 55. Le ♂ 33 était enroulé sur un copeau sous un autre absolument invisible, le long d'une haie exposée SSE-NNW. Le crayon bille posé sur le copeau (partie droite de la photo), indique celui sous lequel la Vipère était enroulée.



PHOTO 6. — Elle montre le biotope où le couple (♂ 17 et ♀ 18) était trouvé le 6 avril 1964 et où il était retrouvé en hivernage le 26 décembre 1964. La flèche indique l'endroit d'hivernage le long d'une haie exposée ESE-WNW surplombant un ruisseau (R) qui coule derrière.



Faint, illegible text at the bottom of the page, possibly bleed-through from the reverse side.

**SUR UNE COLLECTION DE BACULA DE RENARDS,  
VULPES VULPES (LINNAEUS, 1758)  
PROVENANT DE FRANCE**

par P.J.H. VAN BREE, F. CHANUDET et M.C. SAINT GIRONS

*Muséum zoologique, Université d'Amsterdam  
Muséum d'Histoire naturelle, La Rochelle  
Laboratoire d'Ecologie générale, Brunoy*

On sait depuis déjà longtemps que la forme et la taille du baculum (os pénien) peuvent être utilisées comme critère dans les études taxonomiques (voir, par exemple, POHL, 1911 et DIDIER, 1946-1965). On s'est également rendu compte que ces os peuvent être utilisés pour séparer les jeunes des adultes, à l'intérieur d'une espèce donnée. Chez les Carnivores, par exemple, des travaux montrent que le baculum a une croissance longitudinale régulière jusqu'à la puberté. Après cette période, la croissance longitudinale se ralentit mais l'os devient plus épais et, par là même, plus lourd (vraisemblablement sous l'influence des hormones sexuelles). En étudiant conjointement le développement des testicules, la longueur et le poids du baculum, le zoologiste POPOV (1943) a utilisé ces variations de la croissance comme un critère d'âge dans des populations de Mustelidae capturés en Russie : *Martes martes*, *Mustela putorius*, *Mustela eversmanni*, *Mustela sibericus*, *Mustela lutreola*, *Mustela vison* et *Mustela erminea*. Bien que la méthode ne puisse évidemment être utilisée que pour les mâles, elle constitue une manière facile d'estimer grossièrement la répartition des classes d'âge à l'intérieur de certaines populations.

Dans cet article, POPOV mentionne, en note infrapaginale, une étude des bacula de Renards de Russie, mais les résultats de ce travail n'y figurent pas. Nous pensons donc qu'il n'est pas sans intérêt de donner ici les résultats d'une étude effectuée sur 126 ba-

cula de Renards provenant de France. Pour chaque os pénien, nous avons mesuré la longueur et évalué le poids. Dans la figure, nous avons indiqué la relation entre la longueur et le poids des os pénien étudiés. Dans le même croquis, nous avons fait figurer des dessins du baculum typique d'un Renard juvénile et d'un individu adulte.

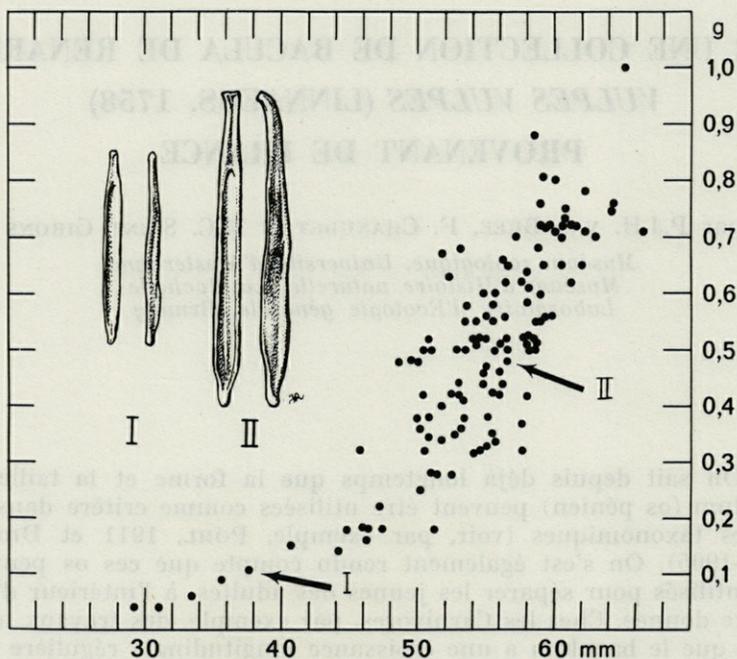


FIG. 1. — Développement de l'os pénien chez *Vulpes vulpes*. En abscisses; longueur en mm, en ordonnées : poids en grammes. Les dessins représentent les bacula de Renard (I, d'un exemplaire juvénile; II, d'un animal adulte) : les flèches indiquent leurs poids et leurs longueurs respectives.

La figure montre que la croissance pondérale débute lorsque le baculum atteint environ 50 mm de longueur. Nous ne disposons pas de données concernant le développement des testicules et, de ce fait, nous ne pouvons être absolument certains de la valeur de notre hypothèse. Cependant, nous estimons que les Renards dont le baculum atteint une longueur de 50 mm sont au début de la puberté et que les individus chez qui le poids du baculum dépasse 0,5 gr doivent être considérés comme sexuellement mûrs (âge supérieur à 9-12 mois).

L'allure de la courbe du baculum (relation entre la longueur et le poids) est typique en ce qui concerne le développement de cet os.

Chez d'autres espèces, on obtient presque la même courbe (voir en particulier la figure 10 dans l'article de RAUSCH (1961) concernant *Ursus americanus*, et la figure 3 dans l'étude de VAN BREE, JENSEN & KLEINJN (1966) chez *Lutra lutra*).

La figure montre clairement que les bacula dont nous avons disposés ne représentent pas un échantillon normal. Nous avons trop de Renards sexuellement adultes et trop peu de jeunes et de subadultes. En France, où le Renard est une espèce beaucoup sinon trop chassée, il serait normal que les individus plus jeunes et moins expérimentés représentent plus de 50 % des captures. La différence entre la composition d'âge de notre matériel et celle d'un échantillon normal est plus probablement causée par deux faits. Tout d'abord, les Renards jeunes et très jeunes ne sont apportés ni aux musées ni aux taxidermistes et, d'autre part, le baculum des jeunes n'est pas complètement ossifié, il est très fragile et de petites dimensions. Dans ces conditions, il est facilement perdu.

#### SUMMARY

The relation between the length and the weight of 126 bacula of *Vulpes vulpes* from France is given in the form of a figure. The authors assume that Foxes with bacula with lengths less than 50 mm are juvenile animals and that Foxes with bacula with weights of more than 0,5 grams are certainly sexually mature ones.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Längen und Gewichte von 126 Penisknochen von Füchsen aus Frankreich werden ermittelt. Angenommen wird, dass Jungtiere Bacula haben kürzer als 50 M.m und dass diese Knochen bei geschlechtsreifen Füchsen schwerer sind als 0,5 Gramm.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BREE, P.J.H. van, B. JENSEN & L.J.K. KLEIJN, 1966. Skull dimensions and the length/weight relation of the baculum as age indications in the Common Otter, *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758). *Danish Rev. Game Biol.*, 4: 98-104.

- DIDIER, R., 1946. Etude systématique de l'os pénien des Mammifères. I. Famille des Canidés. *Mammalia*, 10 : 78-91.
- POHL, L., 1911. Das Os penis der Carnivoren einschliesslich der Pinnipedier. *Z. Naturw. (Jena)*, 47 : 115-160, pls. 7-8.
- ПОПОВ, В.А., 1943. A new age index in Mustelinae. *Compt. rend. (Doklady) Acad. Sc. U.S.S.R.*, 38 : 258-260.
- RAUSCH, R.L., 1961. Notes on the Black Bear, *Ursus americanus* Pallas, in Alaska, with particular reference to dentition and growth. *Z. Säugetierk.*, 26 : 77-107.

#### SUMMARY

The relation between the length and the weight of 130 bacula of various species from France is given in the form of a figure. The authors assume that foxes with bacula with lengths less than 50 mm are juveniles and that foxes with bacula with weights of more than 0.5 grams are certainly sexually mature ones.

#### ZUSAMMENFASSUNG

Längen und Gewichte von 130 Penisknöcheln von Füchsen aus Frankreich werden eingezeichnet. Angenommen wird, dass Jungtiere Knöchel haben, die kürzer als 50 mm sind, und dass diese Knöchel bei geschlechtsreifen Füchsen schwerer sind als 0,5 Gramm.

#### BIBLIOGRAPHIE

- Bass, P.L.H. van, H. Jansen & L.L.K. Kruis, 1968. Skull dimensions and the length-weight relation of the baculum as age indicators in the Common Otter, *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758). *Dutch Rev. Game Biol.* 4 : 38-104.

CHAMBRE CONDITIONNÉE  
POUR LA CONSERVATION  
D'ANIMAUX AQUATIQUES OU AMPHIBIES  
AVEC DISPOSITIFS ÉLECTRONIQUES  
DE RÉGULATION ET D'AUTOMATISATION

par J.C. DEPIN, F. ALAPHILIPPE, Y.M. GARGOÛL  
avec la collaboration technique de J.C. ECALE  
*Centre Animalier Universitaire, Poitiers*

Le maintien d'animaux aquatiques ou amphibiens dans un milieu liquide dont on peut contrôler un certain nombre de facteurs présente un grand intérêt, tant pour la conservation et le stockage de ces animaux, que pour l'étude de solutions variées sur leur survie.

Nous avons réalisé une installation destinée à des Batraciens devant être maintenus à la température de 4 °C, et soumis à une atmosphère saturée d'humidité par ruissellement d'eau dans les bacs qui les contiennent. Cette eau, souillée par l'urine et les différents excréments des animaux, doit être renouvelée deux fois par semaine au moins; cette opération manuelle demandant un certain temps, a été rendue entièrement automatique au moyen des dispositifs décrits ci-dessous.

I. — DESCRIPTION DE L'INSTALLATION

Elle a été réalisée dans une salle à parois calorifugées, pouvant être maintenue à basse température (de 15 °C à 0 °C), au moyen d'un groupe frigorifique suffisant. Afin que les animaux soient baignés par de l'eau à température constante, la solution la moins onéreuse était la réalisation d'un circuit fermé, permettant le pas-

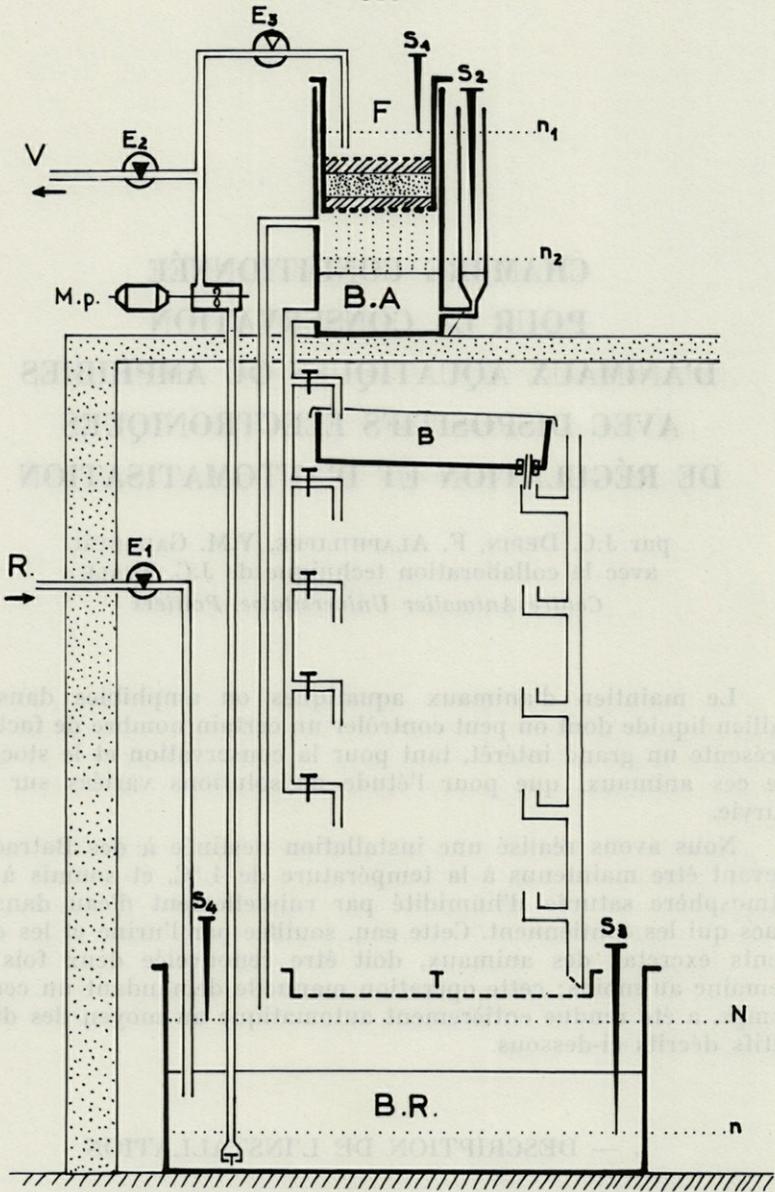


FIG. 1. — Schéma de l'installation en circuit fermé.

B - Un des bacs contenant les animaux; B.A. - Bassin d'alimentation; B.R. - Bassin de réception; E<sub>1</sub> - Electrovanne de remplissage; E<sub>2</sub> - Electrovanne de vidange; E<sub>3</sub> - Electrovanne du circuit d'alimentation; F - Filtre; M.p. - Moto-pompe; N et n - Niveaux maximum et minimum de l'eau du bassin de réception; n<sub>1</sub> - Niveau maximum de l'eau dans le filtre; n<sub>2</sub> - Niveau maximum de l'eau dans le bassin d'alimentation; S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub>, S<sub>3</sub>, S<sub>4</sub> - Sondes de contact; R. - Arrivée de l'eau de remplissage; T. - Tamis de préfiltrage; V. - Tuyau de vidange.

sage pendant plusieurs heures ou plusieurs jours d'un liquide subissant le minimum d'échanges caloriques. Ce circuit fermé comprend 3 étages, qui sont, de haut en bas : le bassin d'alimentation, le réseau de distribution et le bassin de réception (fig. 1). Pour des raisons de locaux, seuls les deux derniers étages sont logés dans la chambre froide; le premier est placé au-dessus de celle-ci, tous ses organes étant soigneusement calorifugés.

Pour permettre l'utilisation de solutions variées et pour éviter un enrichissement du liquide circulant en ions métalliques, les trois étages sont réalisés en matière plastique « lucoflex »; la pompe assurant la circulation est en acier inoxydable.

#### 1°) ETAGE DE DISTRIBUTION

Les animaux sont logés dans des bacs en matière plastique avec couvercle, répartis sur 5 étages (fig. 1, B).

Chaque couvercle possède dans sa région postérieure un orifice par où pénètre le tube d'alimentation en eau : le réglage du débit est assuré par un robinet. Le fond de chaque bac porte dans sa région antérieure un manchon cylindrique creux, dans lequel peut coulisser à frottement dur, un tube dont la hauteur à l'intérieur du bac détermine le niveau de l'eau dans celui-ci. Pour faciliter l'écoulement du liquide de l'arrière vers l'avant, le fond des bacs a une pente de 5 cm/m. L'eau est ensuite captée par des gouttières verticales de grand diamètre qui se déversent dans un large collecteur à pente suffisante. Un premier filtrage est alors réalisé au moyen d'un tamis T à large surface, réalisé en soie à bluter très fine. L'eau tombe alors dans le bassin de réception B.R.

#### 2°) ETAGE DE RÉCEPTION

Le bassin de réception a les dimensions suffisantes pour contenir l'ensemble du liquide réparti dans toute l'installation afin d'éviter le débordement en cas de défaillance de l'alimentation en énergie électrique.

Pour la mise en eau, ce bassin peut être rempli automatiquement à partir du réseau par ouverture de l'électrovanne  $E_1$  (voir § II et III ci-dessous); dès que le niveau N est atteint, la sonde de contact  $S_4$  provoque la fermeture de l'électrovanne  $E_1$  qui arrête l'arrivée de l'eau.

Le liquide est élevé à l'étage d'alimentation au moyen de la moto-pompe M.p. par l'intermédiaire d'un tuyau possédant à sa

partie inférieure un clapet de retenue qui empêche le désamorçage de la pompe. Dès que l'eau atteint le niveau  $n$ , le contact n'est plus établi entre le liquide et la sonde  $S_3$  : la moto-pompe s'arrête et ne peut ainsi tourner à vide.

### 3°) ETAGE D'ALIMENTATION

Il comprend un bassin B.A., au-dessus duquel est suspendu un filtre F. L'eau déjà préfiltrée par le tamis T traverse une couche de sable de rivière comprise entre deux couches de laine de verre. Ces différentes couches sont séparées par des cloisons perforées en matière plastique : l'ensemble est facilement démontable et permet un nettoyage rapide et efficace du système de filtration. Pour éviter le débordement en cas de colmatage du filtre, une sécurité a été prévue (voir § II) : dès que l'eau atteint le niveau  $n_1$  la sonde de contact  $S_1$  provoque l'arrêt de la moto-pompe.

Le bassin d'alimentation possède un système de sécurité identique : grâce à la sonde de contact  $S_2$  la pompe s'arrête dès que le niveau  $n_2$  est atteint. Cette sonde est disposée dans un tuyau de grosse section, en communication avec le bassin par un tube de très petit diamètre; ce dispositif a pour but d'assurer un contact franc entre la sonde et le liquide à cause de l'absence de vaguelettes dans le tuyau de dérivation.

Un trop plein a été prévu en cas de panne des sécurités. L'installation peut être vidangée facilement au moyen du jeu des électrovannes antagonistes  $E_2$  et  $E_3$  :  $E_2$  fermée et  $E_3$  ouverte : l'installation fonctionne en circuit fermé;  $E_3$  fermée et  $E_2$  ouverte : l'eau du bassin de réception est évacuée à l'extérieur au moyen du tuyau de vidange V.

## II. — FONCTIONNEMENT DE L'INSTALLATION ET DES SYSTÈMES DE SÉCURITÉ

Le circuit hydraulique comprend trois systèmes de sécurité : les sondes de contact  $S_1$  et  $S_2$  régulent les niveaux  $n_1$  et  $n_2$  dans le bassin d'alimentation; la sonde  $S_3$  règle le niveau minimum de l'eau dans le bassin de réception, ceci afin d'éviter que la moto-pompe puisse tourner à sec; la sonde  $S_4$  permet d'éviter le débordement du bassin de réception lors de son remplissage automatique.

Les sondes de contact  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$  et  $S_4$  sont constituées d'une

tige en acier inoxydable, pouvant coulisser dans un petit support en plexiglas fixé sur la paroi des bassins ( $S_1$ ,  $S_3$  et  $S_4$ ) ou sur la dérivation du bassin d'alimentation ( $S_2$ ) (fig. 1).

Ces sondes métalliques servent d'interrupteur entre la terre, représentée ici par le liquide circulant et les circuits grilles du système électronique dont le fonctionnement est décrit ci-dessous (fig. 2).

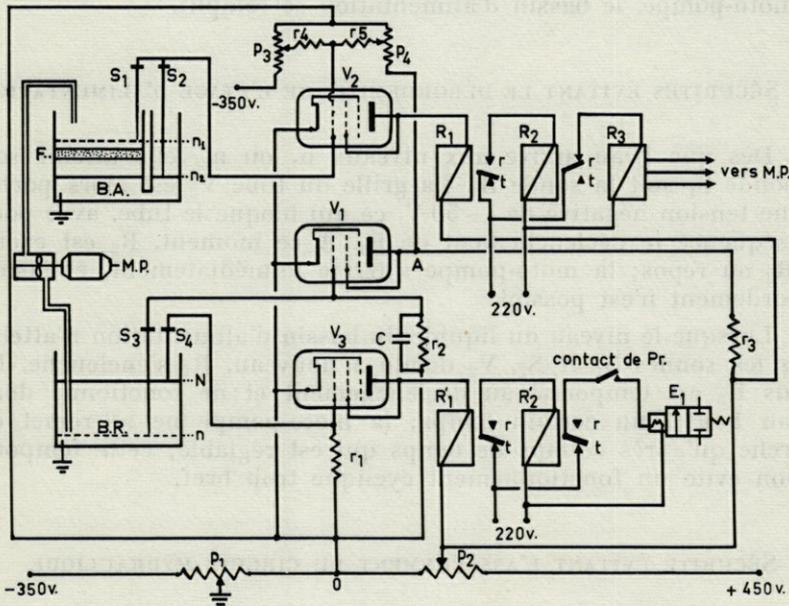


FIG. 2. — Schéma de la partie électronique des sécurités.

B.A. - Bassin d'alimentation; B.R. - Bassin de réception; C - Condensateur de  $1 \mu\text{F}$ ;  $E_1$  - Electrovanne de remplissage; F - Filtre; M.p. - Moto-pompe; N et n - Niveaux maximum et minimum de l'eau du bassin de réception;  $n_1$  - Niveau maximum de l'eau dans le filtre;  $n_2$  - Niveau maximum de l'eau dans le bassin d'alimentation;  $p_1$  - Potentiomètre de  $100 \text{ K}\Omega$ ;  $p_2$  - Potentiomètre de  $10 \text{ K}\Omega$ ;  $p_3$ ,  $p_4$  - Potentiomètres de  $1 \text{ M}\Omega$ ;  $R_1$ ,  $R_1'$  - Relais anodiques;  $R_2$ ,  $R_2'$  - Relais temporisés au déclenchement;  $R_3$  - Relais de la moto-pompe;  $r_1$ ,  $r_2$  - Résistances de  $500 \text{ K}\Omega$ ;  $r_3$  - Résistance de  $12 \text{ K}\Omega$ ;  $r_4$ ,  $r_5$  - Résistances de  $100 \text{ K}\Omega$ ;  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$ ,  $S_4$  - Sondes de contact;  $V_1$ ,  $V_2$ ,  $V_3$  - Tubes EL 84.

### Mise en service de l'installation

Le bassin de réception est rempli jusqu'au niveau N; la sonde  $S_3$  est alors immergée. Dans ce cas, la grille du tube  $V_1$  est portée à une tension négative ajustée à  $-50 \text{ V}$  par l'intermédiaire du potentiomètre  $p_1$ . Le tube  $V_1$  étant bloqué, la tension au point A

est maximale. Cette tension positive est appliquée sur la grille du tube  $V_2$  par l'intermédiaire d'un dispositif potentiométrique placé entre la plaque de  $V_1$  et la tension négative de  $-350$  V. Ce dispositif est réglé pour que  $V_1$  étant bloqué, le potentiel de la grille de  $V_2$  soit celui de la masse. Dans ces conditions, le tube  $V_2$  débite, ce qui a pour effet d'enclencher le relais  $R_1$ . Celui-ci, en position travail coupe l'alimentation du relais  $R_2$  temporisé au déclenchement. Donc, après un certain temps (0 à 30 secondes)  $R_2$  se déclenche et ses contacts ferment le circuit d'alimentation du relais de la moto-pompe, le bassin d'alimentation se remplit.

### 1°) SÉCURITÉS ÉVITANT LE DÉBORDEMENT DE L'ÉTAGE D'ALIMENTATION

Dès que l'eau arrive aux niveaux  $n_1$  ou  $n_2$ , elle atteint soit la sonde  $S_1$  soit la sonde  $S_2$ . La grille du tube  $V_2$  est alors portée à une tension négative de  $-50$  V, ce qui bloque le tube, avec pour conséquence le déclenchement de  $R_1$ . A ce moment,  $R_2$  est excité et  $R_3$  au repos; la moto-pompe s'arrête immédiatement, et aucun débordement n'est possible.

Lorsque le niveau du liquide du bassin d'alimentation n'atteint plus les sondes  $S_1$  et  $S_2$ ,  $V_2$  débite à nouveau,  $R_1$  s'enclenche. Le relais  $R_2$  est temporisé au déclenchement et ne fonctionne donc qu'au bout d'un certain temps; la moto-pompe ne se remet en marche qu'après ce laps de temps qui est réglable; cette temporisation évite un fonctionnement cyclique trop bref.

### 2°) SÉCURITÉ ÉVITANT L'ASSÈCHEMENT DU CIRCUIT HYDRAULIQUE

Si pour une raison accidentelle ou fonctionnelle, le bassin de réception se vide, la sonde  $S_3$  émerge, le tube  $V_1$  débite, la tension au point A diminue, ce qui a pour effet de bloquer  $V_2$ , donc d'arrêter aussitôt la moto-pompe. Le condensateur C retarde légèrement l'action de  $S_3$ , afin d'éviter le contact de la sonde avec les vaguesuettes dues au remplissage du bassin de réception.

### 3°) SÉCURITÉ ÉVITANT LE DÉBORDEMENT DU BASSIN DE RÉCEPTION LORS DE SON REMPLISSAGE AUTOMATIQUE

Elle est commandée par la sonde  $S_4$ . Quand cette sonde est hors de l'eau, le tube  $V_3$  débite, le relais anodique  $R'_1$  est alors en position travail, ainsi que le relais  $R'_2$  temporisé au déclenchement.

Lorsque l'eau atteint  $S_4$ , le tube  $V_3$  se bloque (grille à — 50 V par rapport à la cathode), le relais  $R'_1$  n'est plus excité et passe en position repos, ce qui coupe l'excitation de  $R'_2$  dont les contacts après un laps de temps réglable coupent l'alimentation de l'électrovanne  $E_1$ .

Grâce à cette temporisation,  $E_1$  se ferme non pas lorsque l'eau affleure  $S_4$ , mais lorsque l'extrémité de  $S_4$  est immergée de quelques centimètres dans le liquide. De cette façon, la fermeture de  $E_1$  est franche.

### III. — AUTOMATISATION DU SYSTÈME

Le renouvellement du liquide circulant après vidange totale de l'installation peut être rendu entièrement automatique. Cette opération peut avoir lieu plusieurs fois par jour ou plusieurs fois par semaine.

Le problème a été résolu à l'aide des éléments suivants (fig. 3) :

- un programmeur à cycle constant (Pr);
- un interrupteur horaire à disque hebdomadaire (I. h.);
- une électrovanne différentielle à siège ( $E_1$ );
- deux électrovannes pilotées ( $E_2$  et  $E_3$ );
- les systèmes électroniques de sécurité décrits au chapitre précédent.

#### FONCTIONNEMENT

L'interrupteur horaire à disque hebdomadaire établit sur son disque journalier un contact de trente minutes qui met le programmeur en service. Le disque hebdomadaire permet de supprimer ce programme autant de fois qu'on le désire au cours d'une semaine.

Dès que le programmeur est enclenché, il s'autoalimente durant une heure, temps au bout duquel il s'arrête. Pendant cette heure, les opérations de vidange, de remplissage et de mise en route sont successivement commandées :

#### a) Vidange de l'installation

La motopompe est tout d'abord arrêtée afin que le liquide contenu dans l'installation puisse s'écouler dans le bassin de réception. Puis l'électrovanne  $E_2$  s'ouvre et l'électrovanne  $E_3$  se ferme;

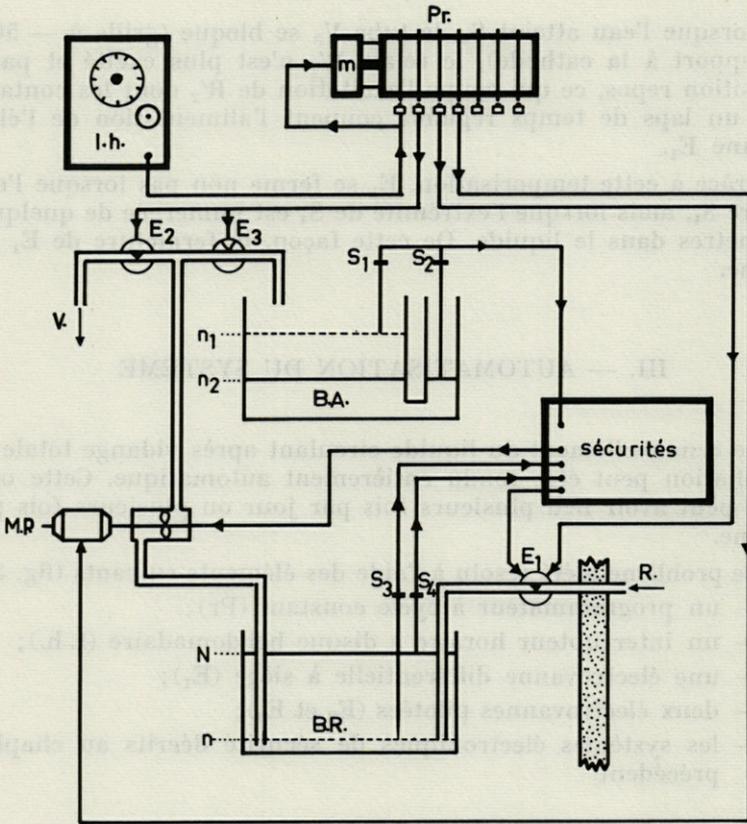


FIG. 3. — Schéma des sécurités et du dispositif de vidange automatique. Les traits fléchés ne correspondent pas au câblage, ils symbolisent la direction et le sens de la commande.

B.A. - Bassin d'alimentation; B.R. - Bassin de réception;  $E_1$  - Electrovanne de remplissage;  $E_2$  - Electrovanne de vidange;  $E_3$  - Electrovanne du circuit d'alimentation; I.h. - Interrupteur horaire à disque hebdomadaire; m - Moteur du programmeur; M.p. - Moto-pompe; N et n - Niveaux maximum et minimum de l'eau du bassin de réception;  $n_1$  - Niveau maximum de l'eau dans le filtre;  $n_2$  - Niveau maximum de l'eau dans le bassin d'alimentation; Pr - Programmeur à cycle constant; R. - Arrivée de l'eau de remplissage;  $S_1, S_2, S_3, S_4$  - Sondes de contact; V. - Tuyau de vidange.

la moto-pompe est remise en service, donc l'eau du bassin de réception est évacuée à l'extérieur.

Dès que le bassin de réception est vide, la sonde  $S_3$  arrête la moto-pompe (voir chapitre II). Celle-ci est également mise hors circuit quelques instants après par le programmeur, sinon elle se remettrait à tourner au moment du remplissage du bassin de réception.

b) *Remplissage du bassin de réception*

L'électrovanne  $E_1$  est enclenchée par le programmeur; le bassin de réception se remplit.

Quand l'eau atteint le niveau N, la sonde  $S_4$  coupe l'alimentation de l'électrovanne  $E_1$  avec un léger retard (pour avoir une coupure franche, voir § II). Le programmeur coupe quelques instants après l'excitation de l'électrovanne  $E_1$ , sinon, une fois la pompe en marche, le niveau de l'eau baissant dans le bassin de réception, l'électrovanne  $E_1$  s'ouvrirait à nouveau (car la sonde  $S_4$  émerge, voir § II).

c) *Mise en route de l'installation en circuit fermé*

Le programmeur commande l'ouverture de  $E_3$ , la fermeture de  $E_2$  et la remise en route de la pompe.

Le circuit fermé a alors lieu en conditions normales jusqu'à ce qu'un nouveau signal déclenche la mise en service du programmeur.

### CONCLUSION

L'ensemble des dispositifs électromécanique et électronique fonctionne sans défaillance depuis plusieurs années; il permet l'économie de la manutention et élimine la sujétion liée au renouvellement des liquides. Un tel dispositif peut être utilisé pour la confection d'aquarium d'eau douce ou d'eau de mer; il serait alors souhaitable de commander le programmeur par un dispositif de mesure de pH ou de salinité.



**ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE  
DES COLÉOPTÈRES XYLOPHAGES  
DE LA HÊTRAIE  
(1<sup>ère</sup> partie)**

par Roger DAJOZ

**SOMMAIRE**

AVANT-PROPOS .....	527
--------------------	-----

**PREMIERE PARTIE**

ÉTUDE BIOCÉNOTIQUE. LES SUCCESSIONS DE FAUNES DANS LE BOIS MORT ET DANS LES MILIEUX ANNEXES .....	529
--	-----

**CHAPITRE I**

INTRODUCTION : MÉTHODES D'ÉTUDE; HISTORIQUE .....	531
1. — LA NOMENCLATURE EN ÉCOLOGIE .....	533
2. — MÉTHODE D'ÉTUDE DES ASSOCIATIONS .....	535
<i>La technique des relevés quantitatifs</i> .....	536
<i>Exploitation des résultats</i> .....	537
1° La délimitation des associations .....	537
2° Les caractéristiques des associations .....	540
a) Aire minimale .....	540
b) Indice de diversité .....	540
c) Fréquence .....	542
d) Constance .....	543
e) Densité .....	544
f) Fidélité .....	544
3. — HISTORIQUE : TRAVAUX ANTÉRIEURS SUR LA FAUNE DU BOIS MORT	544
<i>La faune du bois mort</i> .....	545
<i>La faune des complexes saproxyliques</i> .....	547
<i>La faune des cavités d'arbres</i> .....	548

CHAPITRE II.

<i>LA FORÊT DE LA MASSANE. LE CLIMAT ET LA VÉGÉTATION</i>	550
1. — LA VÉGÉTATION .....	550
2. — LE MÉSOCLIMAT FORESTIER .....	554
<i>La pluviosité</i> .....	554
<i>L'hygrométrie</i> .....	556
<i>La température</i> .....	557
<i>Conclusion</i> .....	558
3. — ETUDE DE QUELQUES MICROCLIMATS .....	559

CHAPITRE III

<i>LES COLÉOPTÈRES DE LA FORÊT DE LA MASSANE. APERÇU ÉCOLOGIQUE ET BIOGÉOGRAPHIE. COMPARAISON AVEC D'AUTRES HÊTRAIES</i> .....	562
1. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES DIVERSES CATÉGORIES ÉCOLOGIQUES DE COLÉOPTÈRES .....	562
2. — COMPARAISON AVEC D'AUTRES HÊTRAIES .....	564
<i>La forêt de Fontainebleau</i> .....	564
<i>La forêt de la Sainte-Baume</i> .....	565
<i>La forêt de Vizzavone (Corse)</i> .....	565
<i>La forêt du Mont Ossa (Grèce)</i> .....	566
<i>La forêt de Goč (Yougoslavie)</i> .....	566
3. — LES COLÉOPTÈRES ENDÉMIQUES DE LA MASSANE .....	568
4. — LES COLÉOPTÈRES RELIQUES DE LA MASSANE .....	569
5. — LES COLÉOPTÈRES DU CHÊNE ET DU HÊTRE .....	573
6. — LA FAUNE DES AUTRES ARBRES .....	574

CHAPITRE IV

<i>LE PEUPEMENT EN COLÉOPTÈRES DU HÊTRE ET DU CHÊNE. LES SUCCESSIONS DE FAUNES</i> .....	582
1. — LA DÉCOMPOSITION DU BOIS DANS LA NATURE .....	582
<i>Résumé des travaux effectués</i> .....	582
<i>Analyses du bois de hêtre en décomposition</i> .....	583
2. — LES CONDITIONS DE MILIEU ET LEUR INFLUENCE SUR LA FAUNE .....	587
<i>La température sous les écorces</i> .....	587
<i>L'hygrométrie sous les écorces</i> .....	590
<i>Conséquences pour la faune corticole</i> .....	590
<i>La température et l'humidité dans le bois</i> .....	593
<i>La température et l'hygrométrie dans les cavités d'arbres</i> ..	595
3. — LES SUCCESSIONS DE FAUNES DANS LES ARBRES MORTS .....	598
<i>La faune corticole</i> .....	598
1° <i>La faune corticole du hêtre</i> .....	601
2° <i>La faune corticole du chêne</i> .....	608
<i>La faune du bois</i> .....	615
1° <i>La faune du bois de hêtre</i> .....	616
2° <i>La faune du bois de chêne</i> .....	623
<i>Conclusions</i> .....	628

## AVANT-PROPOS

C'est pendant un stage effectué au Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer pendant l'été 1951 que j'ai pu connaître pour la première fois la hêtraie relique de la Massane avec sa faune si riche et si intéressante. Mais ce n'est qu'en 1958 qu'il m'a été possible d'entreprendre une étude écologique et biologique des Coléoptères de cette forêt et de l'étendre peu à peu à d'autres hêtraies de France et d'Europe.

Je voudrais exprimer ici toute ma reconnaissance à Monsieur le Professeur G. PETIT qui a bien voulu me recevoir au Laboratoire Arago pendant les périodes de vacances alors que j'étais professeur au Lycée Marcelin-Berthelot. J'ai pu ainsi effectuer de longs séjours à la Massane où le travail m'a été facilité par la construction d'un Refuge et la création d'une Réserve.

Je tiens à assurer de ma respectueuse gratitude Monsieur le Professeur M. PRENANT qui m'a pris comme maître-assistant dans son laboratoire d'Anatomie Comparée à la Faculté des Sciences de Paris en 1961. J'ai été placé ainsi dans d'excellentes conditions de travail, ce qui m'a permis de terminer cette étude écologique et d'entreprendre en même temps d'autres recherches sur l'histologie des insectes xylophages.

Monsieur le Professeur B. POSSOMPÈS a bien voulu accepter de faire partie de mon Jury et je l'en remercie bien vivement. Au cours des quatre années pendant lesquelles j'ai participé à la réalisation des travaux pratiques du Certificat d'Entomologie approfondie qu'il a créé j'ai appris beaucoup sur les divers aspects de la biologie des Insectes et cela m'a été très utile.

Monsieur C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Professeur au Muséum, m'a beaucoup aidé et encouragé dans mon travail. Il a su me communiquer son enthousiasme pour l'écologie et je lui dois beaucoup.

Monsieur le Professeur P. DRACH, Directeur du Laboratoire Arago, a bien voulu accepter de publier mon travail dans la revue *Vie et Milieu*, et je suis heureux de lui exprimer mes vifs remerciements.

Je ne saurais oublier l'accueil cordial que j'ai toujours trouvé au cours de six années consécutives auprès des chercheurs et du personnel du Laboratoire Arago. Puis j'eus la chance d'entrer au Laboratoire d'Anatomie comparée. L'ambiance amicale qui y règne fut pour moi le meilleur stimulant. Que tous, chercheurs et techniciens, soient remerciés pour les services qu'ils m'ont rendus.

Paris, 15 janvier 1966.

**PREMIÈRE PARTIE**

**ÉTUDE BIOCÉNOTIQUE  
LES SUCCESSIONS DE FAUNES  
DANS LE BOIS MORT  
ET DANS LES MILIEUX ANNEXES**

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE HISTORIQUE  
DES SUCCESSIONS DE FEMMES  
DANS LE ROYAUME  
ET DANS LES NULLES ANNEES

## CHAPITRE I

### INTRODUCTION : MÉTHODES D'ÉTUDE; HISTORIQUE

L'étude des insectes qui vivent dans le bois mort peut être entreprise sous différents points de vue, et en particulier :

— point de vue *morphologique* : analyse des caractères morphologiques que l'on peut considérer comme étant en rapport avec le mode de vie;

— point de vue *anatomique et histologie* : l'étude du tube digestif et de ses variations dans les différents groupes systématiques et en fonction des régimes alimentaires est ici le problème principal;

— point de vue *physiologique* : parmi de nombreux centres d'intérêt celui de la digestion de la cellulose est le plus important. Il a été abordé par de nombreux auteurs mais il est loin d'être résolu;

— point de vue *écologique* : l'intérêt que nous portons à l'écologie et aux recherches « sur le terrain » et aussi les conditions matérielles dans lesquelles nous nous trouvons lorsque ce travail a été commencé ont fait que ce dernier point de vue est largement traité ici au détriment des autres. Un aperçu des particularités morphologiques et physiologiques des insectes xylophages est donné dans la deuxième partie. Ces recherches seront développées ultérieurement.

\*  
\*\*

La partie écologique et biocénotique de ce travail a été réalisée essentiellement dans la forêt de la Massane où nous avons fait de nombreux séjours de 1958 à 1963. Des éléments de comparaison ont été trouvés en France dans deux autres régions : d'une part dans la forêt de Fontainebeau et plus particulièrement dans les hêtraies classées comme Réserves Biologiques où nous avons fait de nombreux relevés depuis 1955; d'autre part dans la hêtraie de la Sainte-Baume (département du Var) où nous avons séjourné en mai 1963 et dans la hêtraie corse de Vizzavone (avril 1956 et avril 1964). Hors de France nous avons pu étudier les hêtraies du Mont Ossa et de Chalcidique en Grèce, et la hêtraie de Goč en Yougoslavie.

Nous avons entrepris tout d'abord une étude qualitative et quantitative des biocénoses qui se succèdent dans le bois mort des chênes et des hêtres depuis la mort de l'arbre jusqu'aux stades ultimes de la décomposition, alors que le bois de plus en plus attaqué par les Insectes, les Bactéries et les champignons, se transforme peu à peu en humus et s'incorpore ainsi au sol. Cette étude a été rendue possible grâce aux conditions favorables qui existent dans trois forêts. En effet des Réserves ont été créées à La Massane, à Fontainebleau et à la Sainte-Baume; l'exploitation et l'enlèvement du bois mort n'y ont plus lieu et l'évolution suit son cours naturel sans intervention humaine. Il est ainsi possible de poursuivre des recherches durant plusieurs années dans des milieux bien déterminés.

\*

\*\*

Une étude de toutes les biocénoses forestières aurait demandé beaucoup trop de temps. Nous avons donc prospecté uniquement les milieux suivants :

- les hêtres et les chênes morts ou dépérissants;
- les cavités qui se forment dans ces mêmes arbres;
- les complexes saproxyliques c'est-à-dire les amas de bois en décomposition avancée qui sont soumis aux processus d'humification.
- les champignons lignicoles qui se développent sur le bois mort.

Ces divers milieux sont étudiés dans les chapitres IV à VI.

Quelques milieux annexes ont été également envisagés à titre de comparaison :

- la litière de feuilles mortes;
- le sol;
- les champignons qui poussent sur les arbres.

\*

\*\*

Une étude écologique n'a de sens que si le matériel récolté est déterminé avec précision. Mais « on devrait exiger une liste complète de tous les organismes existant au lieu considéré, pour tirer n'importe quelles conclusions précises » (KÜHNELT, 1950). Ces deux principes sont presque incompatibles entre eux mais il est cependant possible de les concilier en s'adressant à un groupe dont les espèces sont nombreuses et diverses au point de vue biologique, et en même temps assez abondantes dans le milieu étudié pour y jouer le rôle essentiel (GISIN, 1947; DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951).

C'est pourquoi nous nous sommes limité presque toujours à l'ordre des Coléoptères, ces Insectes étant les seuls que nous ayons la possibilité de déterminer avec précision.

Les Coléoptères sont dominants dans la plupart des milieux étudiés (sauf dans les complexes saproxyliques, le sol et les feuilles mortes) aussi bien au point de vue qualitatif (nombre d'espèces) que quantitatif (nombre d'individus et biomasse). Ce sont eux qui jouent le rôle essentiel dans la décomposition du bois mort si l'on exclut les Bactéries et les Champignons.

La détermination de la plupart des Coléoptères à l'état imaginal ne pose guère de problèmes. Il est simplement à peu près impossible de nommer sur le terrain de nombreuses espèces en raison de leur petite taille. Il est donc nécessaire de conserver et de préparer pour la détermination les milliers d'exemplaires récoltés au cours des relevés. La détermination des formes larvaires était aussi indispensable car beaucoup de Coléoptères ne se trouvent dans le bois mort qu'à ce stade, alors que les imagos occupent d'autres milieux. La plupart des larves des espèces xylophages ou saproxylophages peuvent être nommées grâce aux travaux de DUFFY (1953), de PAULIAN et VILLIERS (1944) pour les *Cerambycidae*; de BÖVING (1954) pour les *Anobiidae*, de van EMDEN et de KORSCHEVSKY pour les *Elateridae*, *Alleculidae*, *Tenebrionidae* et *Scarabaeoidea*. Les larves de *Staphylinoidea* peuvent parfois être déterminées au niveau du genre, plus rarement de l'espèce grâce au travail de PAULIAN (1941). Les publications de PERRIS (1876, 1877), de BÖVING et CRAIGHEAD (1931) permettent de nommer un certain nombre de larves appartenant aux diverses familles qui sont groupées dans la section des Clavicornes. Enfin nous avons effectué de nombreux élevages qui nous ont permis de déterminer plusieurs espèces de larves encore non décrites et en même temps de connaître le cycle de développement de ces espèces.

## 1. — LA NOMENCLATURE EN ÉCOLOGIE.

« C'est une observation spontanée, vieille comme l'humanité, qui est à la base de la biocénétique : les êtres organisés, considérés du point de vue de leur distribution dans la nature, nous paraissent groupés suivant des lois définies. Certaines espèces, comme liées par une solidarité plus étroite, vivent régulièrement en commun, forment une groupement semblable toutes les fois que les mêmes conditions d'existence paraissent réalisées » (GISIN, 1947).

De ces observations est née la notion de BIOCÉNOSE qui a été définie pour la première fois par MÖBIUS en 1877 à propos de l'étude des bancs d'huîtres et des organismes qui leur sont associés sur les côtes du Schleswig-Holstein. Depuis beaucoup de termes nouveaux ont été créés et souvent employés avec des sens divers par les

auteurs. Il nous semble donc indispensable de commencer par définir les termes que nous utiliserons par la suite.

Une biocénose est « un groupement d'espèces caractérisé par une composition systématique déterminée constante dans les limites d'une aire donnée » (PRENANT, 1934). Ces espèces sont « rassemblées par l'attraction non réciproque qu'exercent les facteurs physiques et biotiques du milieu » (GISIN, 1947). Une biocénose occupe un emplacement déterminé qui est le BIOTOPE. L'ensemble du biotope et de la biocénose constitue un ÉCOSYSTÈME.

Les dimensions d'une biocénose sont très variables. Une forêt par exemple est un territoire très hétérogène « constitué de plusieurs parties qui sont autant de milieux très divers offrant des conditions de vie différentes à la population d'ensemble; si bien qu'à chacun de ces milieux secondaires correspond une population réduite, une biocénose qui lui est propre » (WAUTIER, 1949). On est donc amené à distinguer dans les biocénoses des unités de dimensions diverses. Nous adopterons les suivantes.

La SYNUSIE « occupe l'espace d'un habitat limité » (GISIN, 1947). La faune d'un tronc d'arbre, la faune de la litière de feuilles mortes, les faunes des strates herbacée, arbustive et arborescente constituent des exemples de synusies. La faune d'une synusie se compose « d'une variété restreinte de formes biologiques, quelquefois d'une seule ». Le terme de MICROASSOCIATION dû à DICE (1952) peut être considéré comme synonyme de celui de synusie.

TISCHLER (1955) a établi un certain nombre de subdivisions qui peuvent entrer dans le cadre de la synusie. Il distingue des *choriocénoses*, unités à distribution horizontale comme un tronc abattu, un tas de pierres, un cadavre en décomposition; et des *stratocénoses* à distribution verticale qui correspondent aux diverses strates du milieu : litière de feuilles mortes, strate herbacée, strate arborescente.

La BIOCÉNOSE proprement dite est un groupement d'ordre supérieur à la synusie. Une biocénose « englobe les organismes d'une localité topographique » (GISIN, 1947). C'est un groupement *relativement* fermé et indépendant, doué d'autorégulation. Une hêtraie constitue un exemple de biocénose.

Le COMPLEXE réunit plusieurs biocénoses; c'est l'équivalent du BIOME des auteurs américains. L'ensemble des hêtraies constitue un complexe.

Il est commode d'employer les mots ASSOCIATION et COMMUNAUTÉ comme termes neutres pour désigner l'une des trois catégories définies ci-dessus : synusie, biocénose, complexe.

Une biocénose telle qu'une hêtraie possède une certaine stabilité dans le temps si l'on se place à l'échelle humaine. Elle marque

l'achèvement d'une SÉRIE ou SUCCESSION (ou SÈRE suivant la nomenclature américaine) de communautés qui se sont développées sur un même territoire et elle en représente le stade final ou CLIMAX. Il existe aussi des successions dans les synusies mais celles-ci évoluent en général beaucoup plus rapidement. Le premier stade d'une succession constitue le STADE PIONNIER. On qualifie de SÉRIES DESTRUCTRICES de telles successions de groupements qui ne se terminent pas par un climax final. Les modifications de milieu sont dans ce cas dues le plus souvent à des facteurs biotiques. Ainsi un tronc d'arbre se transforme peu à peu en humus sous l'action des successions destructrices de Champignons et d'Insectes xylophages et saproxylophages. Le terme de « biocénose cyclique » (GRASSÉ, 1951) peut encore s'appliquer à de telles séries.

La cause qui détermine les séries peut donc résider, soit dans des variations des facteurs physiques, abiotiques; soit dans les facteurs biotiques eux-mêmes. Ainsi les variations climatiques qui, au cours de l'ère quaternaire ont amené l'extension puis la régression de la hêtraie dans la région méditerranéenne se rattachent au premier cas. Les synusies qui se succèdent dans le bois mort en décomposition modifient elles-mêmes le milieu et sont la cause de leur propre disparition et de leur remplacement par d'autres synusies. Elle se rattachent au deuxième cas.

## 2. — MÉTHODE D'ÉTUDE DES ASSOCIATIONS.

Nous avons étudié les associations de faunes dans les divers milieux qui ont été mentionnés ci-dessus (page 532) principalement à l'aide de *relevés quantitatifs, nombreux, limités* chaque fois à une petite étendue, *répartis* sur une grande partie de l'année (de mars à septembre), et *poursuivis* pendant six années consécutives.

Pour effectuer un relevé quantitatif il est nécessaire de prélever la totalité de la faune sur une surface ou dans un volume déterminés. Ces relevés doivent être *nombreux* si l'on veut les étudier ensuite à l'aide de méthodes statistiques. Il est nécessaire qu'ils soient *limités* dans l'espace pour trois raisons : tout d'abord un relevé doit être effectué dans une seule association et ne pas empiéter sur plusieurs associations voisines; ensuite des relevés trop importants seraient beaucoup trop longs à effectuer et surtout le dénombrement de leur faune prendrait un temps considérable; enfin un relevé quantitatif enlevant la totalité de la faune d'un milieu, il faut réduire le plus possible l'importance de ces relevés afin de ne pas appauvrir la faune de la région de façon exagérée et aussi pour conserver des fragments du milieu étudié pour des prélèvements ultérieurs. Un

seul tronc d'arbre ou un seul amas de carpophores de champignons pourront ainsi fournir la matière de plusieurs relevés effectués à des intervalles de temps plus ou moins importants selon la rapidité d'évolution du milieu.

### *La technique des relevés quantitatifs.*

Nous décrirons sommairement — car elles sont presque évidentes — les méthodes utilisées pour effectuer les relevés dans les divers milieux. Remarquons que les causes d'erreurs dans les prélèvements de faune sont ici très réduites car les Insectes étudiés sont peu mobiles (c'est le cas de toutes les larves et de nombreux imagos) et ils ne peuvent donc pas s'échapper; ou bien ce sont des Insectes agiles mais qui vivent dans des milieux de dimensions limitées (carpophores de Champignons par exemple) ce qui rend leur capture aisée.

1. — Parmi les nombreux arbres morts sur pieds ou abattus par le vent une centaine ont été choisis car il a été possible d'évaluer avec assez de précision la date de leur mort et par conséquent le début de leur invasion par les Insectes. Sur chacun de ces arbres plusieurs relevés ont été effectués pendant six ans de la façon suivante :

a) L'arbre est écorcé sur une surface déterminée (de 5 à 20 dm<sup>2</sup> suivant les cas); la totalité de la faune corticole est recueillie par broyage du tronc écorcé et de la face interne de l'écorce sur une nappe placée au-dessous de la zone étudiée. Tous les renseignements utiles sont notés et en particulier l'exposition (face supérieure ou inférieure du tronc pour un arbre abattu; orientation et hauteur au-dessus du sol pour un arbre debout); la nature de l'écorce et son degré d'adhérence au bois sous-jacent; le degré de décomposition du bois; l'emplacement de l'arbre (isolé, en bordure de clairière ou en sous-bois). Les relevés quantitatifs ainsi effectués sont au nombre de 302 dont 61 n'ont pas fourni de Coléoptères, l'arbre étant mort depuis trop peu de temps et l'écorce encore trop fortement adhérente. Le détail est le suivant :

— hêtre : 187 relevés dont 39 dépourvus de Coléoptères.

— chêne : 100 relevés dont 15 dépourvus de Coléoptères.

— érable de Montpellier : 15 relevés dont 7 dépourvus de Coléoptères.

Le nombre de Coléoptères recueillis (larves et imagos) a varié de 0 à 112 pour les divers relevés.

b) Un volume de bois de 1 à 20 dm<sup>3</sup> suivant les cas a été prélevé sur chaque arbre étudié pendant six années. Ce bois a été fragmenté, à la hache ou à la main suivant sa dureté, pour en extraire la faune. 285 relevés ont été faits en tout dont 190 dans le hêtre, 75 dans le chêne et dans l'érable de Montpellier, le houx et l'aulne. Une quarantaine d'échantillons de bois de hêtre ont été conservés pour une analyse chimique sommaire.

2.— Le bois mort en état de décomposition avancée, constitue ce que SILVESTRI a appelé le *milieu saproxylique*. On y trouve, à côté de quelques Invertébrés de taille relativement grande (supérieure à 5 mm)

une abondante microfaune constituée essentiellement par des Arthropodes de taille voisine du millimètre ou même inférieure. Des prélèvements de 3 dm<sup>3</sup> ont été triés à la main sur une nappe et les grosses espèces prélevées sur place. Puis la totalité de chaque prélèvement a été placée sur un appareil de Berlèse pendant un temps variant de 4 à 8 jours (1). Cette méthode, malgré les critiques qui lui ont été apportées, est encore la seule qui permette d'obtenir une image à peu près correcte de la microfaune, le tri à la main étant à peu près impossible en raison de sa longueur. Il suffit de surveiller pendant une heure environ la surface du prélèvement qui a été placé sur l'appareil de Berlèse afin de capturer les quelques Coléoptères qui cherchent à s'enfuir par la partie supérieure. Cinquante relevés ont été effectués dont 30 dans le bois de hêtre en décomposition et 20 dans le chêne.

3. — Les cavités d'arbres sont vidées de leur contenu par couches successives puis lorsque le volume du terreau a été évalué la macrofaune est triée à l'œil nu sur place. Un échantillon de terreau de 3 dm<sup>3</sup> est conservé et placé au laboratoire sur un appareil de Berlèse pour en extraire la microfaune.

4. — La faune des champignons lignicoles est facile à récolter. Les pleurotes, amadouviens, polypores sont détachés d'un coup de hache et placés dans un sac. Les Insectes sont triés obligatoirement sur place sur une nappe et capturés à l'aspirateur. En effet la faune des champignons est très agile, la plupart des Coléoptères sont ailés et il n'est pas possible de les récolter à l'aide de l'appareil de Berlèse.

5. — La litière de feuilles mortes s'accumule en abondance dans certains endroits privilégiés. Un échantillon de 5 dm<sup>3</sup> est rapidement prélevé en remplissant une boîte de volume connu; les feuilles sont choisies dans la région inférieure de l'amas en contact avec le sol car les couches superficielles sont trop sèches le plus souvent pour renfermer des Coléoptères. Les feuilles sont criblées à l'aide d'un tamis à mailles de 1 cm environ (tamis de Winckler) et tout ce qui passe à travers les mailles est transporté dans un sac et placé sur un appareil de Berlèse. Après enlèvement de la litière de feuilles mortes 20 dm<sup>3</sup> de la terre sous-jacente sont placés dans un seau et recouverts d'eau puis agités pendant quelques minutes. La partie surnageante renferme les Coléoptères. Elle est recueillie et après dessiccation sommaire elle est placée également sur un appareil de Berlèse (2).

### *Exploitation des résultats.*

#### 1° La délimitation des associations

Dans chaque relevé les Coléoptères sont déterminés et dénombrés. Chacun de ces relevés renferme des espèces dont la coexistence

(1) Pour une étude critique de l'appareil de Berlèse, voir DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951, p. 19-26.

(2) Cette méthode de récolte des Coléoptères du sol est celle qui a été utilisée par de nombreux auteurs (cf. COIFFAIT, 1958).

montre que le milieu satisfait à leurs exigences écologiques communes. La *coexistence répétée* de ces mêmes espèces dans de nombreux relevés permet de parler d'association.

α. Pour chaque couple d'espèces rencontrées dans un milieu déterminé on peut calculer un *coefficient d'affinité* A selon la définition de JACCARD (1902), et tel que

$$A = \frac{N_{a,b}}{N_a + N_b - N_{a,b}} \times 100$$

dans lequel  $N_a$  est le nombre de relevés où l'espèce  $a$  est présente,  $N_b$  est le nombre de relevés où l'espèce  $b$  est présente et  $N_{a,b}$  le nombre de relevés où les deux espèces cohabitent. Ainsi pour un total de 84 relevés effectués sous les écorces de chêne la larve de *Pyrochroa coccinea* a été trouvée dans 20 relevés et *Uleiota planata* (larves et imagos) dans 36 relevés; les deux espèces cohabitent dans 18 relevés. Le coefficient d'association A est donc de

$$\frac{18}{20 + 36 - 18} \times 100 = 47 \%$$

Le calcul du coefficient d'association pour toutes les espèces prises deux à deux serait extrêmement long. Aussi nous sommes nous limité aux espèces les plus communes ou bien à celles qui, tout en étant plus rares, paraissent à première vue caractériser une association déterminée.

Lorsque les calculs sont terminés les espèces sont groupées à l'aide de la méthode d'analyse différentielle de CZEKANOWSKI dans un tableau à double entrée. Par des permutations on réunit entre elles celles qui possèdent les coefficients d'affinité les plus élevés. Les diverses associations apparaissent ainsi nettement. On peut alors grouper les relevés en plaçant ensemble ceux qui renferment, exclusivement ou avec la fréquence la plus élevée, les espèces qui ont été réunies par la méthode de l'analyse différentielle.

β. Une autre méthode de délimitation des associations, peut-être plus satisfaisante sur le plan théorique, nous a donné en pratique les mêmes résultats. C'est la méthode du  $\chi^2$  (LAMOTTE, 1957). Le principe en est simple. Soit un ensemble de N relevés; une espèce A est présente dans  $a$  relevés et une espèce B est présente dans  $b$  relevés. Les deux espèces cohabitent dans  $c$  relevés. Si ces deux espèces étaient réparties au hasard le nombre le plus probable de relevés dans lequel elles coexisteraient serait de  $P = \frac{a \times b}{N}$ . Nous pouvons évaluer la tendance à la coexistence entre les espèces A et B en comparant les valeurs de P et de  $c$ , c'est-à-dire le nombre théorique de relevés en cas de répartition au hasard et le nombre réel observé.

- Si P est supérieur à c les deux espèces s'excluent.
- Si P = c les deux espèces peuvent être réunies par hasard.
- Si P est inférieur à c les deux espèces semblent avoir tendance à cohabiter. Pour évaluer avec quelle probabilité on peut affirmer que cette cohabitation est réelle nous calculerons la valeur  $\chi^2$ . Dans le cas qui nous intéresse il y a un seul degré de liberté et la valeur de  $\chi^2$  est de

$$\chi^2 = \frac{N^3}{ab(N-a)(N-b)} \times (c - P)^2$$

Si  $\chi^2$  est supérieur à 3,84 il y a 95 % de chances pour que la cohabitation des deux espèces ne soit pas due au hasard; si  $\chi^2$  est supérieur à 6,64 ce pourcentage est de 99 %. A partir de ces résultats nous pourrions donc connaître les espèces qui ont tendance à cohabiter et celles qui s'excluent et nous pourrions les grouper en un tableau à double entrée analogue à celui qui est construit dans la méthode de Czekanovski (fig. 1).

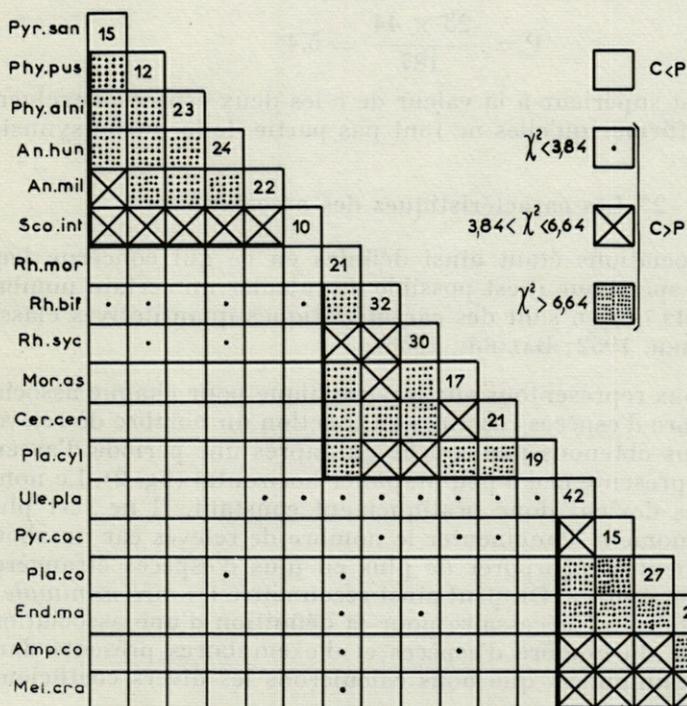


FIG. 1. — Utilisation du critère du  $\chi^2$  pour la délimitation des diverses synusies. Exemple de la faune corticole du chêne. On distingue nettement trois synusies. Calculs effectués pour les 18 espèces les plus abondantes. Remarquer la concordance avec les résultats obtenus en calculant les coefficients d'affinité (sur la figure 23). Les noms des espèces sont abrégés comme sur cette figure.

Ainsi par exemple sur un total de 187 relevés effectués sous les écorces de hêtre les larves de *Chrysobothris affinis* sont présentes dans 23 relevés et celles de *Pseudoclerops mutillarius* dans 21 relevés; les deux espèces cohabitent dans 16 relevés. Nous avons donc

$$P = \frac{23 \times 21}{187} = 2,5$$

d'où

$$\chi^2 = \frac{187^3}{23 \times 21 (187 - 23) (187 - 21)} \times (16 - 2,5)^2 = 7$$

Il y a donc plus de 99 % de chances pour que ces deux espèces cohabitent et nous pouvons affirmer qu'elles font partie de la même synusie.

Les larves de *Pyrochroa coccinea* ont été rencontrées dans 44 relevés et elles ne cohabitaient avec celles de *Chrysobothris affinis* que dans 3 relevés. Ici nous avons donc

$$P = \frac{23 \times 44}{187} = 5,4$$

puisque P est supérieur à la valeur de *c* les deux espèces s'excluent et on peut affirmer qu'elles ne font pas partie de la même synusie.

## 2° Les caractéristiques des associations

Les associations étant ainsi définies en ce qui concerne leur composition spécifique il est possible de calculer un certain nombre de coefficients qui en sont des caractéristiques quantitatives classiques (WAUTIER, 1952; BALOGH, 1958).

a) Si nous représentons sur un graphique pour chaque association, le nombre d'espèces récoltées en fonction du nombre de relevés effectués nous obtenons une courbe qui, après une période d'ascension rapide, présente peu à peu un palier horizontal (fig. 2). Le nombre d'espèces devient donc pratiquement constant. Il ne sert plus à rien à ce moment d'augmenter le nombre de relevés car on aboutirait seulement à incorporer de plus en plus d'espèces étrangères à l'association étudiée. On peut ainsi reconnaître l'« aire minimale » dont l'inventaire est nécessaire pour la définition d'une association. C'est à partir du nombre d'espèces et d'exemplaires présents dans cette « aire minimale » que nous calculerons les divers coefficients caractéristiques.

b) *L'indice de diversité*. Dans une population animale telle que celle qui correspond à un relevé ou à un ensemble de relevés appartenant à une même association, le nombre d'espèces S et le nombre

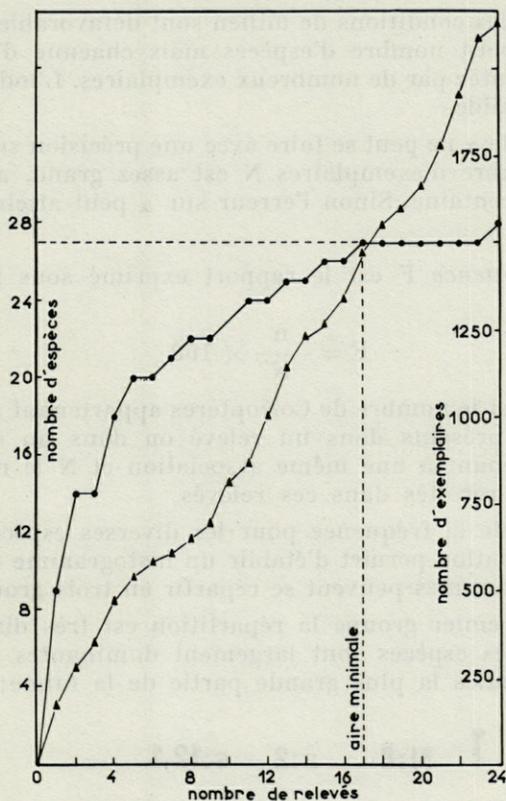


FIG. 2. — Variation du nombre d'espèces et du nombre d'exemplaires en fonction du nombre de relevés. Détermination de « l'aire minimale ». Exemple de la faune corticole du hêtre au stade 1.

d'individus N sont liés par une relation qui est la suivante (WILLIAMS, 1944, 1951; FISHER, CORBET & WILLIAMS, 1943)

$$S = \alpha \log_e \left( 1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

Dans cette formule  $\alpha$  est un coefficient appelé *indice de diversité*. Le calcul de cet indice permet d'évaluer la richesse faunistique d'un milieu déterminé et de comparer entre elles les faunes de deux milieux lorsque les nombres d'exemplaires récoltés dans chacun d'eux sont très différents. En effet l'indice de diversité est la traduction chiffrée du principe biocénotique n° 1 de Thienemann qui peut s'énoncer ainsi : lorsque les conditions de milieu sont favorables on trouve de nombreuses espèces et chacune d'entre elles est représentée par un petit nombre d'individus. L'indice de diversité est alors

élevé. Lorsque les conditions de milieu sont défavorables on ne rencontre qu'un petit nombre d'espèces mais chacune d'elles est en général représentée par de nombreux exemplaires. L'indice de diversité est alors faible.

La calcul de  $\alpha$  ne peut se faire avec une précision suffisante que lorsque le nombre d'exemplaires  $N$  est assez grand, au moins de l'ordre d'une trentaine. Sinon l'erreur sur  $\alpha$  peut atteindre près de 40 %.

c) La *fréquence*  $F$  est le rapport exprimé sous la forme de pourcentage :

$$F = \frac{n}{N} \times 100$$

dans lequel  $n$  est le nombre de Coléoptères appartenant à une espèce déterminée et présents dans un relevé ou dans un ensemble de relevés appartenant à une même association et  $N$  le nombre total de Coléoptères récoltés dans ces relevés.

Le calcul de la fréquence pour les diverses espèces présentes dans une association permet d'établir un histogramme des fréquences. Ces histogrammes peuvent se répartir en trois groupes (fig. 3).

Dans le premier groupe la répartition est très dissymétrique, une ou quelques espèces sont largement dominantes et elles forment à elles seules la plus grande partie de la faune; les espèces

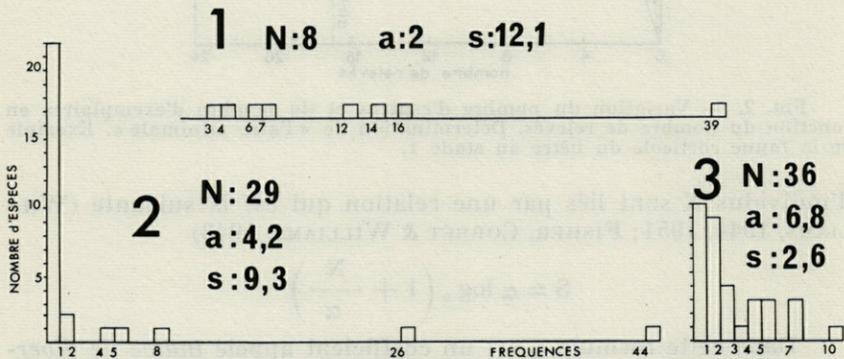


FIG. 3. — Histogrammes montrant trois types de répartition des fréquences. En abscisses : fréquences en %; en ordonnées : nombre d'espèces. 1 : Coléoptères récoltés dans les Myxomycètes du genre *Reticularia*. Faune pauvre en espèces ( $N=8$ ); indice de diversité faible ( $a=2$ ); dispersion des fréquences élevée ( $s=12,1$ ). 2 : Coléoptères récoltés dans le champignon *Pleurotus ostreatus* au début du peuplement. Faune riche en espèces ( $N=29$ ); indice de diversité élevé ( $a=4,2$ ); dispersion des fréquences élevée ( $s=9,3$ ). 3 : Coléoptères récoltés sous les écorces de hêtre au deuxième stade de peuplement. Faune très riche en espèces ( $N=36$ ); indice de diversité très élevé ( $a=6,8$ ); dispersion des fréquences faible ( $s=2,6$ ).

sont nombreuses. Nous pouvons citer comme exemple la synusie qui occupe le champignon *Pleurotus ostreatus* tout à fait au début de l'apparition des carpophores, et où deux espèces constituent 70,8 % de la faune à elles seules.

Dans le deuxième groupe toutes les espèces sont à peu près représentées également et les fréquences sont voisines; la faune est riche en espèces. La faune qui vit sous les écorces de hêtre au deuxième stade appartient à ce type.

Dans le troisième groupe les espèces sont peu nombreuses et leurs fréquences sont très variées. C'est par exemple le cas des Coléoptères qui vivent dans les Myxomycètes du genre *Reticularia*.

Il est possible de caractériser la répartition des fréquences des différentes espèces d'une association d'une façon quantitative en calculant la *dispersion des fréquences* de la manière suivante. Soit une association qui renferme  $n$  espèces. Si toutes ces espèces avaient la même fréquence  $x$  celle-ci serait égale à

$$x = \frac{100}{n}$$

Les fréquences observées sont en réalité  $x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$ . Nous appellerons dispersion des fréquences la valeur  $s$  telle que

$$s = \sqrt{\frac{\sum (x_n - x)^2}{n - 1}}$$

$s$  a une valeur élevée lorsque une ou quelques espèces dominant et constituent la grande majorité de la faune;  $s$  a une valeur faible lorsque les espèces sont nombreuses et représentées par des fréquences assez voisines (fig. 3).

d) La *constance* C est le rapport également exprimé sous forme de pourcentage

$$C = \frac{p}{P} \times 100$$

dans lequel  $p$  est le nombre de relevés contenant une espèce donnée et  $P$  le nombre total de relevés effectués.

Comme de nombreux auteurs (TISCHLER, 1949; BALOGH, 1958; BODENHEIMER, 1958), nous distinguerons en fonction de leur constance trois groupes d'espèces :

- les espèces *constantes* qui sont présentes dans 50 % ou plus des relevés (C supérieur ou égal à 50 %);
- les espèces *accessoires* présentes seulement dans 25 à 49 % des relevés (C compris entre 25 et 49 %).
- les espèces *accidentelles* qui sont présentes dans moins de 25 % des relevés.

e) La *densité* de peuplement. Nous appellerons ainsi le nombre d'exemplaires capturés par unité de surface ou par unité de volume. La *biomasse* exprime une densité de peuplement en donnant le poids en grammes des Coléoptères recueillis par unité de surface ou de volume.

f) Une autre caractéristique qualitative et non chiffrée peut être définie. Il s'agit du degré d'appartenance au milieu ou *fidélité*. Les différentes espèces que l'on rencontre dans une association ne lui sont pas toutes inféodées à un même degré. Nous distinguerons de ce point de vue :

- des espèces *caractéristiques* qui sont exclusives d'une association ou qui y sont beaucoup plus abondantes que dans les autres;
- des espèces *préférantes* qui existent dans plusieurs associations voisines mais qui préfèrent cependant l'une d'entre elles;
- des espèces *étrangères* égarées accidentellement dans une association à laquelle elles n'appartiennent pas;
- des espèces *ubiquistes* ou indifférentes qui sont présentes indifféremment dans deux ou plus de deux associations.

Les caractéristiques que nous venons d'étudier (indice de diversité, constance, fréquence, densité, fidélité) ne dépendent que du nombre d'espèces présentes et de leur abondance plus ou moins grande. Nous les appellerons des *caractéristiques internes*. Nous pouvons également définir des *caractéristiques externes* des associations; ce sont la teneur en eau, le pH du milieu, etc. Ces dernières seront envisagées au fur et à mesure de l'étude des diverses associations.

### 3. — HISTORIQUE : TRAVAUX ANTÉRIEURS SUR LA FAUNE DU BOIS MORT.

Il existe de très nombreux travaux sur la faune du bois mort et en particulier sur les Coléoptères de ce milieu. Une simple mention de tous ces travaux nous entrainerait trop loin. Nous ne mentionnerons que les plus importants de ceux qui se rapportent à l'aspect biocénotique du problème, en insistant surtout sur les recherches effectuées sur le chêne et le hêtre. Les publications qui traitent des caractéristiques du milieu en rapport avec la faune seront analysées plus loin au chapitre IV; celles qui se rapportent à la morphologie, à l'anatomie et à la physiologie des xylophages feront l'objet de la deuxième partie de ce travail.

### La faune du bois mort.

ADAMS (1915) a étudié les successions de faunes qui se rencontrent dans le bois en décomposition et en particulier dans deux chênes (*Quercus alba* et *Q. velutina*) et dans l'hickory (*Carya ovata*) des forêts de l'Illinois aux Etats-Unis. Il distingue cinq stades de décomposition que l'on peut identifier par leur faune. Si l'on se limite aux Coléoptères nous constatons que l'on peut caractériser les cinq stades de la façon suivante. *Premier stade* : l'arbre encore vivant est attaqué par le Scolytide *Scolytus quadrispinosus* et par les larves du Cérambycide *Cyllene robiniae*. *Deuxième stade* : l'arbre malade ("weakened tree") est encore exploité par le même scolyte; en outre il apparaît les larves des Cérambycides *Saperda tridentata*, *Xylotrechus colonus*, *X. undulatus* et *Neoclytus erythrocephalus* et celles du Curculionide *Magdalis armicollis*. *Troisième stade* : le bois est encore assez dur ("dead solid wood"); le Cérambycide *Saperda tridentata* disparaît; les *Xylotrechus* et *Neoclytus* se maintiennent pendant que le Cérambycide *Parandra brunnea* devient abondant. *Quatrième stade* : le bois partiellement décomposé ("partly decayed wood") est le lieu d'élection des larves de *Parandra brunnea*. *Cinquième stade* : le bois plus fortement décomposé ("much decayed wood") est envahi par *Pasalus cornutus* (Passalides) et par les larves de *Pyrochroa sp.* et de *Dendroides sp.* (Pyrochroides). Les termites et les fourmis commencent à apparaître à ce stade, ce qui est le signe de l'arrivée d'une faune humicole qui s'installera peu à peu lorsque la décomposition du bois sera encore plus avancée. Ce dernier stade (qui correspond aux complexes saproxyliques) n'est pas étudié par Adams.

RÉGNIER (1925) distingue également parmi les insectes du peuplier des successions de faunes qu'il nomme des « escouades ». Ce sont les cinq suivantes. 1 : apparition des phyllophages qui sont des Curculionides des genres *Phyllobius*, *Rhynchotes* et *Orchestes*. 2 : développement des chenilles lignivores du papillon *Cossus ligniperda*. 3 : les larves des Curculionides xylophages de la tribu des Cossonini (genres *Cossonus* et *Rhyncholus*) attaquent le tronc à leur tour. 4 : des espèces saprophages s'installent ensuite : larves de *Pyrochroa*, de Scarabéides, d'Elatérides (ces dernières étant en réalité des prédateurs). 5 : le bois est alors colonisé par une faune humicole qui remonte du sol : Fourmis, Thysanoures, Cloportes (1).

PALM (1951 et 1959) dans deux importantes monographies a surtout étudié la biologie des diverses espèces de Coléoptères qui s'attaquent aux arbres non résineux en Suède. Dans le centre et le sud de ce pays il a trouvé 372 espèces de Coléoptères dans le hêtre et 519 dans le chêne. Pour chaque espèce PALM donne des renseignements précis sur la vie larvaire et le régime alimentaire ainsi que sur la répartition géographique. D'une façon générale les espèces qui se développent dans le bois en état de décomposition plus ou moins avancée pauvre en substances assimilables (Lucanides par exemple) ont des larves de grande taille qui

(1) BLACKMAN et STAGE (1924) ont publié un travail important (que nous citons dans la bibliographie) sur les insectes d'une essence américaine : l'hickory. Ce travail est souvent cité mais il nous a été impossible de le découvrir dans les bibliothèques françaises.

vivent plusieurs années; celles qui vivent dans la zone cambiale du bois mort récemment ou encore vivant (zone riche en protéines, amidon et autres substances assimilables) ont des larves de petite taille dont le développement rapide ne dure qu'une année en général (Scolytides par exemple).

En ce qui concerne les biocénoses, une étude sommaire des successions de faunes a été faite par PALM d'après quelques relevés effectués sur les mêmes arbres au cours de plusieurs années. Dans le chêne cet auteur observe pendant la première année le développement sous l'écorce des larves des Buprestides *Chrysobothris affinis* et *Agrilus sp.* et des Cérambycides *Phymatodes pusillus*, *Pyrrhidium sanguineum*, *Clytus arietis*, *Xylotrechus antilope* et *Plagionotus arcuatus*. L'année suivante arrive un autre Cérambycide *Saperda scalaris*. De la troisième à la sixième année diverses espèces de Cérambycides et d'Elatérides se succèdent. A partir de la septième année on rencontre en particulier le Cérambycide *Strangalia quadrifasciata*. Dans le hêtre PALM mentionne dans le bois déjà très décomposé par les attaques fongiques, les Lucanides (*Dorcus*, *Sinodendron*) un Cérambycide (*Leptura scutellata*) et divers Alleculides (*Allecula*, *Prionychus*, *Pseudocistella*).

Les successions d'insectes Ptérygotes dans le bois mort du hêtre ont été étudiées par DERKSEN (1941) en Allemagne du Nord (Poméranie). Il distingue 4 groupes d'espèces :

1. Les unes apparaissent au cours des premières années après la mort de l'arbre comme *Rhagium mordax*, *Mordella fasciata* et *Mordella aculeata*.

2. D'autres apparaissent vers le milieu de la décomposition du bois et persistent jusqu'à la fin : *Dorcus parallelipedus* et de nombreux Elatérides sont dans ce sas.

3. Certains insectes persistent pendant presque toute la durée de la décomposition du bois comme le Colydiidae prédateur *Ditoma crenata*.

4. Enfin il existe des espèces qui n'apparaissent que pendant une durée courte, une année en général. Dans cette catégorie le Scolytide *Xyleborus saxaseni* se manifeste au début de la mort de l'arbre et l'Anthribide *Platyrrhinus resinosus* seulement aux tous derniers stades de la décomposition.

La faune de la région étudiée par DERKSEN est pauvre. Il n'y a que 78 espèces dans le hêtre dont 19 xylophages, 24 saprophages et mycétophages et 35 prédateurs.

SAVELY (1939) a étudié les successions de faunes dans le pin et dans le chêne en Pensylvanie. Ses résultats sont comparables à ceux de MAMAIEV (1961) qui a travaillé sur la faune du chêne dans la région de Voronège en Russie d'Europe. Le tableau suivant résume les observations essentielles de ces deux auteurs, sur les espèces de Coléoptères qui jouent le rôle essentiel dans le chêne.

MAMAIEV (1960 a et b) a évalué l'importance des larves de *Lucanidae* en tant que destructeurs du bois mort dans les forêts de chêne de la Russie. Cinq espèces jouent un rôle essentiel : *Lucanus cervus*, *Dorcus parallelipedus*, *Sinodendron cylindricum*, *Ceruchus chrysomelinus* et *Aesalus ulanowskyi*. On rencontre en moyenne 2 à 3 de ces larves par décimètre cube de bois. Le bois est réduit en poussière dans des propor-

	Voronège (d'après MAMAIEV)	Pensylvanie (d'après SAVELY)
faune corticole 1 à 2 ans après l'abattage de l'arbre	<i>Scolytidae</i> <i>Scolytus intricatus</i>	<i>Orthotomicus collatus</i>
	<i>Cerambycidae</i> <i>Plagionotus detritus</i> <i>Mesosa myops</i> <i>Saperda scalaris</i>	<i>Xylotrechus colonus</i> <i>Graphisurus fasciatus</i> <i>Romalium atomarium</i>
	<i>Buprestidae</i> <i>Chrysobothris affinis</i> <i>Agrius biguttatus</i> <i>Lampra rutilans</i>	<i>Chrysobothris femorata</i> <i>Agrius</i> sp. <i>Dicerca</i> sp.
faune du bois 3 ans et plus après l'abattage	<i>Lucanidae</i> <i>Lucanus cervus</i> <i>Dorcus parallelipedus</i> <i>Ceruchus chrysomelinus</i> <i>Platycerus caraboides</i>	<i>Pseudolucanus capreolus</i> <i>Dorcus</i> sp. <i>Ceruchus piceus</i> <i>Platycerus quercus</i>
	<i>Scarabaeidae</i> <i>Gnorimus variabilis</i> <i>Potosia</i> sp.	<i>Trichiotinus bidens</i> <i>Polymoecus brevipus</i>

tions qui varient de 35 à 50 %. Chaque larve adulte consomme par jour de 0,14 centimètre cube de bois (*Aesalus*) à 22, 5 centimètres cubes (*Lucanus*).

Une tentative analogue a été faite par SAVELY (l.c.) et par PAWLOWSKY (1961). En ce qui concerne les larves du *Buprestidae* *Chrysobothris femorata* et celles du *Cerambycidae* *Callidium antennatum*, SAVELY a montré que chaque espèce consomme 80 grammes de liber pour former un gramme de larve. Une larve adulte de *Callidium* pesant en moyenne 0,1 gramme, un pied carré de liber peut nourrir 22 larves (soit une larve pour 42 centimètres carrés). PAWLOWSKY a montré que la larve de *Potosia lugubris* (*Scarabaeidae*) consomme pendant toute la durée de son développement un poids de bois égal à 142 fois son poids à l'état adulte.

### *La faune des complexes saproxyliques.*

Lorsque les larves de Lucanides ont fait leur œuvre le rôle prédominant des Coléoptères est terminé. Ce sont des Formicides, des Collemboles, puis des Invertébrés autres que les Insectes (Acariens, Lumbricidés, Enchytraeidés, Diplopodes, Gastropodes) qui achèveront de transformer le bois en humus. Cette modification de la faune est liée à une transformation profonde du bois qui perd ses propriétés physiques et est profondément modifié au point de vue chimique par les champignons. SILVESTRI (1913) a créé le terme « *saproxylique* » pour désigner le biotope constitué par le bois mort à ce stade de décomposition, lorsque les faunes humicoles commencent à l'envahir. Les Invertébrés qui s'y rencontrent sont des saproxylophiles.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1951) a étudié ce biotope en Côte-d'Ivoire. Dans le cas d'un arbre en sous-bois il est possible de distinguer trois stades dans l'évolution de la faune. Ce sont les suivants :

*Premier stade* : prise de contact avec le sol. Les branches intactes qui pouvaient subsister pourrissent et se brisent. Au contact du sol humide sous l'action des Bactéries et des Champignon, le bois pourrit

peu à peu, et il est habité par des Collemboles, des Termites, des Grillons et des Blattes, des Coléoptères (Psélaphides et Scydmaenides) et des Pseudoscorpions, ainsi que par le *Zorotypus guineensis*. L'ensemble de cette faune est nettement d'origine corticole et on n'y observe encore aucune espèce humicole.

*Deuxième stade* : colonisation par le sol. Les Termites humicoles du genre *Coptotermes* creusent dans l'arbre un réseau de galeries de plus en plus dense. Puis les Oligochètes suivent, ainsi que les Isopodes, Collemboles, Symphiles. Jusqu'à ce moment le travail de décomposition du bois est dû presque uniquement aux Champignons et aux Bactéries.

*Troisième stade* : absorption par le sol. Le tronc acquiert une structure spongieuse homogène. Sa faune est presque uniquement humicole. Les Collemboles et les Acariens ainsi que d'autres Invertébrés jouent alors le rôle essentiel dans la décomposition du bois.

Aussi bien en Côte d'Ivoire qu'en France les espèces qui peuplent les complexes saproxyliques sont toutes des espèces qui vivent normalement dans la litière de feuilles ou dans les horizons profonds du sol. Cette conclusion établie essentiellement d'après l'étude des Collemboles est valable aussi pour les Oligochètes, les Myriapodes, les Acariens. A notre connaissance aucune étude détaillée des Coléoptères des complexes saproxyliques n'a été faite. Nous y avons consacré le chapitre V.

#### La faune des cavités d'arbres.

La faune des cavités d'arbres a été relativement peu étudiée. Nous mentionnerons les travaux de PARK et de ses élèves aux Etats-Unis, de DELAMARE DEBOUTTEVILLE en Côte d'Ivoire, de IABLOKOFF en France.

En général les cavités se forment dans les arbres encore vivants sous l'action dissolvante du mycélium de champignons parasites (des genres *Stereum*, *Polyporus*, *Fomes* par exemple). Lorsque la cavité est formée divers types d'évolution sont possibles : occupation par un oiseau ou un Mammifère et la faune d'Invertébrés qui s'y rencontre est alors celle qui se retrouve dans tous les nids de Vertébrés; invasion par l'eau et création d'un biotope aquatique riche en larves de Diptères souvent très spécialisées; formation d'un habitat terrestre, le fond de la cavité se remplissant peu à peu de terreau. Seule cette dernière éventualité nous retiendra ici.

La faune des cavités d'arbres est très variée. Si l'on en excepte les Protozoaires, les Arthropodes forment le groupe de loin le plus richement représenté et les proportions des divers ordres sont les suivantes aux Etats-Unis selon O. PARK et S. AUERBACH (1954).

ordres	biomasse en grammes par kg de terreau	fréquence en %	constance en %
Acariens	1,515	61,20 %	100 %
Collemboles	0,674	26,96 %	100 %
Coléoptères	0,080	3,20 %	100 %
Diptères	0,079	3,16 %	88 %
autres Insectes réunis	0,080	3,20 %	5 à 83 %
autres Arthropodes réunis	0,049	1,96 %	5 à 44 %

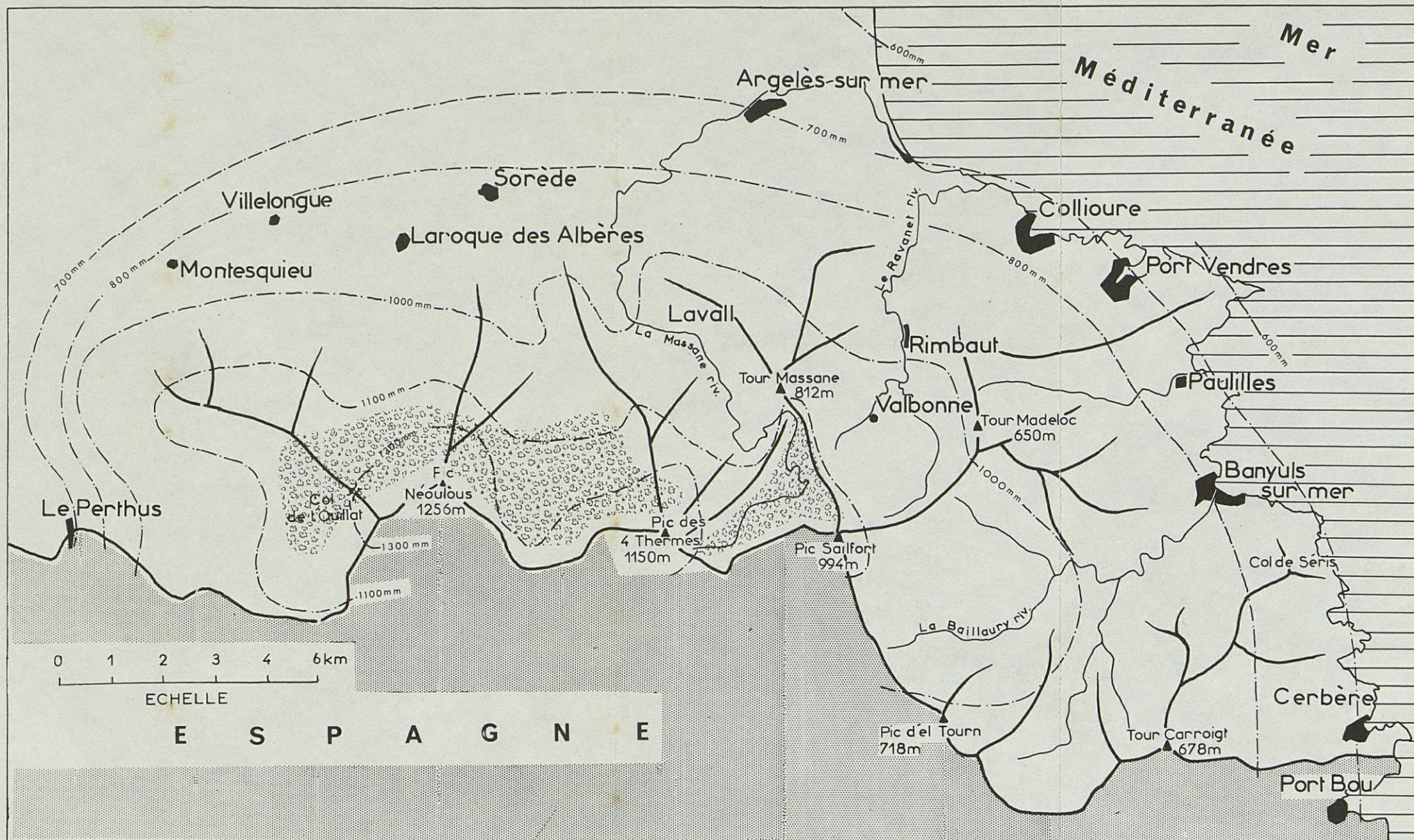


FIG. 4. — Carte du massif des Albères montrant l'extension de la hêtraie. A l'ouest la forêt de Sorède; à l'est la forêt de la Massane. Les courbes de pluviosité annuelle de 600 mm, 700 mm, 800 mm, 1100 mm et 1300 mm ont été représentées.

Ces chiffres ont été établis d'après l'étude de seize cavités d'arbres. Les trois groupes des Acariens, Collemboles et Coléoptères sont très nettement prédominants à la fois par leur fréquence et par leur constance. Les Coléoptères sont représentés par 36 espèces et les familles les mieux représentées sont les *Ptiliidae*, les *Cisiidae*, les *Curculionidae*, les *Histeridae*, les *Pselaphidae* et les *Scydmaenidae*. Une cavité d'arbre constitue un milieu presque fermé et relativement indépendant du milieu extérieur. Le rapport entre les espèces herbivores et les espèces carnivores varie de 160/1 à 9/1 suivant les cavités étudiées.

En forêt de Fontainebleau IABLOKOFF (1943) a étudié uniquement les Coléoptères de grande taille et en particulier les Elatérides des cavités de hêtre et de chêne. Il distingue deux groupes d'espèces : les unes vivent dans des cavités situées à ras du sol (*Limoniscus violaceus* et *Ischnodes sanguinicollis*); les autres vivent dans le terreau qui héberge les larves de Scarabéides des genres *Osmoderma*, *Cetonia* et *Serica* (*Megapenthes lugens*, *Procræus tibialis* et *Ludius ferrugineus* par exemple). Un aperçu des biocénoses de ces cavités est donné également.

En Côte d'Ivoire DELAMARE DEBOUTTEVILLE a étudié la faune des cavités d'arbres. Parmi les débris qui occupent le fond de ces cavités seule une couche intermédiaire de 8 à 10 cm d'épaisseur est habitée par les Arthropodes. La faune y est assez pauvre quantitativement : 41 individus par dm<sup>3</sup> (Nématodes exclus). Elle est constituée par des éléments d'origine corticole auxquels s'ajoutent des formes spéciales inféodées à ce milieu et en particulier des *Scarabaeoidea* de la famille des Acanthocérides.

\*  
\*\*

Cette revue montre que, à part quelques exceptions, les divers chercheurs qui ont étudié le peuplement entomologique du bois mort ne se sont pas intéressés à l'aspect quantitatif du problème. En outre, à l'exception des recherches de DELAMARE DEBOUTTEVILLE en Côte d'Ivoire les relations du bois mort avec les biotopes voisins — complexes saproxyliques, cavités d'arbres, litière de feuilles mortes, sol, champignons lignicoles — n'ont pas été examinées. Ces constatations expliquent l'orientation que nous avons donné à la première partie de ce travail.

## CHAPITRE II

### LA FORÊT DE LA MASSANE LE CLIMAT ET LA VÉGÉTATION

Le massif des Albères, où se trouve la forêt de la Massane, culmine à 1256 mètres au Pic Néoulous (fig. 4). Il représente la région la plus orientale de la chaîne pyrénéenne dont il est isolé par la dépression du col Perthus (280 mètres). Au point de vue géologique la région appartient à la zone axiale pyrénéenne et elle est constituée par les schistes dits de la « série de Canaveilles » rattachés au Cambrien (CAVET, 1959). Selon JAUZEIN (1953) la forêt de la Massane et ses environs montrent des schistes à sérécite, des schistes à deux micas entrecoupés de filons de pegmatite et des gneiss œillés. Le calcaire en est absent et il ne se rencontre que sous la forme de rares bancs de cipolin près de Banyuls-sur-mer et de Valbonne à basse altitude.

#### 1. — LA VÉGÉTATION.

La végétation du massif des Albères a été étudiée en particulier par GAUSSEN (1926). Depuis le niveau de la mer jusqu'à 300 mètres d'altitude environ s'étend l'étage du chêne-liège (*Quercus suber*). De 300 mètres jusqu'à 600 mètres, et sporadiquement jusqu'à 800 et même 900 mètres, le chêne vert (*Quercus ilex*) caractérise un deuxième étage de végétation. Ces deux chênes à feuilles persistantes ne forment plus que rarement des boisements continus en raison de la dégradation intense de la couverture forestière primitive consécutive à l'action humaine (culture de la vigne, incendies, bétail). Par contre, à partir de 600 mètres et jusqu'à 1 000 mètres d'altitude il existe un manteau forestier jadis continu et scindé aujourd'hui en deux éléments principaux : la forêt de Sorède à l'ouest et la forêt de la Massane à l'est (fig. 4 et 5).

Les essences les plus communes dans la forêt de la Massane sont le hêtre (*Fagus silvatica*) qui est associé à deux chênes à feuilles caduques *Quercus sessiliflora* et *Q. lanuginosa*, à des érables (*Acer monspessulanum*, *A. campestre*, et *A. opalus*) et au houx (*Ilex aquifolium*). Le tilleul (*Tilia platyphyllos*) et l'if (*Taxus baccata*) sont rares; l'if qui est, dans la région méditerranéenne une caractéristique de la hêtraie est à peu près disparu à la Massane (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, PETIT & TRAVÉ, 1958; DAJOZ, 1961). Près de l'eau poussent d'assez nombreux aulnes (*Alnus glutinosa*), et quelques frênes (*Fraxinus excelsior*) se rencontrent en aval de la Réserve au bord de la rivière. En sous-bois, dispersés ça et là, le noisetier (*Corylus avellana*) et le châtaignier (*Castanea vulgaris*) se rencontrent avec quelques rares amélanchiers (*Amelanchier rotundifolia*) et sorbiers (*Sorbus aria* et *S. torminalis*). Dans les endroits découverts les génévriers (*Juniperus communis* et parfois *J. oxycedrus*) sont abondants ainsi que l'aubépine (*Crataegus monogyna*).

La strate herbacée est peu dense sous le couvert des arbres. Elle comprend d'une part des espèces caractéristiques de la hêtraie qui fleurissent pour la plupart au printemps lorsque les feuilles des hêtres ne sont pas encore apparues. Ce sont par exemple :

<i>Corydalis solida</i>	<i>Anemone nemorosa</i>
<i>Scilla bifolia</i>	<i>Hepatica triloba</i>
<i>Maianthemum bifolium</i>	<i>Oxalis acetosella</i>
<i>Neottia nidus avis</i>	<i>Melica uniflora</i>
<i>Asperula odorata</i>	<i>Veronica montana</i>
<i>Daphne laureola</i>	

On trouve d'autre part des espèces caractéristiques de la chênaie, à floraison plus tardive telles que :

<i>Lonicera peryclimenum</i>	<i>Stachys betonica</i>
<i>Teucrium scorodonia</i>	<i>Hieracium pilosella</i>

Des clairières, naturelles ou artificielles, sont envahies par des espèces qui correspondent à un faciès de dégradation de la forêt : genêts, bruyères, fougère aigle. Les crêtes sont occupées par des pelouses pseudo alpines couvertes d'une maigre végétation de Graminées avec quelques Liliacées qui fleurissent soit au printemps (*Ornithogalum tenuifolium*, *O. umbellatum*, *O. pyrenaicum*, *Allium vineale*, *A. montanum*) ou bien au début du mois de septembre (*Scilla autumnalis*), des Caryophyllacées (*Dianthus monspessulanus*, *D. subacaulis* ssp. *brachyanthus*, *Cerastium semidecandrum*, *C. arvense*), une Cistacée (*Helianthemum vulgare*), une Linacée (*Linum gallicum*), une Polygalée (*Polygala vulgaris*).

Dans ses limites actuelles la forêt de la Massane est une véritable forêt galerie entourée de toutes parts par des lignes de crêtes situées entre 800 et 1 150 mètres d'altitude et parcourue en son centre par la rivière la Massane. Sa superficie est d'environ 300 hectares dont une dizaine sont en Réserve. La présence d'un cours d'eau permanent a permis le maintien de végétaux hygrophiles tels

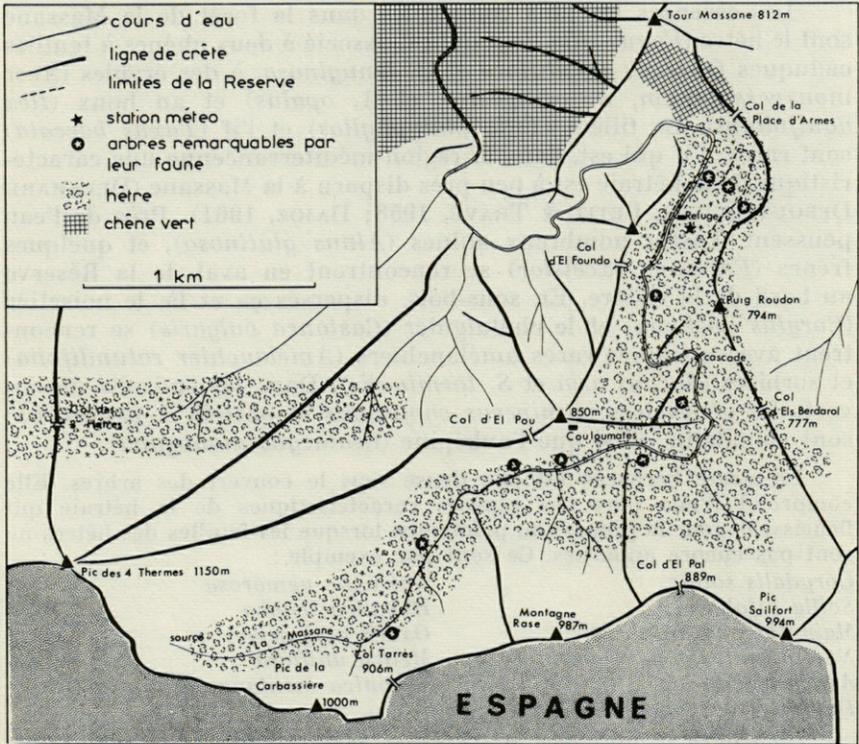


FIG. 5. — Carte de la forêt de la Massane. Le hêtre se développe à une altitude comprise entre 600 et 950 mètres. La forêt s'étend de part et d'autre de la rivière et elle est entourée par des lignes de crêtes de toutes parts.

que l'aulne, et dont le plus remarquable est l'osmonde (*Osmunda regalis*), fougère à affinités atlantiques.

Le hêtre commun (*Fagus silvatica*) occupe en Europe une aire de répartition assez étendue (fig. 6). On le trouve à l'est jusqu'à la Pologne, la Roumanie, la Turquie et la Grèce; au nord il s'étend jusqu'au Danemark et au sud de l'Angleterre; les îlots dans le sud de la Suède et de la Norvège correspondent à des zones d'extension récente. En France le hêtre est absent des plaines du sud-ouest à climat trop chaud, de la région méditerranéenne, de la vallée du Rhône et de la Saône à climat trop sec. Il existe cependant quelques îlots qui ont la valeur de reliques préglaciaires dans la région méditerranéenne : la forêt de la Massane, la forêt de la Sainte-Baune (Var), celle du Caroux (Hérault) et celle de Valbonne (Gard). Dans ces forêts, et surtout dans les deux premières qui sont les mieux conservées, une riche faune préglaciaire a pu subsister comme nous

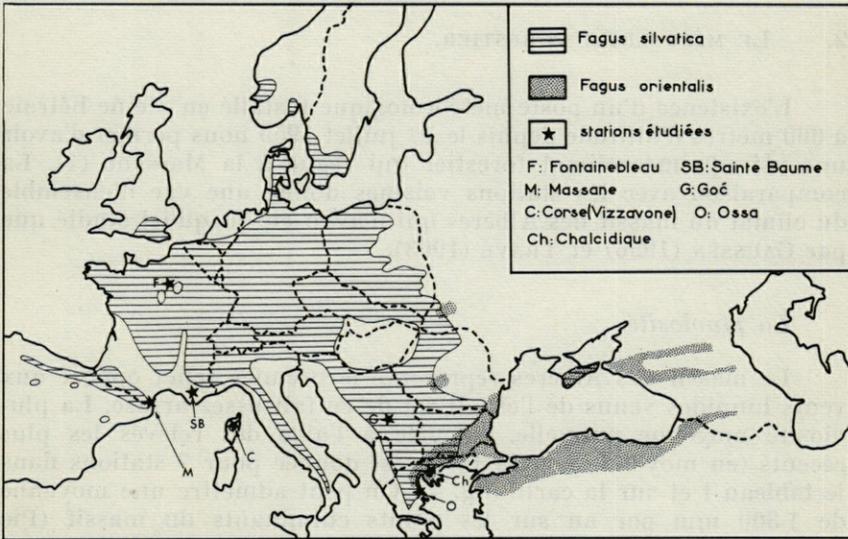


FIG. 6. — Répartition du hêtre commun *Fagus silvatica* et du hêtre oriental *Fagus orientalis*, carte établie d'après les données de divers auteurs. On a indiqué l'emplacement des hêtraies étudiées dans ce travail.

le verrons au chapitre III, en raison de la continuité des milieux forestiers. Partout ailleurs en France le hêtre a disparu pendant les glaciations et a recolonisé ensuite le terrain, suivi seulement par une partie des Insectes qui lui sont inféodés.

En Europe orientale, au Caucase et en Turquie on rencontre une autre espèce *Fagus orientalis*, bien distincte par la morphologie de ses feuilles, de ses fleurs et de ses cupules, et aussi par son écologie. *F. orientalis* est une espèce beaucoup plus résistante à la sécheresse que *F. silvatica*. En Grèce par exemple nous avons pu constater que *F. orientalis* descend jusqu'à 200 m d'altitude dans la Chalcidique et atteint presque le niveau de la mer sur les pentes orientales du Mont Ossa. Dans les régions plus élevées et plus humides apparaissent *F. silvatica* ou bien des formes intermédiaires comme *F. moesiaca* (= *F. taurica*) (MOULOPOULOS, 1965).

Si le hêtre a pu se maintenir de nos jours dans la forêt de la Massane en pleine zone méditerranéenne, c'est grâce à des conditions climatiques locales favorables que nous allons maintenant examiner.

2. — LE MÉSOCLIMAT FORESTIER.

L'existence d'un poste météorologique installé en pleine hêtraie à 660 mètres d'altitude depuis le 1<sup>er</sup> juillet 1959 nous permet d'avoir une idée du mésoclimat forestier qui règne à la Massane (1). La comparaison avec les stations voisines donne une vue d'ensemble du climat du massif des Albères qui n'avait été jusqu'ici étudié que par GAUSSEN (1956) et TRAVÉ (1963).

*La pluviosité.*

Le massif des Albères représente le premier relief opposé aux vents humides venus de l'est. Il est de ce fait assez arrosé. La pluviosité moyenne annuelle, calculée à l'aide des relevés les plus récents (en moyenne depuis 1950) est donnée pour 7 stations dans le tableau I et sur la carte (fig. 4). On peut admettre une moyenne de 1 300 mm par an sur les points culminants du massif (Pic Neoulous, Pic des 4 Thermes), soit une valeur intermédiaire entre celle donnée par GAUSSEN et celle donnée par SANSON (1953). Nous retiendrons surtout que *toute la zone du hêtre est située dans une région qui reçoit plus de un mètre d'eau par an.*

TABLEAU I

Pluviosité annuelle pour diverses stations du massif des Albères d'après les relevés effectués pendant les 10 dernières années (jusqu'en 1962 sauf exception locale)

stations	altitude	Pluviosité			nombre d'années d'observation
		moyenne	maximum	minimum	
Argelès sur mer	16 m	707 mm	1 368 mm	332 mm	9
Port-Vendres	100 m	563 mm	910 mm	279 mm	10
Paulilles	5 m	781 mm	1 175 mm	418 mm	7
Banyuls	80 m	962 mm	1 580 mm	640 mm	6
Cerbère	50 m	696 mm	1 164 mm	445 mm	5
Le Perthus	280 m	710 mm	1 137 mm	520 mm	9
La Massane (*)	660 m	1 257 mm	1 720 mm	991 mm	4

(\*) La moyenne annuelle de la Massane est calculée par comparaison avec les stations voisines. La moyenne mesurée pendant 4 années est de 1 315 mm.

Les variations annuelles par rapport à la moyenne sont importantes, surtout sur le littoral et elles diminuent en forêt. Le rapport pluviosité annuelle maximale/pluviosité annuelle minimale est de 4,12 à Argelès-

(1) Les résultats de ces observations météorologiques inédites ont pu être exploités grâce à l'obligeance du Laboratoire Arago.

sur-Mer, de 3,25 à Port-Vendres, mais il n'est que de 2,18 au Perthus et de 1,73 à la Massane. Le tableau 2 indique, pour une période de 4 années, les valeurs moyennes et extrêmes de la pluviosité et les coefficients pluviométriques saisonniers à la Massane et à Port-Vendres sur le littoral. Le maximum de pluviosité est toujours situé en automne et le minimum en été; mais à la Massane ce minimum estival est moins marqué (coefficient pluviométrique de 15 % au lieu de 9,6 % seulement). Ces deux caractères (diminution des variations annuelles de pluviosité et augmentation de la pluviosité estivale) traduisent une atténuation des influences méditerranéennes dans la hêtraie de la Massane.

TABLEAU II

Pluviosité saisonnière et coefficients pluviométriques à la Massane et à Port-Vendres pour la période 1959-1962

stations	saisons			
	printemps	été	automne	hiver
<u>La Massane</u> moyennes	202,2 mm	193,1 mm	704,2 mm	215,4 mm
coefficients pluviométriques saisonniers	14,7 %	15,3 %	54 %	16 %
extrêmes { minima	45 mm	50 mm	160 mm	34 mm
{ maxima	617 mm	370 mm	1404 mm	495 mm
<u>Port-Vendres</u> moyennes	115,5 mm	52,6 mm	310,6 mm	73,6 mm
coefficients pluviométriques saisonniers	20,3 %	9,6 %	56,6 %	13,5 %
extrêmes { minima	2,8 mm	7 mm	76 mm	14,6 mm
{ maxima	237 mm	167 mm	591 mm	161 mm

Des averses violentes concentrées surtout en septembre et en octobre s'abattent sur la région. Voici deux exemples que nous avons pu observer à la Massane. Le 11 août une chute d'eau de 62 mm est tombée en 4 heures soit 15 mm à l'heure. Le 20 juillet 1960 il est tombé 48 mm d'eau en 2 heures soit 24 mm à l'heure. Un autre exemple typique est celui des pluies de l'automne 1959 (*Annales Climatologiques des Pyrénées-Orientales*, 1959). Le littoral a reçu plus de 500 mm d'eau en deux mois et les zones élevées près de 1 mètre c'est-à-dire une lame d'eau presque égale à la moyenne annuelle. A Banyuls le 2 septembre il est tombé 164 mm d'eau et 230 mm le 5 octobre; à la Massane il est tombé 195 mm d'eau du 1 au 4 septembre et 390 mm d'eau du 5 au 8 octobre. Au point de vue écologique ces pluies, qui sont presque immédiatement évacuées en totalité à la mer par le ruissellement n'ont qu'une faible importance car elles ne peuvent être utilisées par la végétation.

A l'opposé il existe des périodes de sécheresse prolongées. Il n'y a eu que 5 jours de pluie avec seulement 11,8 mm d'eau entre le 2 juin et le 24 septembre 1962 à Banyuls; à la Massane il n'est tombé que 46 mm d'eau entre le 2 juin et le 20 septembre de la même année, dont 2 mm seulement du 10 août au 10 septembre.

### *L'hygrométrie.*

Les données sur l'hygrométrie sont très fragmentaires car elles ne sont pas publiées dans les statistiques de la Météorologie. Nous ne disposons que des relevés effectués à Banyuls et à la Massane. Dans cette dernière station l'hygrométrie annuelle moyenne est de 72,2 % (tableau III).

TABLEAU III  
Hygrométrie dans la forêt de la Massane

saisons	moyenne	moyenne des maxima	moyenne des minima	minima absolus
printemps	68,7 %	87,3 %	50,1 %	14 %
été	69,8 %	88,0 %	51,7 %	23 %
automne	78,2 %	95,9 %	62,0 %	17 %
hiver	72,0 %	89,6 %	55,2 %	8 %
année	72,2 %	89,9 %	54,7 %	8 %

Les variations quotidiennes de l'état hygrométrique de l'air sont parfois importantes. En quelques heures, les jours de tramontane (1), l'hygrométrie passe de 100 % à 22 %. Par contre on observe aussi des périodes où l'humidité reste très élevée pendant longtemps. Du 13 octobre 1960 à 15 heures au 14 octobre à 16 heures soit pendant 25 heures consécutives, et du 17 janvier 1963 à 18 heures au 22 janvier à 8 heures soit pendant 112 heures l'air est resté saturé avec 100 % d'humidité relative. La comparaison avec Banyuls-sur-Mer met bien en évidence le degré hygrométrique élevé de l'air (tableau IV).

TABLEAU IV  
Nombre de jours où le degré hygrométrique de l'air a dépassé 90 %  
Relevés du 1<sup>er</sup> juillet 1959 au 31 décembre 1960 soit 550 jours

stations	hygrométrie $\geq$ 90 %	hygrométrie $\geq$ 95 %	hygrométrie = à 100 %
Banyuls	240 jours (43 %)	159 jours (28 %)	18 jours (3,2 %)
La Massane	332 jours (60 %)	270 jours (49 %)	151 jours (27 %)

(1) Vent dominant de NW.

### La température

La température moyenne annuelle a été calculée pour les 4 stations de Port-Vendres, Paulilles, Banyuls-sur-Mer et la Massane. La moyenne nettement plus basse enregistrée à la Massane est due à l'influence de l'altitude mais aussi à l'influence forestière. En effet le calcul des températures moyennes annuelles ramenées au niveau de la mer donne les valeurs suivantes en admettant une variation de 0,54° C pour 100 mètres (PÉGUY, 1961) :

La Massane : 14,77° C

Paulilles : 16,15° C

Banyuls : 16,76° C

Port-Vendres : 15,67° C

Il existe donc une différence de plus de 1° C en faveur des stations situées hors de la forêt. DOIGNON (1961) a montré qu'il y a un abaissement de la température moyenne annuelle en forêt de Fontainebleau de 1,50° C par rapport au climat du Bassin Parisien en région non boisée. Nous pouvons admettre le même phénomène à la Massane.

Les températures moyennes et extrêmes mensuelles pour la Massane, réunies dans le tableau V, indiquent que le mois de juillet est le plus chaud et janvier le mois le plus froid.

TABLEAU V

Températures moyennes mensuelles et extrêmes à la Massane (période 1959-1962)

mois	moyenne des minima m	moyenne des maxima M	moyenne (m+M)/2	minimum absolu	maximum absolu
janvier	0,96	7,73	4,35	-10,2	18,8
février	2,83	9,38	6,10	- 7,0	19,0
mars	3,56	10,99	7,27	- 4,0	21,0
avril	5,94	14,07	10,01	- 0,7	22,5
mai	9,00	17,59	13,29	+ 0,8	27,2
juin	12,74	21,20	16,96	4,1	30,6
juillet	14,64	23,40	19,02	9,7	33,4
août	14,40	23,61	19,00	7,8	32,5
septembre	12,48	20,38	16,43	5,2	29,5
octobre	7,78	14,91	11,35	0,8	23,0
novembre	3,73	10,97	7,35	- 3,8	19,8
décembre	1,59	8,72	5,15	-10,7	20,8
année	7,47	15,24	11,36	-10,7	33,4

La répartition des jours les plus chauds et les plus froids a été calculée sur une période de 895 jours. Elle montre nettement l'abaissement marqué de température qui existe entre une station littorale (Banyuls-sur-Mer) et la hêtraie de la Massane (tableau VI).

TABLEAU VI

Répartition des jours les plus chauds et les plus froids  
du 1<sup>er</sup> juillet 1959 au 31 décembre 1961

Stations	jours très chauds $t \geq 35^{\circ}\text{C}$	jours chauds $t \geq 30^{\circ}\text{C}$	jours froids $t \leq 0^{\circ}\text{C}$	jours très froids $t \leq -5^{\circ}\text{C}$
Banyuls	10	105	11	0
La Massane	0	9	115	15

Enfin l'amplitude annuelle des variations de température est plus grande à la Massane ( $44,1^{\circ}\text{C}$ ) que dans les stations du littoral ( $43,0^{\circ}\text{C}$  à Paulilles et seulement  $36,8^{\circ}\text{C}$  à Port-Vendres). Les variations journalières sont aussi plus importantes à la Massane :  $13,44^{\circ}\text{C}$  contre  $12,03^{\circ}\text{C}$  seulement à Banyuls. L'augmentation de l'amplitude des variations thermiques est surtout due à l'abaissement des minimums nocturnes et hivernaux.

#### Conclusion.

Le mésoclimat forestier de la Massane est caractérisé par une pluviosité et une hygrométrie assez élevées et une température moyenne annuelle inférieure de plus de  $4^{\circ}\text{C}$  à celle qui règne sur le littoral. Ces conditions permettent de comprendre pourquoi une hêtraie a pu subsister à quelques kilomètres seulement du rivage méditerranéen. Cependant le hêtre est ici à la limite de ses possibilités comme le montrent de nombreuses observations et en particulier la rareté des Lichens sur les troncs d'arbres, contrairement à ce que l'on observe dans d'autres hêtraies (CLAUZADE et RONDON, 1960). La forêt n'est « qu'un îlot humide au milieu d'un pays sec » (DES ABBAYES, 1932), et ceci seulement par temps calme. En effet la tramontane souffle fréquemment avec violence et a un effet desséchant marqué. Il faudrait des mesures précises effectuées avec un évaporomètre pour connaître le rôle exact du vent. Mais on peut estimer, en première approximation, que le tiers des précipitations est inutilisé en raison de l'évaporation et du ruissellement.

Ces conditions climatiques permettent cependant le maintien de la hêtraie, mais de justesse. On sait que, dans les Appennins, le hêtre supporte une température moyenne de  $7$  à  $12^{\circ}\text{C}$ , la moyenne du mois le plus chaud étant de  $21^{\circ}\text{C}$  et la pluviosité annuelle supérieure à  $1\ 000$  millimètres.

Calculons l'indice d'aridité selon GAUSSEN et l'indice pluviométrique selon EMBERGER en admettant que le tiers des précipitations est perdu par ruissellement.

L'indice de GAUSSEN est calculée à l'aide de la formule suivante :

$$I = \frac{P}{T + 10}$$

dans laquelle P est la pluviosité annuelle en mm et T la température moyenne annuelle ce qui donne à la Massane :

$$I = \frac{1\ 257}{11,36 + 10} \times \frac{2}{3} = 37$$

L'indice de EMBERGER est égal à

$$I = \frac{100 P}{(M + m) (M - m)}$$

où M est la moyenne des températures maximales du mois le plus chaud et m la moyenne des températures minimales du mois le plus froid. Nous avons à la Massane :

$$I = \frac{1\ 257 \times 100}{(23,61 + 0,96) (23,61 - 0,96)} \times \frac{2}{3} = 146$$

Un indice d'aridité supérieur ou égal à 40 correspond à la zone forestière; un indice pluviothermique compris entre 95 et 225 correspond au climat méditerranéen humide. Par son indice d'aridité le climat de la Massane est donc situé à la limite de ce qui peut permettre à une hêtraie de se maintenir.

### 3. — ETUDE DE QUELQUES MICROCLIMATS.

Les quelques données sur le climat de la Massane que nous venons d'énumérer ont été obtenues dans une station météorologique située en dehors du couvert des arbres. Elles représentent le le mésoclimat local, c'est-à-dire uniquement les conditions de température et d'hygrométrie auxquelles est soumise la strate arborescente. Les végétaux de la strate herbacée et les insectes sont soumis à des conditions climatiques très différentes qui correspondent aux nombreux microclimats que l'on peut distinguer en forêt.

En ce qui concerne les insectes xylophages deux types de microclimats sont à envisager.

— d'une part les microclimats qui règnent dans le bois et sous les écorces. Nous examinerons ces microclimats lors de l'étude des biocénoses qui se développent dans ces milieux. Les larves de tous les xylophages et les imagos de nombreuses espèces sont soumis à ces microclimats;

— d'autre part les microclimats qui existent à l'air libre et qui conditionnent la répartition et l'activité de nombreux Coléoptères à l'état imaginal. Ces microclimats sont évidemment très divers. Nous en avons étudié deux dans des types de stations bien caractérisées par leur faune.

1° Nous avons enregistré simultanément la température et l'hygrométrie sous l'abri météorologique et à l'air libre à un mètre du sol dans une petite clairière formée par l'effondrement de vieux hêtres. Les rayons du soleil n'atteignent que très rarement cette clairière et la lumière y est fortement tamisée par les feuilles. Les relevés effectués les 27, 28 et 29 juillet sont indiqués dans le tableau VII et la figure 7.

Ces relevés montrent que la température moyenne journalière dans la clairière est inférieure de près de 3° à celle qui a été mesurée sous l'abri météorologique. Par contre l'amplitude des variations thermiques est moindre; elle est de 5,6° seulement au lieu de 12° sous abri. Le minimum en forêt est inférieur de 1,1° à celui mesuré sous abri. En ce qui concerne l'hygrométrie la moyenne journalière ainsi que les maximums et les minimums sont plus élevés en forêt que sous abri.

De nombreuses autres stations sont analogues à celle-ci en ce qui concerne les conditions météorologiques. La faune de ce type de clairières de petites dimensions et ombragée est caractérisée par deux Cérambycides : *Morimus asper* et *Leptura aurulenta* et par

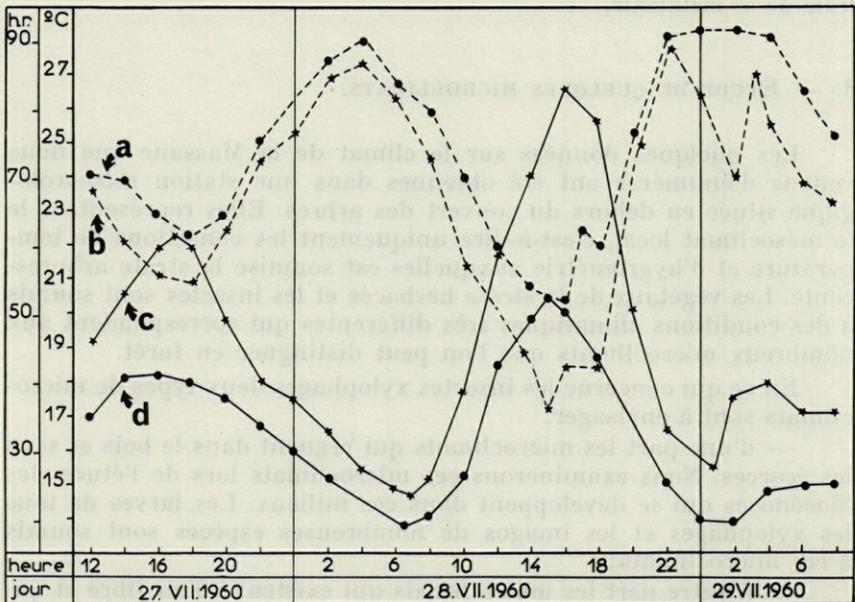


FIG. 7. — Températures et hygrométries enregistrées dans l'abri météorologique et dans une clairière peu ensoleillée. a : hygrométrie dans la clairière; b : hygrométrie sous abri; c : température sous abri; d : température dans la clairière.

TABLEAU VII

Température et hygrométrie sous l'abri météorologique et à l'air libre dans une clairière non ensoleillée

jours	27. VII. 1960				28. VII. 1960					29. VII. 1960			moyennes pour le 28. VII. 1960
	12 h	16 h	20 h	24 h	4 h	8 h	12 h	16 h	20 h	24 h	4 h	8 h	
température sous abri	19,1	21,9	19,7	17,5	15,5	15,2	21,5	26,5	20,1	15,8	18,0	17,1	19,10
température dans la clairière	16,9	18,2	17,5	15,9	14,5	14,1	18,5	20,0	16,9	13,9	14,8	15,1	16,31
hygrométrie sous abri	69 %	56 %	63 %	76 %	86 %	72 %	50 %	42 %	72 %	81 %	76 %	66 %	67,1 %
hygrométrie dans la clairière	71 %	65 %	65 %	82 %	90 %	80 %	59 %	52 %	76 %	93 %	92 %	76 %	75 %

un Scarabéide *Gnorimus octopunctatus*. *Morimus asper* est une espèce aptère et à élytres soudés qui se déplace lentement au sol ou sur les vieux arbres. *Leptura aurulenta* se prend au vol ainsi que *Gnorimus octopunctatus* qui n'est jamais floricole au contraire de l'espèce voisine *G. nobilis*, au moins à la Massane.

2° A proximité des Couloumates une clairière située en pleine exposition sud, au milieu d'un peuplement d'érables de Montpellier, de chênes pubescents et d'aubépines, présente un microclimat très particulier. La température y est plus élevée que la température mesurée sous abri et l'hygrométrie également comme le montrent les chiffres suivants du 27 juillet.

	12 h 30	16 h 30	18 h 30
température sous abri	19,1°	21,9°	20,0°
température dans la clairière	21,6°	25,7°	20,0°
hygrométrie sous abri	69 %	56 %	68 %
hygrométrie dans la clairière	73 %	68 %	75 %

C'est dans cette station et dans d'autres tout à fait semblables au point de vue microclimatique (microclimat chaud et humide) que se rencontre en particulier le Buprestide *Anthaxia midas* qui se développe à l'état larvaire dans l'érable et qui, à l'état imaginal, recherche les fleurs de Renoncules aux heures chaudes de la journée, entre 10 et 14 heures. Ces exigences relatives à l'humidité et à la température expliquent sans doute la répartition très sporadique de cette espèce à l'heure actuelle (cf. chapitre III).

CHAPITRE III

LES COLÉOPTÈRES DE LA FORÊT DE LA MASSANE  
APERÇU ÉCOLOGIQUE ET BIOGÉOGRAPHIQUE  
COMPARAISON AVEC D'AUTRES HÊTRAIES

L'inventaire faunistique que nous avons poursuivi pendant six années (DAJOZ, 1965) nous a permis de découvrir 1 256 espèces de Coléoptères dans la zone du hêtre massif des Albères, c'est-à-dire dans les forêts de la Massane et de Sorède. Nous pouvons répartir ces Insectes en trois catégories écologiques.

Les *espèces terricoles* qui vivent dans le sol et ses annexes, dans la litière de feuilles mortes, dans les mousses ou sous les pierres, et les *espèces aquatiques*. Cette catégorie comprend 503 espèces soit 40 % de la faune.

Les *espèces liées aux arbres* d'une façon directe (mangeurs de feuilles, corticoles, xylophages et leurs prédateurs) ou indirecte (mycétophages se développant aux dépens des champignons lignicoles) sont au nombre de 465 soit 37 % de la faune.

Les *espèces phytophages* qui subsistent aux dépend des végétaux herbacés sont au nombre de 288 soit 23 % de la faune.

1. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES DIVERSES CATÉGORIES ÉCOLOGIQUES DE COLÉOPTÈRES.

Le tableau VIII indique la répartition géographique des Coléoptères appartenant aux trois catégories écologiques que nous avons distingué ci-dessus.

Il existe 909 espèces qui ont une vaste répartition, c'est-à-dire qui occupent toute l'Europe ou même une aire plus vaste, soit 72 % de la faune. Si l'on examine dans le détail chaque catégorie on constate que 69 % seulement des espèces terricoles et aquatiques

ont une vaste répartition alors que 79 % des espèces liées aux arbres sont dans ce cas. *Ces dernières sont donc, en général, plus largement répandues que les espèces terricoles.*

L'étude des espèces endémiques confirme cette constatation. On trouve à la Massane 44 espèces terricoles (soit 8,7 %) qui sont localisées à la chaîne pyrénéenne. Parmi celles-ci 19 sont limitées aux Pyrénées-Orientales (soit 3,7 %) et 12 au massif des Albères (soit 2,4 %). Par contre il n'y a que 11 espèces liées aux arbres (soit 2,2 %) qui sont localisées à la chaîne pyrénéenne; parmi ces dernières une seule est limitée aux Pyrénées-Orientales (soit 0,2 %) et 6 sont endémiques du massif des Albères (soit 1,2 %).

TABLEAU VIII

aires géographiques catégories écologiques	aires géographiques						
	Espèces à vaste répartition	Espèces méditerranéennes	Espèces d'Europe centrale	Espèces d'Europe occidentale	Espèces pyrénéennes	Espèces des Pyrénées-orientales	Espèces endémiques des Albères
Terricoles et aquatiques 503 sp. (40 %)	348 sp. (69,1 %)	63 sp. (12,5 %)	25 sp. (4,9 %)	23 sp. (4,5 %)	13 sp. (2,5 %)	19 sp. (3,7 %)	12 sp. (2,4 %)
xylophages, saproxylophages, mycétophages et leurs prédateurs 465 sp. (37 %)	368 sp. (79,8 %)	63 sp. (13,5 %)	14 sp. (3,0 %)	9 sp. (1,9 %)	4 sp. (0,8 %)	1 sp. (0,2 %)	6 sp. (1,2 %)
phytophages 288 sp. (23 %)	193 sp. (67,0 %)	69 sp. (23,9 %)	4 sp. (1,3 %)	11 sp. (3,8 %)	3 sp. (1,0 %)	8 sp. (2,7 %)	0 sp. (0 %)
Total 1256 sp. (100 %)	909 sp. (72,3 %)	195 sp. (15,5 %)	43 sp. (3,4 %)	43 sp. (3,4 %)	20 sp. (1,5 %)	28 sp. (2,2 %)	18 sp. (1,4 %)

Nous pouvons préciser ces données en examinant la répartition des *Tenebrionidae* et des *Scarabaeoidea*. La famille des *Tenebrionidae* comprend des espèces terricoles et d'autres qui vivent dans le bois plus ou moins décomposé ou dans les champignons lignicoles. Les 21 espèces qui sont présentes à la Massane se répartissent ainsi :

- |   |   |
|---|---|
| { | espèces à vaste répartition : 11                    |
|   | dont : { espèces liées aux arbres : 11              |
|   | { espèces terricoles : 0                            |
|   | espèces localisées à la région méditerranéenne : 10 |
| { | dont : { espèces liées aux arbres : 3               |
|   | { espèces terricoles : 7                            |

Toutes les espèces de *Tenebrionidae* terricoles sont donc localisées à la région méditerranéenne. Par contre 11 espèces liées aux arbres sur les 14 recensées ont une vaste répartition.

La superfamille des *Scarabaeoidea* est représentée à la Massane par 70 espèces, les unes étant xylophages, les autres terricoles comme les *Tenebrionidae*. Elles se groupent ainsi :

{	espèces à vaste répartition : 57
	dont : { espèces liées aux arbres : 15
	{ espèces terricoles : 42
	espèces localisées à la région méditerranéenne ou à la chaîne pyrénéenne : 13
{	dont : { espèces liées aux arbres : 0
	{ espèces terricoles : 13

Comme chez les *Tenebrionidae* nous trouvons donc chez les *Scarabaeoidea* une localisation plus étroite des formes terricoles et une vaste répartition des formes liées aux arbres.

## 2. — COMPARAISONS AVEC D'AUTRES HÊTRAIES.

### *La forêt de Fontainebleau.*

Cette forêt est située dans l'Europe tempérée à 700 km au Nord de la Massane. Elle est bien connue en ce qui concerne sa faune de Coléoptères, riche de plus de 3 000 espèces. Nous avons calculé les coefficients d'affinité entre les faunes de Fontainebleau et de la Massane pour l'ensemble des Coléoptères et pour les *Tenebrionidae* et les *Scarabaeoidea*. Les résultats sont réunis dans le tableau IX.

TABLEAU IX

Comparaison des faunes de Coléoptères de la forêt de la Massane et de la forêt de Fontainebleau

groupes systématiques	catégories écologiques	nombre d'espèces			coefficient d'affinité
		à la Massane	à Fontainebleau	communes	
ensemble des Coléoptères	terricoles	503	1271	234	15 %
	xylophages	465	825	317	32 %
	phytophages	288	870	156	15 %
	total	1256	2966	707	20 %
<i>Tenebrionidae</i>	terricoles	8	7	0	0 %
	xylophages	13	28	10	31 %
	ensemble	21	35	10	21 %
<i>Scarabaeoidea</i>	terricoles	55	101	27	20 %
	xylophages	15	18	15	89 %
	ensemble	70	119	42	28 %

Pour l'ensemble des Coléoptères 707 espèces de la Massane se retrouvent à Fontainebleau (coefficient d'affinité de 20 %). Mais il n'y a que 234 terricoles sur 503 (coefficient d'affinité 15 %) alors que 317 xylophages sur 465 sont présents (coefficient d'affinité 32 %). Autrement dit 70 % des espèces xylophages de la Massane se retrouvent à Fontainebleau mais seulement 46 % des terricoles.

Aucune espèce de *Tenebrionidae* terricole de la Massane n'est représentée à Fontainebleau. Mais 10 espèces de xylophages sur 14 s'y retrouvent. Parmi les *Scarabaeoidea* les 15 espèces xylophages de la Massane existent à Fontainebleau mais seulement 27 espèces de terricoles sur 55.

*La forêt de la Sainte-Baume.*

La hêtraie relique de la Sainte-Baume est située à 1 000 m d'altitude dans le département du Var. Il existe environ 1 300 espèces de Coléoptères à la Sainte-Baume (d'après le travail de CAILLOL et nos propres récoltes). Le calcul des coefficients d'affinité avec la faune de la Massane a été effectué comme pour la forêt de Fontainebleau (tableau X). Les conclusions que l'on peut en tirer sont les mêmes, bien que ces deux forêts soient situées dans la région méditerranéenne. En particulier il n'y a que 2 *Tenebrionidae* terricoles de la Massane qui se retrouvent à la Sainte-Baume.

TABLEAU X

Comparaison des faunes de Coléoptères de la forêt de la Massane et de la forêt de la Sainte-Baume

groupes systématiques	catégories écologiques	nombre d'espèces			coefficient d'affinité
		à la Massane	à la Sainte-Baume	communes	
ensemble des Coléoptères	terricoles	503	443	140	17 %
	xylophages	465	505	213	28 %
	phytophages	288	336	102	21 %
<i>Tenebrionidae</i>	terricoles	8	7	2	14 %
	xylophages	13	14	10	62 %
	ensemble	21	21	12	40 %
<i>Scarabaeoidea</i>	terricoles	55	49	17	19 %
	xylophages	15	10	9	56 %
	ensemble	70	59	26	23 %

*La forêt de Vizzavone (Corse).*

Il s'agit d'une hêtraie mêlée de pins laricio qui est située entre 1 000 et 1 400 m au centre de la Corse. Un bref séjour nous a per-

mis d'y récolter 104 espèces de Coléoptères et de constater que les espèces xylophages sont souvent les mêmes que celles de la Massane, comme le montrent les chiffres suivants :

	espèces présentes à Vizzavone	espèces en commun avec la Massane	% du nombre d'espèces de Vizzavone présentes à la Massane
terricoles	29	7	21
xylophages	64	52	81
phytophages	11	5	45
total	104	64	61

En ce qui concerne les *Tenebrionidae* les 3 espèces terricoles de Vizzavone sont absentes à la Massane et sur les 8 espèces de xylophages rencontrées, sept existent à la Massane.

*La forêt du Mont Ossa (Grèce).*

Un bref séjour dans cette région nous a permis d'étendre les comparaisons faunistiques effectuées entre les hêtraies françaises.

Il s'agit d'une hêtraie qui s'étend depuis une altitude très faible pour la région méditerranéenne (200 m environ) et qui s'élève jusqu'à 1 500 m environ. Les Coléoptères que nous avons trouvé au mois de juillet se répartissent ainsi :

	espèces présentes au Mont Ossa	espèces en commun avec la Massane	% du nombre d'espèces du Mont Ossa présentes à la Massane
<b>1. Ensemble des Coléoptères</b>			
terricoles	26	2	8 %
xylophages	57	31	68 %
total	83	33	39 %
<b>2. Tenebrionidae seuls</b>			
terricoles	9	0	0 %
xylophages	5	4	80 %

*La hêtraie de Goč (Yougoslavie).*

Située en Yougoslavie à 200 km au sud de Belgrade cette forêt de hêtre est à 1 000 m d'altitude en moyenne. Nous y avons trouvé

les Coléoptères suivants au mois d'août :

	espèces présentes à Goc	espèces en commun avec la Massane	% du nombre d'espèces de Goc présentes à la Massane
1. Ensemble des Coléoptères			
terricoles	43	4	10 %
xylophages	41	20	50 %
total	84	24	28 %
2. Tenebrionidae seuls			
terricoles	4	0	0 %
xylophages	6	5	83 %

En conclusion les Coléoptères des hêtraies d'Europe se répartissent nettement en deux catégories. Les *formes terricoles* manifestent une certaine variabilité géographique et une nette tendance à la formation de races ou d'espèces plus ou moins localisées. Les *formes xylophages* liées aux arbres directement ou indirectement ont pour la plupart une aire de répartition vaste et elles ne sont que peu ou pas variables. On peut donc définir une faune caractéristique du hêtre dont tous les éléments se retrouveront dans l'aire de répartition de cet arbre, aussi bien dans les hêtraies de la région

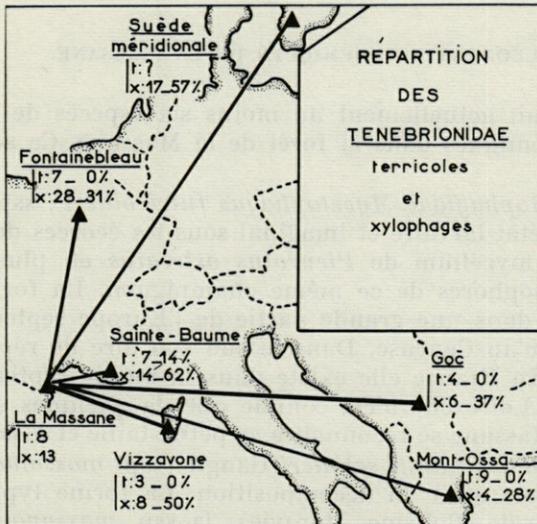


FIG. 8. — Répartition des Tenebrionidae xylophages et terricoles de diverses hêtraies (documents originaux sauf pour la Suède méridionale d'après PALM, 1959). Pour chaque localité on a indiqué le nombre d'espèces terricoles *t* et le nombre d'espèces xylophages *x*. Les pourcentages indiquent les coefficients d'affinité par rapport à la Massane.

méditerranéenne que dans celles de l'Europe centrale ou septentrionale. Si nous reprenons l'exemple des *Tenebrionidae* (fig. 8) nous trouvons par exemple 4 espèces constamment présentes dans les 6 hêtraies étudiées. Ce sont : *Diaperis boleti*, *Melasia culinaris*, *Hypophloeus unicolor* et *Boletophagus reticulatus*, qui toutes sont liées aux arbres. On peut donc définir une faune caractéristique de la hêtraie dont les éléments les plus communs seront mentionnés plus loin au paragraphe 5 (page 573).

Le bois mort constitue un milieu conservateur en raison de ses particularités microclimatiques (température et humidité, cf. chapitre IV). Ceci explique pourquoi les faunes des hêtraies présentent de telles affinités dans des régions très éloignées et à climats différents. L'existence d'un microclimat stable malgré les variations locales permet de comprendre la survivance dans une hêtraie méridionale comme la Massane d'espèces « reliques » dont l'aire de répartition aujourd'hui est essentiellement centrée sur l'Europe centrale tempérée. D'autres espèces appartenant à des lignées tyrrhéniennes qui se sont différenciées sur la Tyrrhénide au nummulitique persistent également à la Massane. Enfin l'isolement a permis la différenciation de quelques espèces endémiques. Ce sont ces divers aspects de la biogéographie de la Massane que nous allons maintenant envisager.

### 3. — LES COLÉOPTÈRES ENDÉMIQUES DE LA MASSANE.

On connaît actuellement au moins six espèces de Coléoptères qui sont endémiques dans la forêt de la Massane. Ce sont les suivantes (1).

Un *Mycetophagidae* *Mycetophagus fulvicollis* F. ssp. *massanae* Dajoz vit à l'état larvaire et imaginal sous les écorces de hêtres envahis pas le mycélium de *Pleurotus ostreatus* et, plus rarement, dans les carpophores de ce même champignon. La forme typique est répandue dans une grande partie de l'Europe septentrionale et centrale jusqu'au Caucase. Dans le sud son aire de répartition est fragmentée. En France elle existe dans la moitié septentrionale et au sud de la Loire elle n'est connue que de quelques stations. La forme de la Massane se reconnaît à sa petite taille et à sa coloration.

Un *Ptiliidae* *Ptilium schuleri* Ganglb. ssp. *massanae* Normand vit dans le bois mort en décomposition. La forme typique est de l'Europe centrale (Bohême, Moravie); la ssp. *massanae* très isolée géographiquement indique une extension ancienne plus impor-

(1) Le *Staphylinidae* *Bolitochara dajozii* Jarrige est une espèce mycétophile qui vit dans *Pleurotus ostreatus* et qui n'est connue jusqu'ici que de la Massane. Mais c'est peut-être une espèce méconnue que l'on retrouvera ailleurs et non une espèce endémique de la Massane.

tante de cette espèce. La répartition de *Ptilium schuleri* rappelle celle de *Ampedus quadrisignatus* (cf. ci-dessous).

Deux *Scydmaenidae* *Scydmorephes dobyi* Franz et *Cephennium albericum* Croissandeau sont fréquents dans le bois mort en décomposition; parfois aussi on les trouve dans le sol. Le *Pselaphidae* *Mayetia sphaerifera* Muls. et Rey et le *Staphylinidae* *Phloeocharis subclavata* Muls. et Rey sont endogés tous deux.

Il convient d'ajouter à cette liste un *Elateridae* des cavités d'arbres *Ludius ferrugineus* L. var *occitanus* Villers. cette variété se distingue de la forme typique par son pronotum de couleur noire. On la rencontre çà et là mélangée à la forme typique mais elle est toujours rare. A la Massane la variété *occitanus* est exclusive et prend la valeur d'une race locale.

#### 4. — LES COLÉOPTÈRES RELIQUES DE LA MASSANE.

Parmi les nombreuses espèces reliques plus ou moins rares et localisées nous citerons les suivantes.

Deux espèces à répartition tyrrhénienne sont remarquables. La première est le Buprestidae *Anthaxia midas* ssp. *oberthuri* Schaefer. qui vit à l'état larvaire dans divers érables (*Acer monspesulanum* et *Acer campestre*. Il ne subsiste plus que dans quelques stations du pourtour de la Méditerranée occidentale (fig. 9). La

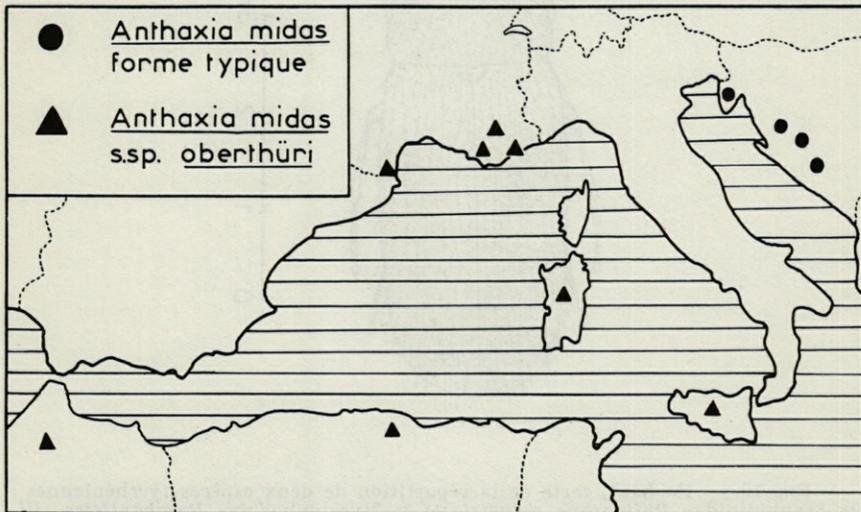


FIG. 9. — Répartition d'une espèce tyrrhénienne relique en voie de disparition : le Buprestidae *Anthaxia midas* Kiesw. et sa sous-espèce *oberthuri* Schaefer.

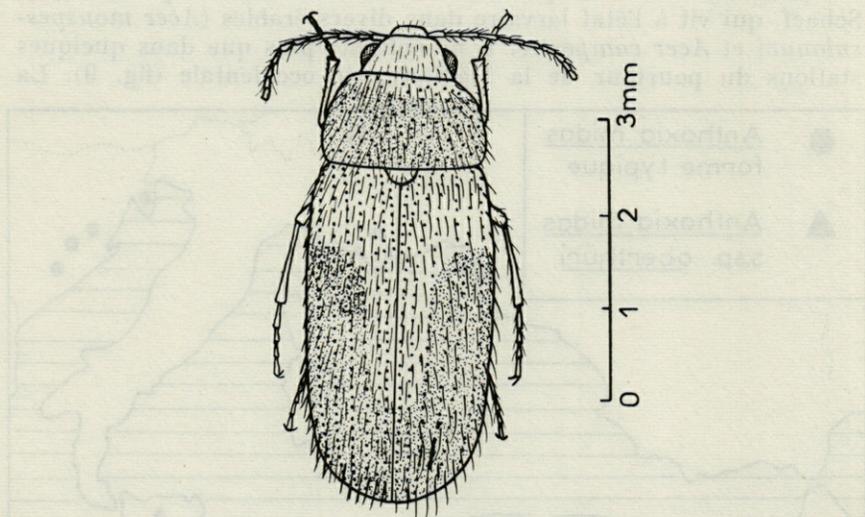
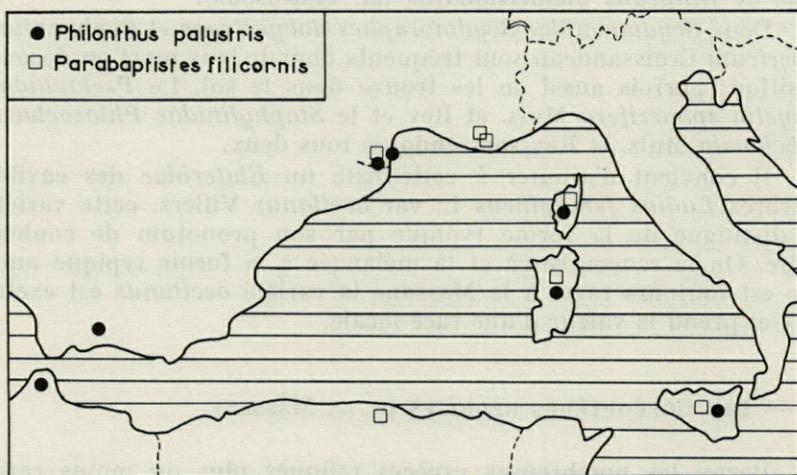


FIG. 10. — En haut, carte de la répartition de deux espèces tyrrhéniennes : le Staphylinidae *Philonthus palustris* et le Mycetophagidae *Parabaptistes filicornis*. En bas, morphologie de *P. filicornis*.

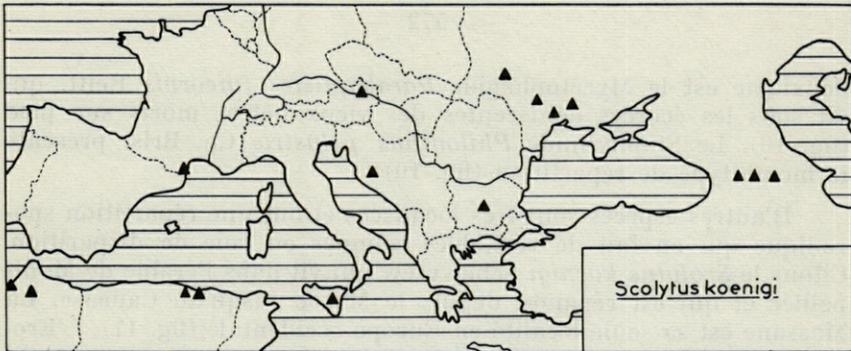


FIG. 11. — Répartition du Scolytidae *Scolytus koenigi* Schewyrew, espèce sporadique inféodée à l'érable de Montpellier.

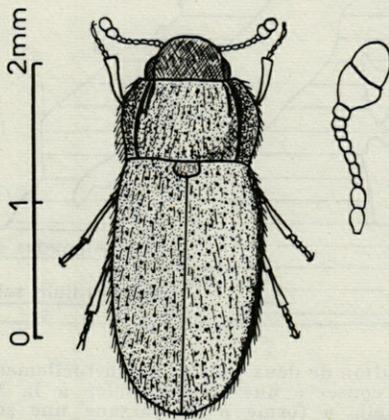
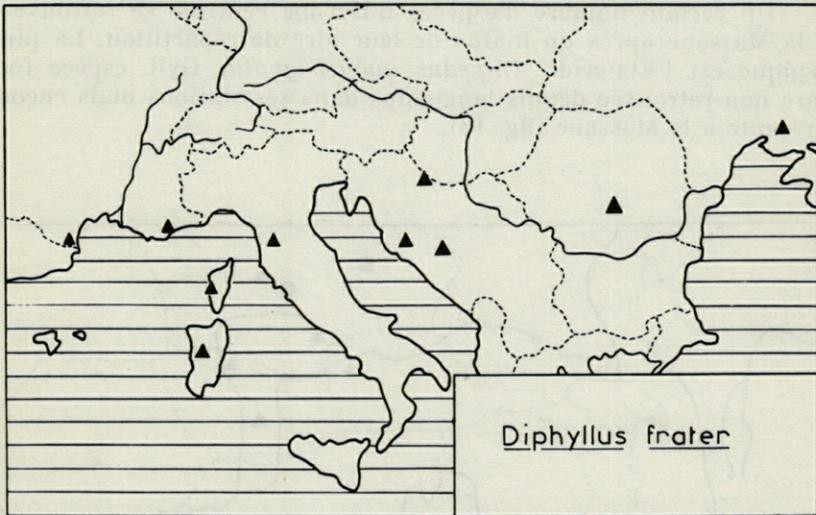


FIG. 12. — En haut, répartition de l'Erotlylidae *Diphyllus frater*, espèce sporadique qui s'étend depuis la Massane à l'ouest jusqu'à l'Ukraine à l'est (répartition discontinue de type ouest-est). En bas, morphologie de *D. frater*.

deuxième est le Mycétophagide *Parabaptistes filicornis* Reitt. qui vit sous les écorces déhiscentes des vieux hêtres morts sur pied (fig. 10). Le Staphylinide *Philonthus palustris* Ch. Bris. présente le même type de répartition (fig. 10).

D'autres espèces sont très localisées et ont une répartition sporadique qui en fait de véritables reliques en voie de disparition. Citons le *Scolytus koenigi* Schewyrew qui vit dans l'érable de Montpellier et qui est répandu depuis le Maroc jusqu'au Caucase. La Massane est sa seule localité en Europe occidentale (fig. 11). L'Erotylide *Diphyllus frater* Aubé a une répartition de type est-ouest qui va depuis la Massane à l'ouest jusqu'à l'Ukraine à l'est (fig. 12).

Un certain nombre d'espèces d'Europe centrale se retrouvent à la Massane après un hiatus de leur aire de répartition. La plus typique est l'Elateride *Ampedus quadrisignatus* Gyll. espèce fort rare non retrouvée depuis longtemps dans ses stations mais encore présente à la Massane (fig. 13).

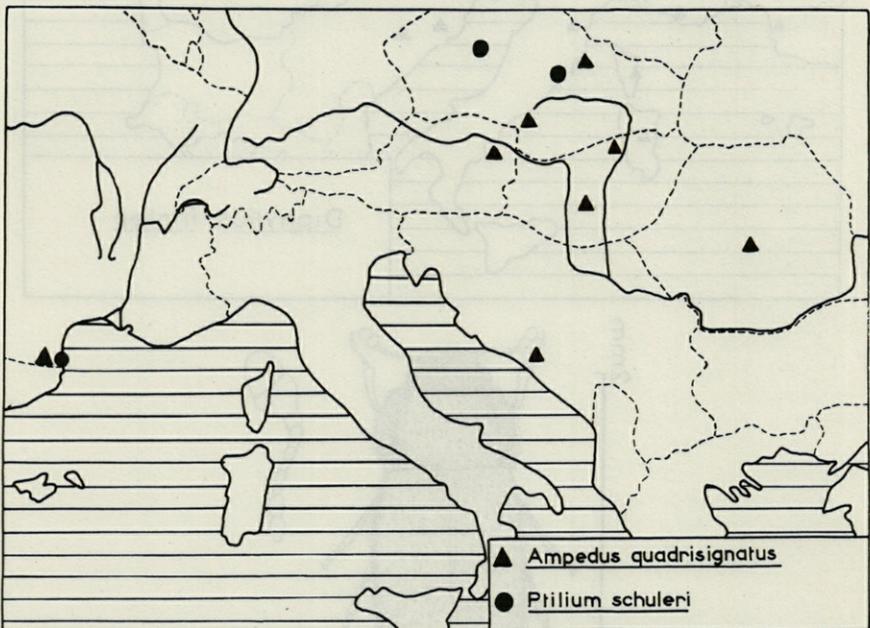


FIG. 13. — Répartition de deux Coléoptères actuellement localisés à l'Europe centrale mais ayant conservé une station isolée à la Massane. Le Ptiliidae *Ptilium schuleri* Ganglb. a formé à la Massane une sous-espèce endémique (ssp. *massanae* Normand).

Un exemple d'espèce à répartition nord sud est donné par le Lathridide *Aridius norvegicus* Strand connu de Norvège, d'Angleterre, d'Allemagne du nord et que nous avons retrouvé dans les Pyrénées-Orientales près d'Arles-sur-Tech et à la Massane.

5. — LES COLÉOPTÈRES DU CHÊNE ET DU HÊTRE.

Dans le hêtre et le chêne nous avons trouvé à la Massane soit à l'état larvaire, soit à l'état imaginal, les Coléoptères suivants :

— dans le hêtre : 188 espèces dont 126 xylophages ou saproxylophages et 62 prédatrices;

— dans le chêne : 150 espèces dont 103 xylophages ou saproxylophages et 47 prédatrices.

Il y a en tout 248 espèces de Coléoptères qui vivent dans ces deux arbres à la Massane, 90 espèces vivant dans les deux essences. La liste de ces espèces avec leurs principales caractéristiques est donnée dans le tableau X. Cette liste ne tient pas compte des espèces qui colonisent les complexes saproxyliques et de celles qui vivent dans les champignons lignicoles. Ces dernières seront étudiées dans les chapitres V et VI.

Les espèces les plus fréquentes qui ont été trouvées dans les relevés quantitatifs sont au nombre de 138 dont 114 dans le hêtre et 84 dans le chêne. Ce sont ces dernières dont les successions sont étudiées au chapitre IV. Les 114 autres espèces sont rares ou très rares et elles jouent un rôle négligeable. Les espèces très communes, dominantes, sont seulement au nombre de 23 dans le chêne et de 31 dans le hêtre. La plupart de ces dernières se retrouvent dans les diverses hêtraies étudiées. Elles constituent l'élément caractéristique des hêtraies d'Europe. Les principales sont les suivantes :

— xylophages et saproxylophages :

*Dorcus parallelipedus* L.

*Chrysobothris affinis* F.

*Ptilinus pectinicornis* L.

*Thymalus limbatus* F.

*Melasia culinaris* L.

*Pyrochroa coccinea* L.

*Dicerca berolinensis* Hbst.

*Xestobium plumbeum* Ill.

*Xestobium rufovillosum* Guér.

*Diplocoelus fagi* Guér.

*Hypophloeus unicolor* Pill.

— prédatrices :

*Platysoma compressum* Hbst.

*Melanotus crassicornis* Er.

*Tenebrioides fuscus* Goeze

*Placonotus testaceus* F.

*Ampedus corsicus* Reit.

*Stenagostus villosus* Fourcr.

*Uleiota planata* L.

D'autres espèces caractérisent les hêtraies méridionales et elles sont absentes de Fontainebleau. On les trouve à la Massane, en

Corse, à la Sainte-Baume, en Yougoslavie et en Grèce. Citons :

*Anthaxia hungarica* Scop.

*Helops coeruleus* L.

*Morimus asper* Sulz.

*Rosalia alpina* L.

La faune de l'Europe occidentale comprend des espèces très communes qui sont absentes ou très rares en Grèce et en Yougoslavie, comme *Pycnomerus terebrans* ou *Endophloeus marcowichianus*. Ce sont *Dechomus sulcicollis* et *Corticus diabolicus* qui remplacent respectivement ces deux espèces dans les Balkans.

Un certain nombre de Coléoptères sont inféodés au chêne comme les Cérambycides *Callimus abdominalis* Ol., *Pyrrhidium sanguineum* L. et *Phymatodes pusillus* F., le Buprestide *Anthaxia hungarica* Scop. et le Scolytide *Scolytus intricatus* Ratz. Par contre aucune espèce n'est strictement inféodée au hêtre, du moins parmi celles qui existent à la Massane, et toutes peuvent passer sur d'autres essences. Mais un certain nombre d'entre elles se développent de préférence dans le hêtre plutôt que dans les autres arbres. On peut citer parmi les espèces qui sont dans ce cas le Cérambycide *Rosalia alpina* L. dont l'aire de répartition se superpose à peu près à celle des hêtraies méridionales et subalpines. En France *R. alpina* existe dans les hêtraies de l'étage subalpin et dans les hêtraies méridionales de la Massane et de la Sainte-Baume. En Europe orientale elle suit le hêtre dans sa descente vers les basses altitudes. En Chalcidique elle abonde vers 200 m d'altitude et sur les pentes du Mont Ossa elle se rencontre à une altitude inférieure à 100 m. D'autres Cérambycides comme *Aegosoma scabricorne* Scop., *Leptura aurulenta* F. et *L. quadrifasciata* L. sont, eux aussi, presque exclusifs du hêtre. Il en est de même de *Helops coeruleus* L. et de *Platydema violacea* F. (*Tenebrionidae*), de *Anobium punctatum* Deg. et *Anobium costatum* Arago (*Anobiidae*), de *Chrysobothris affinis* F. (*Buprestidae*) et de *Lichenophanes varius* Ill. (*Bostrychidae*).

## 6. — LA FAUNE DES AUTRES ARBRES.

La faune des autres arbres de la forêt de la Massane est moins riche que celle du hêtre et du chêne et nous l'avons moins étudiée. Nous donnerons seulement ici quelques renseignements sur les espèces les plus remarquables.

L'érable de Montpellier est attaqué par le Scolytide *Scolytus koenigi* Schewyrew et par le Buprestide *Anthaxia midas* Kiesw. ssp. *oberthüri* Schaefer. Tous les deux vivent à l'état larvaire sous l'écorce aux dépens du liber. Les galeries abandonnées de *Scolytus koenigi* se voient en nombre sur les vieux érables dont l'écorce est tombée; mais les larves ne se rencontrent que sur les arbres dépérissants ou morts au maximum depuis deux ans dont l'écorce adhère encore assez fortement au tronc. La nymphose a lieu au début du mois de juin et les imagos apparaissent vers le 15 de ce mois. L'essaimage a lieu presque aussitôt; seuls les arbres bien ensoleillés, isolés ou situés en bordure de la clairière sont attaqués.

TABLEAU XI

Coléoptères du chêne et du hêtre dans la forêt de la Massane  
Comparaison avec la forêt de Fontainebleau et avec celle  
de la Sainte-Baume

Espèces	chêne	hêtre	bois	écorce	stades	régime alimentaire	Sainte-Baume	Fontainebleau
CARABIDAE : 4 espèces								
<i>Ocys harpaloides</i> Serv.	-	+	-	+	i, l	p	-	-
<i>Tachyta nana</i> Gyll.	+	+	-	+	i, l	p	-	+
<i>Dromius meridionalis</i> Dej.	-	+	-	+	i, l	p	+	+
<i>Lamprias cyanocephala</i> L.	-	+	-	+	i, l	p	+	-
STAPHYLINIDAE : 12 espèces								
<i>Xantholinus elianae</i> Jarrige	-	+	-	+	i	p	-	-
<i>Astenus anguinus</i> Baudi	+	-	-	+	i	p?	-	-
<i>Phloeonomus punctipennis</i> Tho.	+	+	-	+	i, l	p	+	-
<i>Othius myrmecophilus</i> Kiesw.	-	+	-	+	i, l	p?	+	-
<i>Phyllodrepa floralis</i> Payk.	+	+	-	+	i	?	+	+
<i>Euryusa sinuata</i> Er.	+	-	-	+	i	p	-	+
<i>Atheta crassicornis</i> F.	-	+	-	+	i	?	-	+
<i>Bolitochara lucida</i> Grav.	-	+	-	+	i	m	-	+
<i>Phloeopora corticalis</i> Grav.	+	+	-	+	i, l	p	-	+
<i>Microglossa pulla</i> Gyll.	+	-	-	+	i	p?	-	+
<i>Homoeusa acuminata</i> Märk.	+	+	-	+	i	p	+	+
<i>Aleochara spissicornis</i> Er.	+	-	-	+	i	?	-	+
SCYDMAENIDAE : 2 espèces								
<i>Stenichus godarti</i> Latr.	-	+	-	+	i	p?	-	+
<i>Stenichus collaris</i> Müll.	-	+	-	+	i	p?	+	+
PSELAPHIDAE : 2 espèces								
<i>Bibloporus mayeti</i> Guilib.	+	-	-	+	i	p	-	-
<i>Bryaxis sanguinea</i> Reichb.	+	-	-	+	i, l	p	-	-
HISTERIDAE : 7 espèces								
<i>Platysoma frontale</i> Payk	+	+	-	+	i, l	p	-	+
<i>Platysoma compressum</i> Hbst.	+	+	-	+	i, l	p	+	+
<i>Platysoma elongatum</i> O l.	+	+	-	+	i, l	p	+	-
<i>Paromalus flavicornis</i> Hbst.	+	+	-	+	i, l	p	+	+
<i>Plegaderus coesus</i> Hbst.	-	+	-	+	i, l	p	+	+
<i>Eubrachium pusillum</i> Rossi	+	+	-	+	i, l	p	-	-
<i>Abraeus globosus</i> Hoffm.	+	-	-	+	i, l	p	-	+
LEIODIDAE : 1 espèce								
<i>Agathidium nigrinum</i> Sturm	-	+	-	+	i	m	-	-
LUCANDAE : 4 espèces								
<i>Dorcus parallelipedus</i> L.	+	+	+	-	i, l	s	+	+
<i>Platycerus caraboides</i> L.	+	+	+	-	l	s	-	+
<i>Lucanus cervus</i> L.	+	+	+	-	l	s	+	+
<i>Aesalus scarabaeoides</i> Panz.	-	+	+	-	l, i	s	-	+
SCARABAEIDAE : 6 espèces								
<i>Valgus hemipterus</i> L.	+	+	+	-	l	s	+	+
<i>Osmoderma eremita</i> Scop.	-	+	+	-	l	s	+	+
<i>Gnorimus nobilis</i> L.	-	+	+	-	l	s	+	+
<i>Gnorimus octopunctatus</i> F.	-	+	+	-	l	s	+	-

légende : i : imago ; l : larve ; p : prédateur ; m : mycétophage ; x : xylophage ; s : saproxylophage ; ? : régime alimentaire inconnu ou douteux. Les espèces dont le nom est en italique existent, mais rarement, dans les relevés quantitatifs. Celles dont le nom est souligné sont fréquentes dans les relevés quantitatifs.

TABLEAU XI (suite)

Espèces	chêne	hêtre	bois	écorce	stades	régime alimentaire	Sainte-Baume	Fontainebleau
<i>Cetonia aurata</i> L.	+	+	+	-	1	s	+	+
<i>Potosia cuprea</i> F.	+	+	+	-	1	s	+	+
BUPRESTIDAE : 11 espèces								
<i>Acmaeodera pilosellae</i> Bon.	+	-	-	+	1	x	-	-
<i>Dicerca berolinensis</i> Hbst.	-	+	-	+	1	x	+	+
<i>Eurythyrea quercus</i> Hbst.	-	+	-	+	1	x	-	+
<i>Anthaxia hungarica</i> Scop.	+	-	-	+	1	x	+	-
<i>Anthaxia millefolii</i> Fab.	+	-	-	+	1	x	+	+
<i>Anthaxia salicis</i> F.	+	-	-	+	1	x	+	+
<i>Chrysobothris affinis</i> F.	-	+	-	+	1	x	+	+
<i>Coroebus florentinus</i> Hbst.	+	-	-	+	1	x	+	+
<i>Agrilus angustulus</i> Ill.	+	-	-	+	1	x	+	+
<i>Agrilus viridis</i> L.	+	+	-	+	1	x	+	+
<i>Agrilus grandiceps</i> Kiesw.	+	-	-	+	1	x	-	+
ELATERIDAE : 19 espèces								
<i>Lacon punctatus</i> Hbst.	+	-	-	+	1	p	+	-
<i>Lacon quercus</i> Hbst.	+	-	+	+	1	p	-	+
<i>Ampedus quadrisignatus</i> Gyll.	+	-	+	-	i,1	p	-	-
<i>Ampedus rufipennis</i> Steph.	-	+	+	-	1	p	+	+
<i>Ampedus praeustus</i> F.	+	+	+	-	i,1	p	+	+
<i>Ampedus cinnabarinus</i> Each.	-	+	+	-	i,1	p	+	+
<i>Ampedus sanguinolentus</i> Schr.	+	-	+	-	i,1	p	+	+
<i>Ampedus nigerrimus</i> Lac.	+	+	+	-	i,1	p	+	+
<i>Ampedus corsicus</i> Reit.	-	+	+	-	i,1	p	+	+
<i>Ampedus pomorum</i> Hbst.	-	+	+	-	i,1	p	+	+
<i>Ampedus elongatus</i> F.	-	+	+	-	i,1	p	+	+
<i>Ischnodes sanguinicollis</i> Panz.	-	+	+	-	i,1	p	+	+
<i>Megapenthes lugens</i> Redt.	-	+	+	-	i,1	p	+	+
<i>Cardiophorus nigerrimus</i> Er.	+	-	+	-	1	p	-	+
<i>Melanotus crassicollis</i> Er.	+	+	+	+	1	p	+	+
<i>Melanotus tenebrosus</i> Er.	+	+	+	+	1	p	+	+
<i>Idolus picipennis</i> Bach.	-	+	-	+	1	p	+	+
<i>Stenagostus villosus</i> Fourc.	+	+	+	+	1	p	+	+
<i>Ludius ferrugineus</i> L.	-	+	+	-	1	p	+	+
EUCNEMIDAE : 4 espèces								
<i>Melasis buprestoides</i> L.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Isorrhhipis pelasoides</i> Lap.	-	+	+	-	1	x	-	+
<i>Eucnemis capucina</i> Ahr.	+	-	+	-	1	x	+	+
<i>Farsus dubius</i> Pill.	-	+	+	-	1	x	-	-
THROSCIDAE : 1 espèce								
<i>Throscus dermestoides</i> L.	+	+	+	-	i,1	x?	-	-
LYCIDAE : 1 espèce								
<i>Lygistopterus sanguineus</i> L.	+	+	-	+	1	p	+	+
DERMESTIDAE : 2 espèces								
<i>Ctesias serra</i> F.	+	+	-	+	i,1	p?	-	+
<i>Trinodes hirtus</i> L.	+	+	-	+	i,1	?	-	+

TABLEAU XI (suite)

Espèces	chêne	hêtre	bois	écorce	stades	régime alimentaire	Sainte-Baume	Fontainebleau
<b>BOSTRYCHIDAE : 3 espèces</b>								
<i>Bostrychus capucinus</i> L.	+	-	+	-	1	x	-	+
<i>Lichenophanes varius</i> III.	-	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Xylonites praeustus</i> Germ.	+	-	+	+	i,1	x	+	-
<b>ANOBIIDAE : 21 espèces</b>								
<i>Hedobia imperialis</i> L.	-	+	+	-	i,1	x	-	+
<i>Heobia pubescens</i> F.	-	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Grynobius planus</i> F.	-	+	+	-	i,1	x	-	+
<i>Dryophilus pusillus</i> Gyll.	+	-	+	-	i,1	x	-	+
<i>Dryophilus longicollis</i> Muls.	-	+	+	-	i,1	x	-	+
<i>Ochina latreillei</i> Bon.	+	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Xestobium rufovillosum</i> Deg.	-	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Xestobium plumbeum</i> III.	-	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Oligomerus brunneus</i> Ol.	-	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Anobium punctatum</i> Deg.	-	+	+	-	i,1	x	-	+
<i>Anobium inexpectatum</i> Lohse.	-	+	+	-	i,1	x	-	-
<i>Anobium nitidum</i> Hbst.	+	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Anobium fulvicorne</i> Sturm.	-	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Anobium costatum</i> Arago	-	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Anobium denticolle</i> Panz.	+	+	+	-	i,1	x	-	-
<i>Gastrallus laevigatus</i> Ol.	+	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Ptilinus pectinicornis</i> L.	-	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Xyletinus ater</i> Panz.	+	-	+	-	i,1	x	-	+
<i>Lasioderma bulalus</i> Fairm.	+	-	+	-	i,1	x	+	-
<i>Mesocoelopus collaris</i> Muls.	-	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Dorcatoma setosella</i> Muls.	-	+	+	-	i	x	-	+
<b>LYCTIDAE : 1 espèce</b>								
<i>Lyctus brunneus</i> Goeze	+	+	+	-	i,1	x	-	+
<b>CLERIDAE : 7 espèces</b>								
<i>Denope albofasciatus</i> Charp.	+	-	-	-	1	p	+	-
<i>Tillus elongatus</i> L.	-	+	-	+	1	p	+	+
<i>Tillus unifasciatus</i> F.	-	+	-	+	i,1	p	-	+
<i>Opilo mollis</i> L.	-	+	-	+	1	p	-	+
<i>Opilo pallidus</i> Ol.	-	+	-	+	1	p	+	+
<i>Thanasimus rufipes</i> Brahm	+	+	-	+	1	p	+	+
<i>Pseudoclerops mutillarius</i> F.	+	+	-	+	1	p	+	+
<b>OSTOMATIDAE : 3 espèces</b>								
<i>Nemosoma elongatum</i> L.	-	+	+	+	i,1	p	-	+
<i>Tenebrioides fuscus</i> Goeze	+	+	-	+	in	p	+	+
<i>Thymalus limbatus</i> F.	+	+	-	+	i,1	p	+	+
<b>NITIDULIDAE : 1 espèce</b>								
<i>Epuraea melina</i> Er.	+	-	-	+	i	?	-	+
<b>RHIZOPHAGIDAE : 1 espèce</b>								
<i>Rhizophagus nitidulus</i> F.	+	+	-	+	i,1	p	+	+
<b>DASYTIDAE : 1 espèce</b>								
<i>Dasytes coeruleus</i> Deg.	-	+	+	-	1	p	+	+

TABLEAU XI (suite)

Espèces	chêne	hêtre	bois	écorce	stades	régime alimentaire	Sainte-Baume	Fontainebleau
CUCUJIDAE : 7 espèces								
<i>Uleiota planata</i> L.	+	+	-	+	i, l	p	+	+
<i>Lathropus sepicola</i> Müll.	-	+	-	+	i	?	-	+
<i>Laemophloeus monilis</i> F.	+	+	-	+	i, l	p	+	+
<i>Cryptolestes fractipennis</i> Motsch.	-	+	-	+	i, l	p	+	-
<i>Cryptolestes spartii</i> Curtis	-	+	-	+	i, l	p	+	+
<i>Notolaemus bimaculatus</i> Payk.	-	+	-	+	i	p	-	+
<i>Placonotus testaceus</i> F.	+	-	-	+	i, l	p	+	+
SILVANIDAE : 2 espèces								
<i>Silvanus unidentatus</i> F.	+	+	-	+	i, l	p	-	+
<i>Silvanus bidentatus</i> F.	+	+	-	+	i, l	p	-	+
CRYPTOPHAGIDAE : 4 espèces								
<i>Cryptophagus immixtus</i> Rey	+	+	-	+	i	m	-	+
<i>Cryptophagus scanicus</i> L.	+	+	-	+	i	m	+	+
<i>Cryptophagus badius</i> Sturm.	-	+	-	+	i	m	+	+
<i>Cryptophagus vini</i> Panz.	-	+	-	+	i	m	+	+
EROTYLIDAE : 2 espèces								
<i>Diphyllus frater</i> Aubé	-	+	-	+	i, l	m	-	-
<i>Diplocoelus fagi</i> Guérin	+	+	-	+	i, l	m?	+	+
CISIIDAE : 1 espèce								
<i>Xylographus bostrychoides</i> Duf.	+	-	-	-	i	m?	-	+
CORYLOPHIDAE : 1 espèce								
<i>Arthrolips aequalis</i> Woll.	-	+	-	-	i	?	-	-
ENDOMYCHIDAE : 3 espèces								
<i>Mycetaea hirta</i> Marsh.	+	+	-	+	i, l	m	+	+
<i>Microchondrus gibberosus</i> Luc.	+	+	-	+	i, l	m	+	+
<i>Liesthes seminigra</i> Gyll.	-	+	+	-	i	p	-	+
LATHRIDIIDAE : 14 espèces								
<i>Aridius nodifer</i> Westw.	+	+	+	+	i, l	m	+	+
<i>Aridius norvegicus</i> Strand	+	-	-	+	i	m	-	-
<i>Enicmus brevicornis</i> Mannh.	-	+	-	+	i	m	+	+
<i>Enicmus rugosus</i> Hbst.	+	-	-	+	i	m	+	+
<i>Enicmus testaceus</i> Steph.	+	-	-	+	i	m	+	+
<i>Conithassa minuta</i> L.	+	+	-	+	i	m	+	+
<i>Cartodere elongata</i> Curt.	-	+	-	+	i	m	+	+
<i>Cartodere elegans</i> Aubé	-	+	-	+	i	m	+	+
<i>Corticaria pubescens</i> Gyll.	+	-	-	+	i	m	+	+
<i>Corticaria sylvicola</i> Ch. Bris.	+	-	-	+	i	m	-	-
<i>Corticaria obscura</i> Ch. Bris.	+	+	-	+	i	m	+	+
<i>Corticarina gibbosa</i> Hbst.	+	+	-	+	i	m	+	+
<i>Corticarina fuscata</i> Gyll.	+	+	-	+	i	m	+	+
<i>Corticarina similata</i> Gyll.	+	+	-	+	i	m	+	+
COLYDIIDAE : 13 espèces								
<i>Pycnomerus terebrans</i> Ol.	+	+	+	+	i, l	p	-	+
<i>Endophloeus marcowichianus</i> Piller	+	+	-	+	i, l	p	+	+

TABLEAU XI (suite)

Espèces	chêne	hêtre	bois	écorce	stades	régime alimentaire	Sainte-Baume	Fontainebleau
<i>Synchita angularis</i> Ab.	+	+	-	+	i, l	p	+	+
<i>Cicones pictus</i> Er.	-	+	-	+	i	p	+	-
<i>Colobicus marginatus</i> Latr.	+	-	-	+	i	p	-	+
<i>Ditoma crenata</i> F.	+	+	-	+	i, l	p	+	+
<i>Teredus cylindricus</i> Ol.	+	+	+	-	i, l	p	-	+
<i>Bothrideres interstitialis</i> Heyd.	-	+	+	-	i, l	p	-	-
<i>Ogmoderes angusticollis</i> Ch. Bris.	+	+	+	-	i, l	p	-	-
<i>Cerylon histeroïdes</i> L.	+	+	+	+	i, l	p	+	+
<i>Cerylon fagi</i> Ch. Bris.	+	+	+	+	i, l	p	+	+
<i>Cerylon ferrugineum</i> Steph.	+	+	-	+	i, l	p	+	+
MYCETOPHAGIDAE : 6 espèces								
<i>Litargus connexus</i> F.	+	+	-	+	i, l	p?	+	+
<i>Mycetophagus fulvicollis masssanae</i> Dajoz	-	+	-	+	i	m	-	-
<i>Mycetophagus quadripustulatus</i> L.	-	+	-	+	i	m	+	+
<i>Mycetophagus multipunctatus</i> F.	-	+	-	+	i	m	+	+
<i>Parabaptistes filicornis</i> Reitt.	-	+	-	+	i, l	m?	-	-
<i>Typhaea stercorea</i> L.	+	+	-	+	i	m	+	+
TENEBRIONIDAE : 9 espèces								
<i>Platydema violacea</i> F.	-	+	-	+	i, l	m?	+	-
<i>Pentaphyllus testaceus</i> Hellw.	+	-	-	+	i	m?	+	+
<i>Palorus depressus</i> F.	+	+	+	+	i	m?	+	+
<i>Melasia culinaria</i> L.	+	+	+	-	i, l	s	+	+
<i>Hypophloeus unicolor</i> Pill.	+	+	+	+	i, l	s?	+	+
<i>Hypophloeus bicolor</i> Ol.	+	+	-	+	i, l	s?	-	+
<i>Hypophloeus fasciatus</i> F.	+	+	-	+	i, l	s?	-	+
<i>Helops coeruleus</i> L.	+	+	-	+	i, l	s	+	-
<i>Stenohelops pyrenaicus</i> Muls.	+	+	-	+	i	s?	-	-
ALLECULIDAE : 5 espèces								
<i>Pseudocistella ceramboïdes</i> L.	+	-	+	-	l	s	+	+
<i>Allecula morio</i> F.	+	+	+	-	l	s	+	+
<i>Prionychus ater</i> F.	-	+	+	-	l	s	+	+
<i>Hymenalia rufipes</i> F.	+	+	+	-	l	s	-	+
<i>Mycetochara axillaris</i> Payk.	-	+	+	-	l	s	-	-
SALPINGIDAE : 5 espèces								
<i>Lissodema quadripustulatum</i> Marsh.	+	+	-	+	i, l	p	+	+
<i>Vincenzellus viridipennis</i> Latr.	-	+	-	+	i	p	-	+
<i>Rhinosimus aeneus</i> Ol.	+	-	-	+	i, l	p	+	+
<i>Rhinosimus ruficollis</i> L.	+	-	-	+	i, l	p	-	+
<i>Rhinosimus planirostris</i> F.	+	+	-	+	i	p	+	+
PYROCHROIDAE : 1 espèce								
<i>Pyrochroa coccinea</i> L.	+	+	-	+	l	s	+	+
MELANDRYIDAE : 7 espèces								
<i>Orchestra micans</i> Panz.	+	+	+	-	l	s	+	+
<i>Abdera quadrifasciata</i> Curt.	+	+	+	-	l	s	-	+
<i>Phloeotrya vaudoueri</i> Muls.	-	+	+	-	l, i	s	-	+
<i>Marolia variegata</i> Bosc.	+	+	+	-	i, l	s	+	+
<i>Melandrya caraboides</i> L.	-	+	+	-	i, l	s	+	+
<i>Conopalpus testaceus</i> Ol.	-	+	+	-	i, l	s	+	+
<i>Osphyia bipunctata</i> Ill.	-	+	+	-	l	s?	-	-

TABLEAU XI (suite)

Espèces	chêne	hêtre	bois	écorce	stades	régime alimentaire	Sainte-Baume	Fontainebleau
MORDELLIDAE : 2 espèces								
<i>Tomoxia bipunctata</i> Gyll.	-	+	+	-	1	s	+	+
<i>Mordella</i> sp.	-	+	+	-	1	s	+	+
CERAMBYCIDAE : 39 espèces								
<i>Prionus coriarius</i> L.	+	+	+	-	1	x	+	+
<i>Aegosoma scabricorne</i> Scop.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Rhagium sycophanta</i> Schr.	+	-	+	-	1	x	+	+
<i>Rhagium mordax</i> Deg.	+	+	+	+	1	x	+	+
<i>Rhagium bifasciatum</i> F.	+	+	+	+	1	x	+	+
<i>Rhamnusium bicolor</i> Schr.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Leptura aurulenta</i> F.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Leptura quadrifasciata</i> L.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Leptura scutellata</i> F.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Strangalia maculata</i> Poda	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Grammoptera ustulata</i> Schall.	+	+	+	-	1	x	+	+
<i>Grammoptera variegata</i> Germ.	+	+	+	-	1	x	+	+
<i>Grammoptera ruficornis</i> F.	+	+	+	+	1	x	+	+
<i>Necydalis ulmi</i> Chevr.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Callimus abdominalis</i> Ol.	+	-	+	+	1	x	+	+
<i>Callimus angulatus</i> Schr.	+	-	+	+	1	x	+	+
<i>Dilus fugax</i> Ol.	+	-	+	-	1	x	+	+
<i>Hesperophanes pallidus</i> Ol.	-	+	+	-	1	x	-	+
<i>Rhopalopus femoratus</i> Germ.	+	-	+	-	1	x	+	+
<i>Phymatodes rufipes</i> F.	+	-	+	+	1	x	+	+
<i>Phymatodes alni</i> L.	+	-	+	+	1	x	+	+
<i>Phymatodes pusillus</i> F.	+	-	-	+	1	x	+	+
<i>Pyrrhidium sanguineum</i> L.	+	-	-	+	1	s	+	+
<i>Rosalta alpina</i> L.	-	+	+	-	1	x	+	-
<i>Purpuricenus budensis</i> Goeze	+	-	+	-	1	x	-	-
<i>Cerambyx cerdo</i> L.	+	-	+	-	1	x	+	+
<i>Xylotrechus arvicola</i> Cl.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Clytus cinereus</i> Lap.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Clytus arietis</i> L.	+	+	+	-	1	x	+	+
<i>Clytus rhamni</i> Germ.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Clytus pilosus</i> Först.	+	-	+	-	1	x	+	+
<i>Anaglyptus mysticus</i> L.	+	+	+	-	1	x	+	-
<i>Parmena balteus</i> L.	-	+	+	-	1	x	+	+
<i>Morimus asper</i> Sulz.	+	+	+	-	1	x	+	-
<i>Liopus nebulosus</i> L.	+	-	+	-	1	x	+	+
<i>Pogonochaerus dentatus</i> F.	+	-	+	-	1	x	+	+
<i>Mesosa curculionides</i> L.	+	+	+	-	1	x	+	+
<i>Anaesthetis testacea</i> F.	+	-	+	-	1	x	-	+
<i>Tetrops praeusta</i> L.	+	-	+	-	1	x	+	+
ANTHRIBIIDAE : 5 espèces								
<i>Platyrhinus resinosis</i> Scop.	-	+	+	-	i,1	x	+	+
<i>Tropideres sepicola</i> F.	+	-	+	+	i,1	x	-	+
<i>Tropideres oxyacanthae</i> Ch. Bris.	-	+	+	+	i,1	x	+	+
<i>Anthrribus fasciatus</i> Först.	+	-	+	-	i,1	p	+	+

TABLEAU XI (suite)

Espèces	chêne	hêtre	bois	écorce	stades	régime alimentaire	Sainte-Baume	Fontainebleau
SCOLYTIDAE : 8 espèces								
<i>Scolytus intricatus</i> Ratz.	+	-	-	+	i,1	x	+	+
<i>Leperesinus fraxini</i> Panz.	-	+	-	+	i,1	x	+	+
<i>Dryocoetinus villosus</i> F.	+	+	-	+	i,1	x	+	+
<i>Xyleborus dryographus</i> Ratz.	+	+	-	+	i,1	x	+	+
<i>Xyleborus saxaseni</i> Ratz.	+	-	-	+	i,1	x	+	+
<i>Xyleborus monographus</i> F.	+	-	-	+	i,1	x	+	+
<i>Xyloterus domesticus</i> L.	+	-	-	+	i,1	x	-	-
<i>Taphroruchus bicolor</i> Hbst.	-	+	-	+	i,1	x	+	+
PLATYPODIDAE : 1 espèce								
<i>Platypus cylindrus</i> L.	+	+	+	+	i,1	x	+	+
CURCULIONIDAE : 1 espèce								
<i>Rhyncholus lignarius</i> Marsh.	-	+	-	+	i,1	x	+	+

L'aulne héberge deux Coléoptères remarquables. Le Rhizophagide *Rhizophagus aeneus* Richt. est une espèce d'Europe centrale et du Caucase qui vit sous les écorces faiblement ou non déhiscentes des aulnes récemment morts où elle fait la chasse aux larves d'Insectes, et en particulier à celles des Scolytides. Le Lucanide *Aesalus scarabaeoides* Panz. est une forme saproxylophage qui est également présente dans le hêtre mais plus rarement. Elle pullule à l'état larvaire et imaginal dans certains vieux troncs d'aulnes. C'est un insecte à répartition sporadique qui se trouve uniquement dans les grandes forêts. L'imago est nocturne et il vole le soir vers 21 heures; il est attiré par les lumières.

Le pin noir d'Autriche qui a été récemment introduit en quelques exemplaires dans la forêt de la Massane est attaqué par le Buprestide *Chalcophora mariana* L. ssp. *massiliensis* Vill. et par l'Anobide *Ernobius mollis* L., tous les deux inféodés au pin.

CHAPITRE IV

LE PEUPEMENT EN COLÉOPTÈRES DU HÊTRE ET DU CHÊNE  
LES SUCCESSIONS DE FAUNES

1. — LA DÉCOMPOSITION DU BOIS DANS LA NATURE.

*Résumé des travaux effectués.*

Les trois facteurs principaux responsables de la décomposition du bois dans la nature sont les Champignons, les Bactéries et les Insectes. A ces facteurs essentiels peuvent s'ajouter accessoirement des facteurs physiques (action de la lumière) ou chimiques (oxydations) toujours beaucoup moins importants. De nombreux auteurs ont étudié les modifications chimiques qui interviennent dans la décomposition biologique du bois (CAMPBELL, 1952).

On sait que le bois est une substance extrêmement complexe qui renferme surtout de la lignine, de la cellulose et des hémicelluloses, ainsi que des sucres simples, des polysaccharides, de l'amidon, des gommés, des protéines, etc... Des Champignons saprophytes appartenant aux genres *Mucor*, *Penicillium* et *Aspergillus* décomposent les sucres simples et l'amidon et parfois certaines hémicelluloses. Mais les destructeurs les plus importants du bois sont des Basidiomycètes et certains Ascomycètes. Les Champignons qui attaquent le bois sont pourvus d'un équipement enzymatique qui leur permet de décomposer soit la cellulose, soit la lignine, soit les deux à la fois. Ainsi *Polyporus sulfureus* renferme seulement une cellulase; *Coriolus versicolor* et *Fomes fomentarius* possèdent une cellulase et une ligninase. Par attaque enzymatique suivie de l'oxydation des produits d'hydrolyse *Coriolus versicolor* peut faire perdre 99 % de son poids au bois de hêtre. *Armillaria mellea*, *Pleurotus ostreatus* et *Stereum hirsutum* attaquent d'abord la cellulose et les pentosanes, puis ensuite la lignine (CAMPBELL, 1939-1932).

A la Massane et à Fontainebleau toutes les espèces de champignons que nous venons de citer sont communes sur le hêtre qui est un des arbres les plus sensibles aux attaques fongiques (HEIM, 1957). Les arbres sont attaqués soit lorsqu'ils sont encore vivants, soit lorsqu'ils sont plus ou moins blessés, par exemple lorsqu'une branche a été cassée par le vent. Le mycélium et les rhizomorphes de l'*Armillaria mellea* s'installent alors en commençant par la région sous corticale. Sur les écorces l'Ascomycète *Daldinia concentrica* est parfois abondant; un autre Ascomy-

cète, *Nummularia bulliardi*, forme des croûtes noires sous les écorces qu'il soulève. En même temps l'amadouvier *Fomes fomentarius* apparaît ainsi que *Pleurotus ostreatus*, ce dernier souvent très abondant. Ces deux champignons donnent un aspect caractéristique aux vieux hêtres dépérissants ou morts aussi bien à la Massane qu'à Fontainebleau et que dans toutes les hêtraies que nous avons pu voir. Ensuite apparaissent de rares *Polyporus sulfureus*, puis d'autres Polyporacées plus fréquentes comme *Polystictus versicolor* (= *Coriolus versicolor*), *Trametes gibbosa* et *Daedalea quercina*. Enfin sur le bois tout à fait décomposé les Clavaires et les Myxomycètes des genres *Fuligo* et *Reticularia* se développent.

Dans tous les cas l'attaque fongique ne peut se faire que si le bois renferme au moins 20 % d'eau (CAMPBELL, 1952). Ceci est confirmé par ce que nous avons pu observer. Le bois de certains hêtres et chênes se dessèche et ne pourrit pas; il est intact de toute attaque fongique. La décomposition se fait alors uniquement sous l'action de rares Insectes et elle est fort lente. Nos mesures ont montré que ce type d'arbre mort peut renfermer moins de 10 % d'eau (cf., p. 595).

Le chêne est beaucoup moins sensible aux attaques fongiques. L'amadouvier et *Pleurotus ostreatus* ne s'y rencontrent presque jamais. La décomposition du bois est donc moins rapide que dans le cas du hêtre. Elle se fait en particulier sous l'action de *Polyporus sulfureus* qui se développe sur les arbres malades ou morts récemment. Puis à un stade plus avancé apparaissent des Polyporacées comme *Daedalea quercina*, *Coriolus versicolor* et *Stereum hirsutum*.

Les champignons sont essentiellement responsables des modifications chimiques qui se produisent dans le bois en décomposition. Les modifications physiques, c'est-à-dire la fragmentation mécanique du bois est due surtout aux Insectes.

PAWLOWSKY (1961) a distingué, en ce qui concerne les propriétés physiques du bois quatre stades. 1) Dans une première étape le bois et l'écorce conservent leur dureté; le bois ne peut encore être attaqué que par un outil métallique. L'écorce se détache parfois en grands lambeaux. 2) Puis le bois commence à pourrir, il devient plus fragile et de teinte grisâtre ou jaunâtre; l'écorce tombe fréquemment. A partir de ce stade le bois peut être attaqué avec l'ongle. 3) La décomposition se poursuit. Le bois prend la consistance du liège et une couleur brune. 4) Le bois perd sa forme propre en devenant encore plus friable; sa consistance est fibreuse et spongieuse. Il y a alors une teneur maximale en eau et celle-ci apparaît souvent par simple pression du doigt.

Ce dernier stade correspond à la formation d'un complexe saproxylique suivant la définition de SILVESTRI (cf., p. 547). Les processus d'humification incorporeront peu à peu au sol ces complexes saproxyliques.

### *Analyses du bois de hêtre en décomposition*

Nous avons essayé de définir à l'aide de quelques caractéristiques chimiques les divers stades que l'on peut distinguer lors

de la décomposition du bois mort de hêtre quand on en étudie la faune.

L'analyse et le dosage des divers constituants du bois nécessitent le recours à des méthodes complexes que nous ne pouvions songer à employer. Nous avons donc simplement procédé à une analyse sommaire afin d'essayer de caractériser les stades de décomposition du bois de hêtre au point de vue chimique. La méthode employée, imitée de celle qui est indiquée par WISE et JAHN (1952) est la suivante :

— la teneur en eau a été déterminée par dessiccation du bois réduit en petits fragments, à l'étuve à 105 degrés pendant six heures;

— Le bois sec est ensuite placé dans un extracteur muni d'un réfrigérant à reflux et traité par divers solvants : l'alcool absolu à l'ébullition pendant une heure; l'eau distillée à l'ébullition pendant une heure;

— Un autre échantillon de bois desséché est traité pendant une heure par une solution de soude à 1 % à l'ébullition.

Dans le cas du bois non encore attaqué par les Bactéries, les Champignons et les Insectes, le traitement par l'alcool absolu élimine les tanins, les graisses et les acides gras, les stérols et les hydrocarbures non volatils. L'eau bouillante dissout les sels minéraux, les sucres simples et les polysaccharides, les gommés et les mucilages, l'amidon et la pectine. L'action de la soude provoque une dégradation des hémicelluloses et de la lignine. Ce test de solubilité, s'il n'a pas une grande signification au point de vue chimique, est un bon indicateur de l'état de décomposition du bois. En effet la solubilité dans les alcalis augmente en même temps que l'état de décomposition du bois.

D'autres analyses ont été effectuées sur des complexes saproxyliques, sur du terreau de cavités d'arbres et sur des déjections de deux espèces de grande taille faciles à identifier à l'état larvaire : *Osmoderma eremita* et *Leptura aurulenta*. Pour tous ces tests nous avons utilisé environ deux grammes de substance desséchée et 100 cc de solvant. Chaque analyse a été répétée sur des séries de dix échantillons et le graphique de la figure 14 indique la valeur moyenne et les valeurs extrêmes pour chacune de ces séries. Chaque échantillon de bois récolté a été caractérisé en outre par la faune qui s'y trouvait ce qui a permis de le rattacher à un des stades qui seront définis ci-après dans ce chapitre.

NORMAN (1936) a montré, dans le cas du bois de chêne (*Quercus sp.*) attaqué par les larves d'un *Anobiidae* du genre *Xestobium* que le bois attaqué ainsi que les déjections des insectes renferment une plus grande quantité de produits hydrosolubles et solubles dans la soude que le bois sain non attaqué. Ses chiffres sont les suivants.

	bois sain	bois attaqué	déjections des larves
soluble dans l'eau			
chaude	18,1 %	24,3 %	19 %
soluble dans la soude	42,3 %	59,8 %	63,7 %
cellulose	47,2 %	32,1 %	30,2 %
lignine	27,8 %	36,8 %	40,3 %

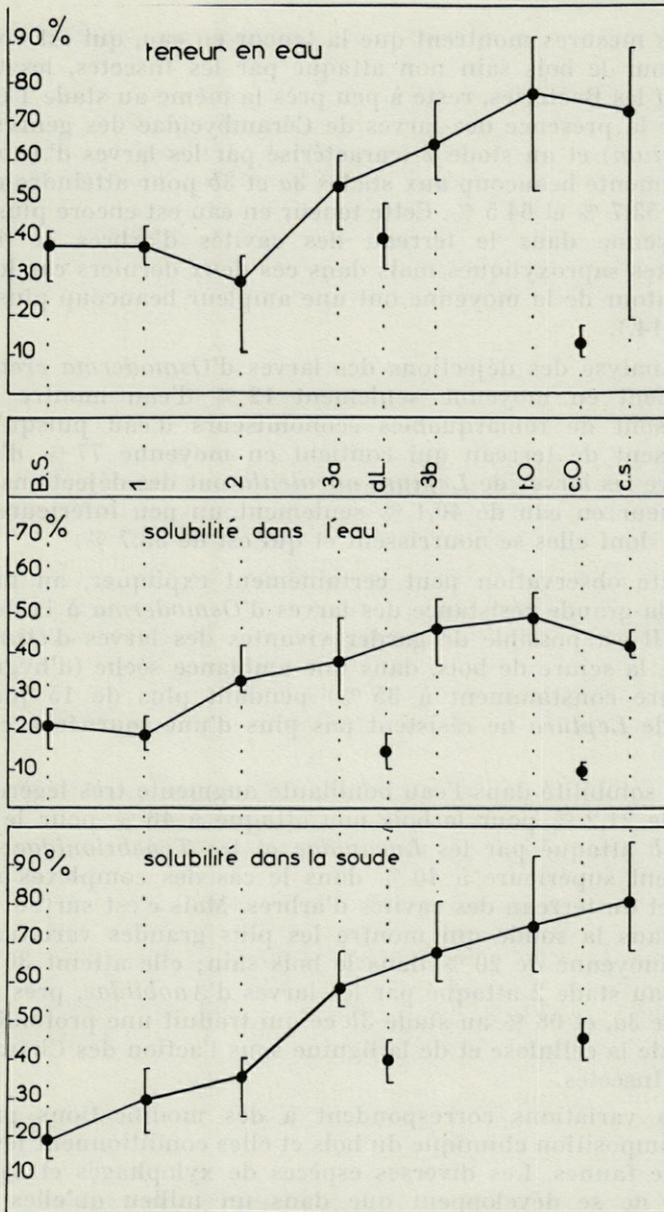


FIG. 14. — Modifications de la composition chimique du bois de hêtre lors de sa décomposition dans la nature. De haut en bas : teneur en eau, solubilité dans l'eau bouillante et solubilité dans la soude à 2 % à l'ébullition (en % du poids frais dans les trois cas). Chaque point correspond à la moyenne de dix mesures et les valeurs extrêmes ont été indiquées à l'aide d'un trait vertical. B.S. : bois sain vivant; 1 : bois au stade 1; 2 : bois au stade 2; 3a : bois au stade 3a; 3b : mois au stade 3b; t.O. : terreau de hêtre creux renfermant des larves de *Osmoderma eremita*; c.s. : complexes saproxyliques; d.L. : déjections des larves de *Leptura aurulenta*; c.O. : déjections des larves de *Osmoderma eremita*.

Nos mesures montrent que la teneur en eau, qui est voisine de 40 % pour le bois sain non attaqué par les Insectes, les Champignons et les Bactéries, reste à peu près la même au stade 1 (caractérisé par la présence des larves de Cérambycidae des genres *Clytus* et *Rhagium*) et au stade 2 (caractérisé par les larves d'*Anobiidae*); elle augmente beaucoup aux stades 3a et 3b pour atteindre respectivement 53,7 % et 64 5 %. Cette teneur en eau est encore plus grande en moyenne dans le terreau des cavités d'arbres et dans les complexes saproxyliques mais dans ces deux derniers cas les variations autour de la moyenne ont une ampleur beaucoup plus grande (figure 14.).

L'analyse des déjections des larves d'*Osmoderma eremita* qui renferment en moyenne seulement 12 % d'eau montre que ces larves sont de remarquables économiseurs d'eau puisqu'elles se nourrissent de terreau qui contient en moyenne 77 % d'eau. Au contraire les larves de *Leptura aurulenta* ont des déjections qui ont une teneur en eau de 40,1 % seulement un peu inférieure à celle du bois dont elles se nourrissent et qui est de 53,7 %.

Cette observation peut certainement expliquer, au moins en partie, la grande résistance des larves d'*Osmoderma* à la déshydratation. Il est possible de garder vivantes des larves d'*Osmoderma* dans de la sciure de bois, dans une ambiance sèche (d'hygrométrie inférieure constamment à 35 %) pendant plus de 15 jours. Les larves de *Leptura* ne résistent pas plus d'une journée à ce traitement.

La solubilité dans l'eau bouillante augmente très légèrement et passe de 21,2 % pour le bois non attaqué à 46 % pour le bois au stade 3b attaqué par les *Lucanidae* et les *Tenebrionidae*; elle est également supérieure à 40 % dans le cas des complexes saproxyliques et du terreau des cavités d'arbres. Mais c'est surtout la solubilité dans la soude qui montre les plus grandes variations. Elle est en moyenne de 20 % dans le bois sain; elle atteint 30 % dans le bois au stade 2 attaqué par les larves d'*Anobiidae*, près de 60 % au stade 3a, et 68 % au stade 3b ce qui traduit une profonde dégradation de la cellulose et de la lignine sous l'action des Champignons et des Insectes.

Ces variations correspondent à des modifications profondes de la composition chimique du bois et elles conditionnent les successions de faunes. Les diverses espèces de xylophages et saproxylophages ne se développent que dans un milieu qu'elles peuvent utiliser comme source alimentaire à l'aide de leurs enzymes digestives.

La dureté et la compacité du bois diminuent beaucoup au cours de sa décomposition. Les espèces de Coléoptères qui s'y succè-

dent montrent des caractères morphologiques que l'on peut considérer comme étant en rapport avec les propriétés physiques du milieu. Nous verrons quels sont ces caractères dans la deuxième partie.

## 2.— LES CONDITIONS DE MILIEU ET LEUR INFLUENCE SUR LA FAUNE.

Nous étudierons successivement les conditions de milieu sous les écorces, dans le bois et dans les cavités d'arbres en résumant sommairement les travaux déjà effectués puis en indiquant les résultats de nos mesures. La face externe des écorces n'est habitée que par des microarthropodes tels que des Collemboles et des Acariens et elle ne nous intéresse pas ici.

### *La température sous les écorces.*

La température subcorticale a été bien étudiée par de nombreux auteurs. Elle dépend de l'exposition de l'arbre, mais aussi de la nature de l'écorce (couleur, épaisseur, structure). Ainsi par exemple, GERLACH (*in* GRASSÉ, 1937) a montré que la température subcorticale d'un pin est à peu près uniforme pour toutes les expositions avant le lever du soleil. Le secteur atteint ensuite par les rayons solaires accuse le maximum de température et le maximum absolu est relevé au sud-ouest. SAVELY (1939) a établi que, sur un tronc abattu le maximum des températures corticales est en général supérieur à celui de l'air de 10° au mois d'août et de 3 à 4° au mois de décembre. HAARLØV et PETERSON (1912) ont mesuré une température de 46° sous l'écorce exposée au soleil d'un tronc abattu de *Pinus mongo*.

Nous distinguerons d'après nos observations à la Massane et à Fontainebleau trois types d'arbres : les arbres morts abattus en terrain découvert et ensoleillés ; les arbres morts sur pied et ensoleillés ; les arbres morts sur pied ou abattus qui sont situés en sous-bois et ne reçoivent pas les rayons du soleil.

— *Premier cas* : arbres abattus en terrain découvert. Nous avons enregistré la température sous l'écorce d'un tronc de hêtre mort dont l'écorce faiblement déhiscente se soulevait déjà par endroits sur un ou deux dm<sup>2</sup>. Ce tronc abattu par le vent reposait sur un rocher qui le maintenait presque horizontal à 1,20 m du sol dans une clairière. Les 23 et 24 août 1960 le soleil arrivait sur cet arbre à 8 heures et disparaissait à 18 heures. Les courbes de la figure 15 indiquent la température et l'hygrométrie enregistrées sous l'abri météorologique (abri situé seulement à 50 mètres de

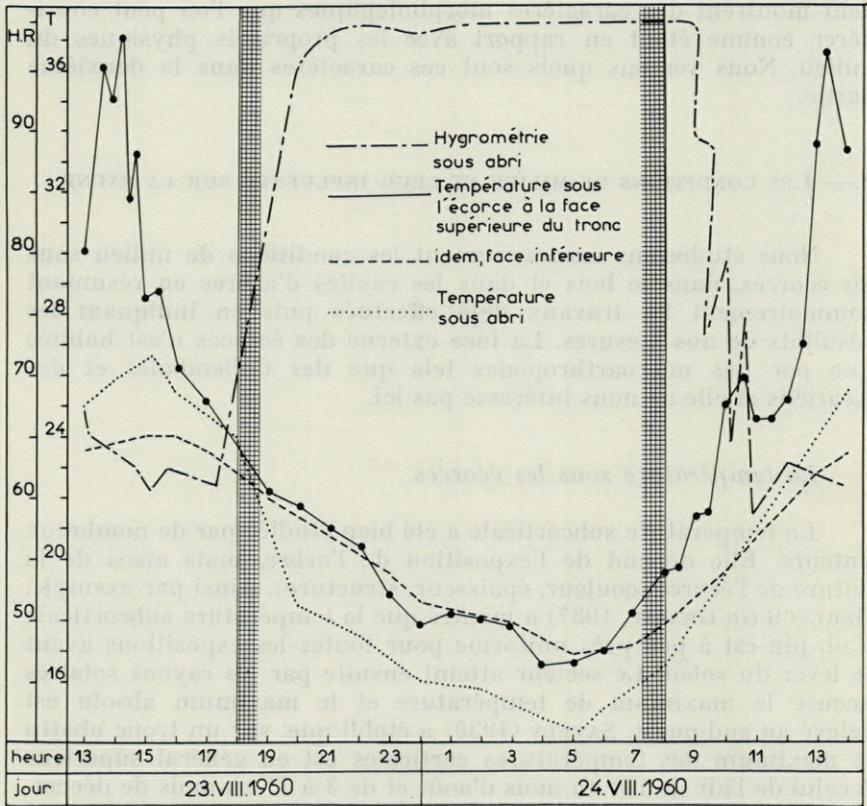


FIG. 15. — Températures sous l'écorce d'un hêtre abattu en terrain découvert (voir le texte) comparées à la température sous l'abri météorologique, et hygrométrie sous l'abri météorologique. Les deux bandes verticales hachurées limitent la période durant laquelle l'arbre est dans l'ombre. En ordonnées, humidité relative en % (HR) et température (T).

l'arbre étudié), ainsi que la température sous l'écorce à la face supérieure et à la face inférieure du tronc. On constate que lorsque le soleil ne frappe pas directement l'arbre, c'est-à-dire entre 18 heures et 8 heures la température sous l'écorce est à peu près uniforme quelle que soit l'exposition, et supérieure de 1 à 2° à celle qui est mesurée sous abri. Pendant la journée la partie supérieure directement exposée au soleil s'échauffe beaucoup plus que la partie inférieure toujours dans l'ombre. Les différences de températures maximales peuvent atteindre 13° et la moyenne journalière est supérieure de 3° dans la partie ensoleillée par rapport à la partie inférieure située dans l'ombre (tableau XII).

TABLEAU XII

Températures subcorticales chez un hêtre abattu situé en terrain découvert

dates	23. VIII. 1960		24. VIII. 1960	amplitude	moyenne de 24 heures
	maximum	minimum	maximum		
température sous abri	26,7°	14,5°	26,2°	12,2°	19,3°
température sous l'écorce à la face inférieure du tronc	24,2°	16,9°	23,9°	7,3°	20,1°
température sous l'écorce à la face supérieure du tronc	36,9°	16,0°	35,3°	20,9°	23,1°

— 2<sup>e</sup> cas : Arbre mort sur pied en terrain découvert. Lorsque l'arbre est mort sur pied et situé dans une zone découverte l'ensoleillement intéresse successivement toutes les faces et la température subcorticale en chaque endroit passe par un maximum qui dépend de l'heure de la journée. Par conséquent, au point de vue écologique, le milieu subcortical d'un tel arbre est à peu près homogène (fig. 16). Les variations thermiques quotidiennes y sont élevées à toutes les orientations.

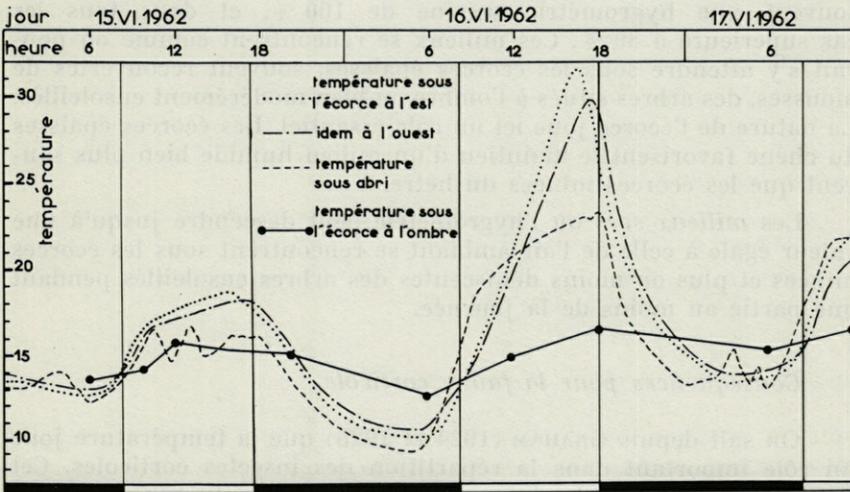


Fig. 16. — Températures relevées sous l'abri météorologique, sous l'écorce d'un arbre isolé debout, à l'est et à l'ouest, et sous l'écorce d'un arbre debout constamment à l'ombre. Les bandes noires au bas du graphique indiquent les périodes pendant lesquelles l'arbre isolé était dans l'ombre.

— 3° cas : Arbre mort en sous-bois. Les arbres morts en sous-bois en milieu ombragé présentent aussi un milieu subcortical homogène en ce qui concerne la température. Celle-ci suit la température de l'air ambiant, mais avec une atténuation considérable des variations quotidiennes, (fig. 16) surtout en ce qui concerne les maximums.

#### *L'hygrométrie sous les écorces.*

Nous n'avons pas pu mesurer l'hygrométrie dans le milieu subcortical d'une façon continue en raison du manque d'appareil enregistreur suffisamment petit. Nous n'avons effectué que des mesures instantanées à l'aide de l'hygromètre de GOILLOT ou bien avec « l'humiditest » construit par « CHAUVIN et ARNOUX », et surtout avec un psychromètre de fortune constitué par une thermistance entourée d'une gaze humidifiée avec une quantité d'eau la plus petite possible pour ne pas trop modifier le degré hygrométrique du milieu. L'expérience montre que deux gouttes d'eau suffisent. Il est enfin possible, parfois, d'apprécier le degré d'humidité du milieu par exemple lorsque l'eau se condense en une mince pellicule sous l'écorce. On peut admettre que le milieu est saturé en eau.

Nous pouvons distinguer en fonction de l'humidité deux types de milieux subcorticaux. Les *milieux humides* où l'on enregistre souvent une hygrométrie voisine de 100 %, et dans tous les cas supérieure à 80 %. Ces milieux se rencontrent comme on pouvait s'y attendre sous les écorces épaisses, souvent recouvertes de mousses, des arbres situés à l'ombre ou bien modérément ensoleillés. La nature de l'écorce joue ici un rôle essentiel. Les écorces épaisses du chêne favorisent le maintien d'un milieu humide bien plus souvent que les écorces minces du hêtre.

Les *milieux secs* où l'hygrométrie peut descendre jusqu'à une valeur égale à celle de l'air ambiant se rencontrent sous les écorces minces et plus ou moins déhiscentes des arbres ensoleillés pendant une partie au moins de la journée.

#### *Conséquences pour la faune corticale.*

On sait depuis GRAHAM (1924 et 1925) que la température joue un rôle important dans la répartition des insectes corticales. Cet auteur a montré que les larves d'un *Buprestidae* du genre *Chrysobothris* se rencontrent uniquement du côté de la face supérieure ensoleillée des troncs de pins abattus et qu'elles sont totalement absentes du côté de la face inférieure située dans l'ombre. SCHIMI-

TSCHÉK (1931) a constaté que dans les zones de l'écorce les plus exposées au soleil les *Scolytidae* ne pondent pas car la température y atteint 50° alors qu'elle n'est que de 30° dans l'air ambiant. Selon cet auteur les *Scolytidae* ne se développent normalement que dans les zones à demi-ombragées car à la face inférieure des troncs abattus il règne une hygrométrie de 75 à 90 % qui entraîne la mort des larves.

L'étude des relevés que nous avons effectués à la Massane et à Fontainebleau nous permet de donner quelques exemples choisis parmi les plus caractéristiques montrant l'action de la température et de l'hygrométrie sur la répartition des Coléoptères corticoles.

*Premier exemple : Chrysobothris affinis* et les autres Coléoptères thermophiles. Les larves du *Buprestidae C. affinis* vivent sous les écorces de hêtres morts depuis 1 à 3 ans, aux dépens de l'aubier et du liber. L'écorçage d'un tronc abattu sur une surface de 120 dm<sup>2</sup> répartie régulièrement tout autour de l'arbre nous a permis de recueillir 58 larves ainsi disposées :

- 36 dans le quart supérieur ensoleillé toute la journée soit 62 % ;
- 3 dans le quart inférieur toujours dans l'ombre soit, 5,1 % ;
- 12 au côté ouest soit 20 % ;
- 7 au côté est soit 12 %.

Ce résultat confirme la thermophilie, établie par GRAHAM, des larves de *Chrysobothris*. La thermophilie est d'ailleurs un fait général pour toutes les larves de *Buprestidae* que nous avons pu observer dans le chêne et dans le hêtre à la Massane.

On peut également classer dans le groupe des Coléoptères thermophiles corticoles les larves et les imagos de *Placonotus testaceus* et de *Laemophloeus monilis* (*Cucujidae*), de *Silvanus unidentatus* et de *S. bidentatus* (*Silvanidae*), de *Litargus connexus* (*Mycetophagidae*) et de *Ditoma crenata* (*Colydiidae*) qui tous se déplacent avec agilité sous les écorces légèrement déhiscentes. Les larves de *Lygistopterus sanguineus* (*Lycidae*) sont aussi thermophiles et elles abandonnent volontier le milieu infracortical pour se déplacer en plein soleil sur la face externe des écorces des vieux chênes et hêtres.

*Deuxième exemple : Morimus asper*, espèce recherchant des conditions moyennes. Les grosses larves du *Cerambycidae Morimus asper* vivent essentiellement sous les écorces des chênes abattus depuis 2 à 4 ans; elles sont plus rares dans le hêtre. A partir d'un certain stade elles migrent en profondeur dans le bois comme beaucoup de larves de *Cerambycidae*. Ces larves évitent aussi bien la partie supérieure des arbres soumise à un ensoleillement direct,

que la partie inférieure constamment ombragée. Elles se localisent sur les côtés où elles trouvent des conditions moyennes de température. Un relevé effectué sur 120 dm<sup>2</sup> nous a donné 47 larves de même taille, issues vraisemblablement d'une même ponte, et réparties ainsi :

- 8 larves dans le quart supérieur soit 17 % ;
- 4 larves dans le quart inférieur soit 8,5 % ;
- 21 larves sur le côté ouest soit 44,6 % ;
- 14 larves sur le côté est soit 30 %.

*Troisième exemple : Uleiota planata*, espèce indifférente. Le *Cucujidae Uleiota planata* est très commun à l'état larvaire et à l'état imaginal sous les écorces. C'est le type même de l'espèce indifférente à la température et répartie également à toutes les expositions. Un relevé effectué le 12/8/1960 par l'écorçage d'un tronc de chêne abattu dans une clairière sur une superficie de 220 dm<sup>2</sup> environ nous a donné les résultats qui sont regroupés dans le tableau XIII (diamètre de l'arbre : 60 cm; longueur écorcée 1,20 m). L'examen des chiffres de ce tableau montre bien l'ubiquité de cet insecte et son indifférence à l'exposition.

TABLEAU XIII

Répartition de *Uleiota planata* sous l'écorce d'un chêne abattu en terrain découvert et températures subcorticales.

températures subcorticales à 14 heures	face supérieure 35, 0°	face inférieure 22, 6°	côté ouest 23, 8°	côté est 27, 8°
nombre d'exemplaires récoltés	i : 12 1 : 8 (soit 21 %)	i : 17 1 : 8 (soit 26 %)	i : 15 1 : 11 (soit 26 %)	i : 11 1 : 12 (soit 24 %)

i : imagos      1 : larves

*Quatrième exemple : Pyrochroa coccinea*, espèce hygrophile.

Les larves de *Pyrochroa coccinea* se localisent de préférence sous les écorces des arbres situés à l'ombre. Le facteur qui détermine leur présence est l'humidité relative du milieu. En effet, elles sont absentes sous les écorces (hêtres surtout) minces et déhiscentes qui, même à l'ombre, n'entretiennent qu'un microclimat assez sec. Quand on les trouve sous des écorces d'arbres situés en terrain découvert c'est toujours sous des écorces épaisses et jamais à la face supérieure ensoleillée et plus sèche. Les mesures effectuées montrent que les larves de *Pyrochroa* ont besoin d'une humidité

relative au moins égale à 70 %. On comprend ainsi pourquoi la constance de cette espèce est plus grande sous les écorces de chêne (90 %) que sous celles du hêtre (50,9 %) où l'humidité relative est généralement plus faible (tableau XIV).

TABLEAU XIV

Répartition des larves de *Pyrochroa coccinea* dans les divers relevés effectués sous les écorces de hêtre.

— Nombre de relevés : 51.

— Nombre de relevés avec *P. coccinea* : 26 soit 50,9 %.

	arbres à l'ombre : 28 relevés dont 17 avec <i>P. coccinea</i> soit 60 %	arbres au soleil : 23 relevés dont 9 avec <i>P. coccinea</i> soit 39 %
humidité relative faible inférieure à 70 % 24 relevés dont 7 avec <i>P. coccinea</i> soit 29 %	9 relevés dont 3 avec <i>P. coccinea</i> soit 33 %	15 relevés dont 4 avec <i>P. coccinea</i> soit 26 %
Humidité relative élevée supérieure à 70 %. 27 relevés dont 19 avec <i>P. coccinea</i> soit 70 %	19 relevés dont 14 avec <i>P. coccinea</i> soit 73 %	8 relevés dont 5 avec <i>P. coccinea</i> soit 62 %

*La température et l'humidité dans le bois.*

Dans les troncs d'arbres morts la température est caractérisée dans tous les cas par une diminution des variations quotidiennes. Les maximums sont moins élevés, les minimums plus élevés (SAVELY, 1939).

Selon IABLOKOFF (1947) qui a interprété les données de HAWLEY et WISE (1926) le degré hygrométrique dans les galeries parcourues par les Insectes xylophages est toujours assez élevé car il existe un échange constant de vapeur d'eau entre la cellulose du bois et l'air atmosphérique. Par temps sec l'eau d'imbibition des micelles cellulosiques s'évapore peu à peu; par temps humide l'arbre fonctionne comme une éponge et récupère l'eau qui a été perdue. Ainsi pour une teneur en eau du bois égale à 15 % on calcule que l'état hygrométrique de l'air correspondant à l'équilibre hydrostatique (c'est-à-dire lorsqu'il n'y a ni perte ni absorption d'eau par le bois) doit varier seulement de 75 à 80 % entre les températures 10° et 40°. Pour une teneur en eau du bois égale à 10 % le degré hygrométrique variera, dans les mêmes conditions, de 52 % à 60 % seulement.

Mais ce cas théorique ne correspond qu'à des arbres dont le bois a conservé ses propriétés physiques initiales. Les propriétés physiques du bois varient beaucoup lors des diverses phases de la décomposition sous l'action des agents physiques et biologiques et nos observations effectuées à la Massane et à Fontainebleau nous amènent à distinguer deux types d'arbres : les arbres au bois relativement sec et ceux dont le bois est relativement humide. Voici deux exemples.

*Premier cas.* Nous avons étudié le 21/6/1962 un tronc de hêtre mort dont le bois contenait 23,7 % d'eau (mesure par dessiccation pendant 8 heures à 105°). Cet arbre au bois déjà assez décomposé abritait une riche faune de xylophages (larves de *Cerambycidae*) de saproxylophages (*Dorcus parallelipipedus*, *Helops coeruleus*) et de leurs prédateurs (larves d'*Elateridae*, surtout du genre *Ampedus*). Les résultats des mesures effectuées sont schématisés sur la figure 17.

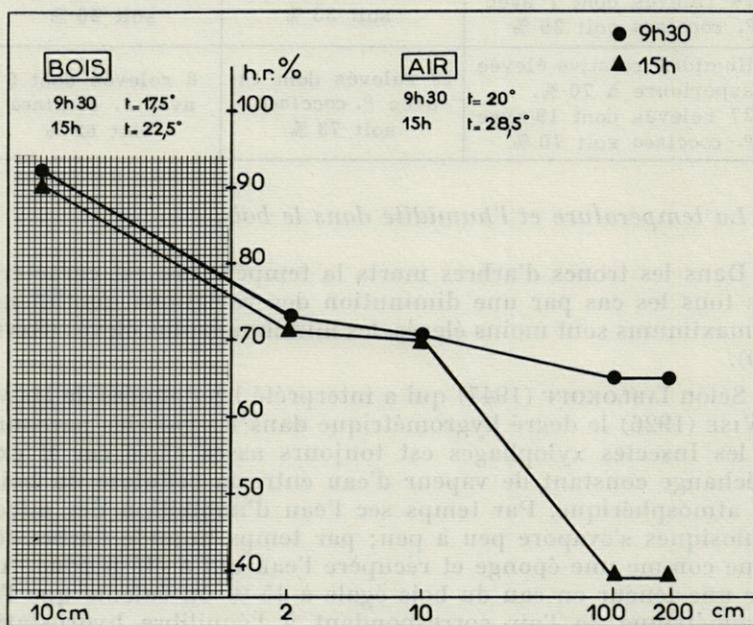


Fig. 17. — Hygrométrie dans le bois mort et dans l'air. A gauche, en hachures, l'arbre mort. A droite, l'air. L'échelle horizontale donne les distances en centimètres (échelle logarithmique); l'échelle verticale indique l'humidité relative. Ce graphique montre l'existence autour de l'arbre mort d'un manchon humide de 10 cm d'épaisseur environ, même quand l'humidité relative de l'air est faible. Mesures faites à 9 h 30 et 15 h.

a) A 9 h 30 par vent nul l'air avait une température de 20 °C et une humidité relative de 65 %. Dans le bois on mesurait à 10 cm de profondeur  $t = 17,5$  °C et h.r. = 92 %. Dans l'air au voisinage de l'arbre :

à 2 cm de l'arbre  $t = 18,1$  °C h.r. = 73 %

à 10 cm de l'arbre  $t = 18,2$  °C h.r. = 70 %

b) à 15 h par vent assez fort la température de l'air était de 28,5° et l'humidité relative de 39 %. Dans le bois à 10 cm de profondeur on notait  $t = 22,5$  °C et h.r. = 90 %. Dans l'air au voisinage de l'arbre :

à 2 cm de l'arbre  $t = 23$  °C h.r. = 71 %

à 10 cm de l'arbre  $t = 23$  °C h.r. = 70 %

Il y a donc ici une très faible diminution du degré hygrométrique du bois qui ne varie que de 92 % à 90 % alors que le degré hygrométrique de l'air descend de 65 à 39 %. On peut admettre que dans ce cas le degré hygrométrique de l'air où vivent les larves de Coléoptères xylophages est constant. En outre un manchon d'air humide subsiste autour de l'arbre.

2° cas. Un hêtre au bois sec, mort sur pied, et renfermant seulement 9,8 % d'eau était attaqué surtout par des larves d'*Anobiidae*. Le 21/6/1962 à 11 h 30 la température de l'air était de 21,6° et l'humidité relative 46 %. Dans le bois on notait une température de 20,8 °C et une hygrométrie de 52 %. Ce deuxième cas correspond à un bois sec; le degré hygrométrique de l'air des galeries des xylophages peut descendre au voisinage de 50 % et la faune est très différente de celle qui se trouve dans les bois humides qui conservent une hygrométrie de 80 % ou même plus. Dans les hêtres au bois sec ce sont les *Anobiidae* qui dominent. Dans les chênes au bois sec la faune est très rare, presque inexistante.

#### *La température et l'hygrométrie dans les cavités d'arbres.*

Le microclimat du terreau qui remplit les cavités de saules et de châtaigniers a été étudié par KELNER-PILLAULT (1958). Dans ce milieu les variations de température sont très réduites. Le degré hygrométrique de l'air qui occupe les espaces vides dans le terreau est toujours très élevé grâce aux réserves en eau de ce terreau qui est très hygrophile. Ces conditions microclimatiques influent sur le peuplement entomologique. Lorsque le terreau contient plus de 55 % d'eau les larves d'*Elatérides* dominent; en dessous de 45 % ce sont les larves d'*Alleculides*. Au cours de l'année des migrations se produisent dans la cavité. Les larves jeunes séjournent pendant l'été dans les couches les plus humides; les larves âgées moins sensibles au dessèchement mais plus thermo-

philes habitent la surface en été et les couches profondes plus chaudes en hiver.

PARK et ses collaborateurs (1949, 1950, 1954) ont publié quelques données sur le microclimat des cavités d'arbres : température, humidité relative dans le terreau et dans l'air qui le surmonte.

A la Massane les cavités d'arbres que nous avons pu découvrir appartiennent à trois types bien distincts par la nature du terreau qu'elles renferment et par leur faune. Toutes sont situées dans le hêtre.

*Les cavités du premier type* contiennent un terreau noir, visqueux, toujours très humide. La moyenne de la teneur en eau de ce terreau (en % du poids frais) est de 77,2 % et les valeurs extrêmes sont de 51,6 % et de 91,8 % (dix mesures). Ce terreau est fortement attaqué par une solution de soude à 1 % à l'ébullition et sa solubilité y est en moyenne de 58,9 %. Les cavités qui renferment ce type de terreau ne communiquent avec l'extérieur, en général, que par un orifice assez étroit et il se produit parfois dans les couches profondes des fermentations anaérobies qui dégagent de l'hydrogène sulfuré bien reconnaissable à son odeur. Elles sont limitées par une paroi de bois dur, non ou à peine attaqué.

*Les cavités du deuxième type* sont remplies par un terreau moins noir que celles du premier type, moins humide (teneur moyenne en eau par rapport au poids frais 59 % avec comme valeurs extrêmes 21 % et 82 %), non visqueux. Les cavités de ce type sont souvent assez largement ouvertes à l'extérieur (7 cas sur 10) et il n'y a jamais de fermentations sulfureuses.

*Les cavités du troisième type* sont constituées par des poches remplies par des fragments de bois plus ou moins décomposé mais encore bien reconnaissable, ressemblant par leur couleur à de la sciure plus ou moins grossière. L'humidité y est en général assez élevée et de 70 % en moyenne.

Dans toutes ces cavités le microclimat est très semblable. Nous prendrons comme exemple une cavité du deuxième type située dans un hêtre à la lisière nord de la Réserve, isolé et ensoleillé une grande partie de la journée. La cavité mesure environ 70 cm de profondeur et 45 cm de diamètre; elle est remplie par du terreau sur une épaisseur de 40 cm. La température a été enregistrée pendant trois jours du 6 au 8 juin 1962 à 15 centimètres au-dessus du terreau dans la cavité à l'air libre et à 20 centimètres de profondeur dans le terreau. L'hygrométrie a été mesurée 5 fois par jour à 6 h, 10 h, 14 h, 18 h et 22 h dans l'air à 15 centimètres au-dessus du terreau à l'aide d'un psychromètre et dans le terreau à 20 centimètres de profondeur à l'aide d'une sonde « humiditest » placée en

permanence. La courbe de la figure 18 représente les résultats obtenus. Lorsque la température varie de  $26,6^{\circ}$  à  $14,8^{\circ}$  et l'hygrométrie de 45 % à 82 % dans l'air (relevés météorologiques sous abri), les variations ne sont que de  $18,1^{\circ}$  à  $19,4^{\circ}$  pour la température

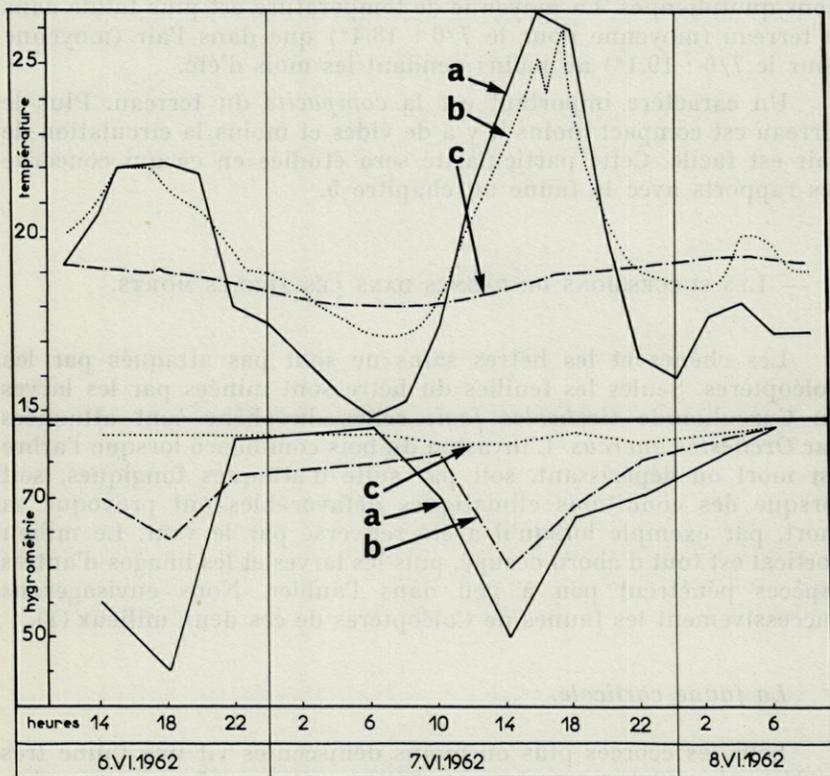


FIG. 18. — Température et humidité relative dans la cavité d'un hêtre. a. Température et humidité relative sous l'abri météorologique. b. Température et humidité relative dans la cavité de hêtre à 20 cm au-dessus du terreau. c. Idem, dans le terreau à 20 cm de profondeur.

et elles sont insignifiantes pour l'hygrométrie qui reste voisine de 79 % dans le terreau à 20 cm de profondeur. Dans l'air à 15 cm au-dessus de la surface du terreau les variations de température sont légèrement atténuées et ce sont surtout les minima qui sont moins marqués, les températures nocturnes étant moins basses que dans l'air (2, 4° de plus). La masse du terreau joue ici le rôle d'un réservoir de chaleur. Les variations de l'hygrométrie au-dessus du terreau sont aussi très faibles (de 60 % à 75 % seulement), le terreau cédant de la vapeur d'eau à l'air pendant la journée.

La faune du terreau des cavités d'arbres est donc soumise à un microclimat analogue à celui qui règne dans le bois, et qui est caractérisé par une hygrométrie souvent assez élevée et presque constante et par une température ne subissant que de faibles variations quotidiennes. La moyenne de température est plus faible dans le terreau (moyenne pour le 7/6 : 18,4°) que dans l'air (moyenne pour le 7/6 : 19,1°) au moins pendant les mois d'été.

Un caractère important est la *compacité* du terreau. Plus le terreau est compact moins il y a de vides et moins la circulation de l'air est facile. Cette particularité sera étudiée en ce qui concerne ses rapports avec la faune au chapitre 5.

### 3. — LES SUCCESSIONS DE FAUNES DANS LES ARBRES MORTS.

Les chênes et les hêtres sains ne sont pas attaqués par les Coléoptères. Seules les feuilles du hêtre sont minées par les larves du Curculionide *Orchestes fagi*; celles du chêne sont attaquées par *Orchestes quercus*. L'invasion du bois commence lorsque l'arbre est mort ou dépérissant, soit par suite d'attaques fongiques, soit lorsque des conditions climatiques défavorables ont provoqué sa mort, par exemple lorsqu'il a été renversé par le vent. Le milieu cortical est tout d'abord occupé, puis les larves et les imagos d'autres espèces pénètrent peu à peu dans l'aubier. Nous envisagerons successivement les faunes de Coléoptères de ces deux milieux (1).

#### *La faune corticole.*

Sous les écorces plus ou moins déhiscents vit une faune très variée qui peut trouver dans ce milieu soit un refuge temporaire, soit un biotope normal. Voici à titre d'exemple deux relevés effectués le 15 juin 1961 sur 10 dm<sup>2</sup> (tableau XV). Ces deux relevés, très semblables à tous les autres, montrent que les Coléoptères sont nettement dominants; ils jouent le rôle essentiel par leur biomasse et ils ne sont dépassés en ce qui concerne le nombre d'exemplaires que par les Acariens et les Collemboles.

Parmi les Insectes les Psocoptères sont représentés dans ce milieu par dix espèces (BADONNEL *det.*). *Lachesilla pedicularia* L., espèce cosmopolite est la plus commune; on trouve aussi *Psocus bipunctatus* L., *Mety-*

(1) Selon Littré l'adjectif *cortical* désigne ce qui a rapport à l'écorce. On peut donc parler d'un milieu supracortical situé à l'extérieur de l'écorce et d'un milieu infracortical à la face interne de cette écorce. Les animaux qui vivent *sous* les écorces sont des *corticicoles*, mais le terme de *corticole* a été souvent employé dans le même sens par divers auteurs et nous l'utiliserons ici.

*lophorus nebulosus* L., *Trichadenotecnum sexpunctatum* L.; puis *Peripsocus reductus* Badonnel décrit de Saint-Raphaël et retrouvé dans le sud-ouest de la France, nouveau pour les Pyrénées-Orientales; *Lachesilla quercus* Kolbe, *Mesopsocus immunis* Stephens, *Elipsocus westwoodi* MacLachlan, nouveaux également pour les Pyrénées-Orientales; enfin *Elipsocus abdominalis* Reuter décrit de Finlande et du nord d'Allemagne, nouveau pour la France, est un exemple d'espèce septentrionale présente à la Massane.

Les Hétéroptères sont représentés essentiellement par *Aradus brenskel*, espèce mycétophage et corticole. Les Hyménoptères sont des fourmis du genre *Camponotus*, surtout sous les écorces des arbres morts depuis longtemps.

TABLEAU XV

Relevés de la faune infracorticale effectués sur 10 dm<sup>2</sup> chacun le 15 juin 1961. i : imago; l : larve

groupes systématiques	sur chêne		sur hêtre		
	nombre d'exemplaires	biomasses en mg	nombre d'exemplaires	biomasses en mg	
Collemboles	18	} 0,12	12	} 0,07	
Acariens	35		21		
Psocoptères	7		8		
Aranéides	-		1		87,10
<i>Enchytraeidae</i>	-		2		7,29
Oniscoïdes					
<i>Porcellio duboscqui</i>	4	27,31	-	-	
Hétéroptères					
<i>Aradus brenskel</i>	1	5,38	-	-	
Lépidoptères					
<i>Tineidae</i> sp, larve	2	64,56	-	-	
Hyménoptères	-	-	5	7,35	
<i>Camponotus</i> sp.					
Coléoptères					
<i>Uleiota planata</i>	6i + 4l	} 267,83	5i	} 198,54	
<i>Thymalus limbatus</i>	1l		-		
<i>Ditoma crenata</i>	7i		-		
<i>Cerylon fagi</i>	2i		2i		
<i>Platysoma elongatum</i>	4i		-		
<i>Pyrochroa coccinea</i>	3l		-		
<i>Tenebrioides fuscus</i>	-		2i + 1l		
<i>Bibloporus mayeti</i>	-		1l		
<i>Phloeopora corticalis</i>	-		4i		
<i>Melanotus crassicollis</i>	-		1l		
total	94	365,20	65	300,35	

On voit d'après le tableau XV que les Coléoptères représentent respectivement 73 % et 66 % des biomasses, et même 78 % et 90 % si l'on ne tient pas compte de la présence de *Porcellio duboscqui* et d'une Araignée qui ont été trouvés accidentellement sous l'écorce du hêtre.

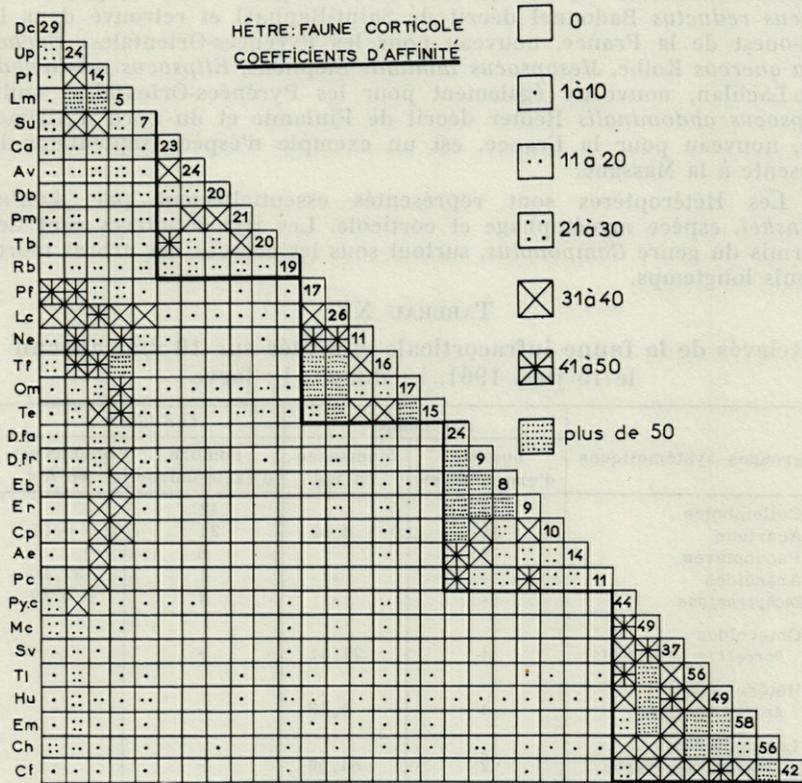


FIG. 19. — Mise en évidence des 4 synusies de la faune corticole du hêtre. Les coefficients d'affinité ont été calculés pour les 32 espèces les plus importantes. Dans la diagonale on a indiqué le nombre de relevés où chaque espèce est présente. Les cinq premières espèces, tout en ayant un maximum de fréquence dans la deuxième synusie, sont présentes partout et elles caractérisent l'ensemble de la faune corticole du hêtre.

- |  |   |
|--|---|
| <p>Dc : <i>Ditoma crenata</i><br/>         Up : <i>Uleiota planata</i><br/>         Pt : <i>Placonotus testaceus</i><br/>         Lm : <i>Laemophloeus monilis</i><br/>         Su : <i>Silvanus unidentatus</i><br/>         Ca : <i>Chrysobothris affinis</i><br/>         Av : <i>Agrilus viridis</i><br/>         Db : <i>Dicerca berolinensis</i><br/>         Pm : <i>Pseudoclerops mutillarius</i><br/>         Tb : <i>Taphrorychus bicolor</i><br/>         Rb : <i>Rhagium bifasciatum</i><br/>         Pf : <i>Parabaptistes filicornis</i><br/>         Lc : <i>Litargus connexus</i><br/>         Ne : <i>Nemosoma elongatum</i><br/>         Tf : <i>Tenebrioides fuscus</i><br/>         Om : <i>Opilo mollis</i></p> | <p>Te : <i>Tillus elongatus</i><br/>         D.fa : <i>Diplocoelus fagi</i><br/>         D.fr : <i>Diphylus frater</i><br/>         Eb : <i>Enicmus brevicornis</i><br/>         Er : <i>Enicmus rugosus</i><br/>         Cp : <i>Cicones pictus</i><br/>         Ae : <i>Arthrolips aequalis</i><br/>         Pc : <i>Platysoma compressum</i><br/>         Py.c : <i>Pyrochroa coccinea</i><br/>         Mc : <i>Melanotus crassicornis</i><br/>         Sv : <i>Stenagostus villosus</i><br/>         Tl : <i>Thymalus limbatus</i><br/>         Hu : <i>Hypophloeus unicolor</i><br/>         Em : <i>Endophloeus marcowichianus</i><br/>         Ch : <i>Cerylon histeroides</i><br/>         Cf : <i>Cerylon fagi</i></p> |
|--|---|

1° La faune corticole du hêtre

Nous avons effectué 187 relevés sous les écorces de hêtre. Les successions de faunes ont été établies en suivant l'évolution de ces faunes sur une quarantaine d'arbres pendant six années. On voit ainsi apparaître nettement quatre synusies de Coléoptères corticoles comme le montrent le calcul des coefficients d'affinité entre espèces ainsi que l'emploi du critère du  $\chi^2$ . Ces synusies correspondent dans le temps à trois stades de peuplement (fig. 19).

*Premier stade.* Trente huit relevés correspondent à ce stade. Le nombre d'espèces devient constant à partir de 17 relevés. Nous

TABLEAU XVI

Faune infracorticole du hêtre. Premier stade; 17 relevés

espèces	fréquence	constance
constantes : 6 espèces		
<i>Chrysobothris affinis</i>	12,1	52
<i>Agrilus viridis</i>	7,5	58
<i>Dicerca berolinensis</i>	5,8	52
<i>Pseudoclerops mutillarius</i>	8,6	52
<i>Taphrorychus bicolor</i>	12,9	52
<i>Rhagium bifasciatum</i>	7,0	58
	53,9	
accessoires : 3 espèces		
<i>Lygistopterus sanguineus</i>	2,6	35
<i>Dryocoetinus villosus</i>	9,6	29
<i>Arthrolips aequalis</i>	8,0	29
	20,2	
accidentelles : 18		
<i>Placonotus testaceus</i>	3,3	23
<i>Laemophloeus monilis</i>	1,6	6
<i>Uleiota planata</i>	4,1	18
<i>Diplocoelus fagi</i>	0,9	6
<i>Ditoma crenata</i>	5,4	18
<i>Litaragus connexus</i>	1,4	18
<i>Silvanus unidentatus</i>	0,4	18
<i>Silvanus bidentatus</i>	0,2	6
<i>Lissodema quadripustulatum</i>	1	23
<i>Rhinosimus planirostris</i>	1	6
<i>Colobicus marginatus</i>	0,3	6
<i>Synchita angularis</i>	0,2	6
<i>Phloeopora corticalis</i>	2,5	12
<i>Phloeonomus punctipennis</i>	2,3	23
<i>Stenichus collaris</i>	0,2	6
<i>Tachyta nana</i>	0,2	12
<i>Dromius meridionalis</i>	0,2	6
<i>Enicmus brevicornis</i>	0,7	18
	25,8	

avons alors 27 espèces et 1476 exemplaires ce qui correspond à un indice de diversité de 4,2. La surface étudiée dans ces 17 relevés étant de 630 dm<sup>2</sup> la densité de faune est en moyenne de 2,3 Coléoptères au dm<sup>2</sup> (tableau XVI).

Ce premier stade dure pendant une période qui va de 1 à 4 ans après la mort de l'arbre. L'écorce est encore assez fortement adhérente mais elle peut cependant se soulever par endroits. Les larves de xylophages qui s'y installent se nourrissent aux dépens du liber où elles trouvent essentiellement de l'amidon et des sucres. Ce sont trois *Buprestidae* : *C. affinis*, *A. viridis* et *D. berlinensis* qui sont les trois caractéristiques de cette synusie; ainsi que deux *Scolytidae* *T. bicolor* et *D. villosus* et un *Cerambycidae* *Rhagium bifasciatum*.

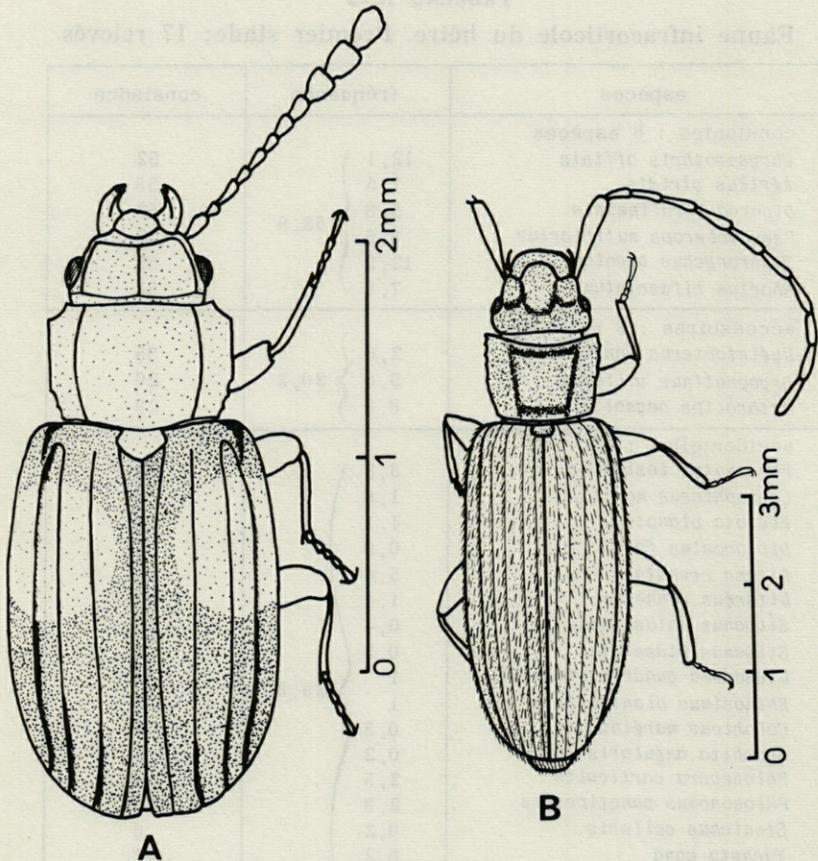


FIG. 20. — Coléoptères caractéristiques du milieu cortical, de la famille des Cucujidae. A gauche, *Laemophloeus monilis*; à droite, *Uleiota planata*.

De nombreux prédateurs sont aussi présents. Parmi eux les larves du *Cleridae* *P. mutillarius* jouent un rôle important en raison de leur grande taille. Des prédateurs de petite taille (moins de 1 cm) passent toute leur vie sous les écorces : ce sont des *Cucujidae* (*P. testaceus*, *L. monilis* *U. planata*), des *Staphylinidae* (*P. corticalis*, *P. punctipennis*), un *Lycidae* (*L. sanguineus*) et deux *Carabidae* (*T. nana* et *D. meridionalis*). L'association est complétée par des détritiphages comme *A. aequalis* qui se nourrit des déjections des xylophages.

Dans ce premier stade neuf espèces dont six constantes et trois accessoires forment à elles seules 74,1 % de la faune. Les espèces accidentelles sont nombreuses mais peu fréquentes. Ce sont celles qui deviendront prédominantes aux stades suivants et qui ne font qu'arriver. Les Coléoptères les premiers installés sont les trois *Buprestidae* *C. affinis*, *A. viridis* et *D. berolinensis*. Ils sont suivis par les *Cerambycidae*, les *Scolytidae* puis par les *Cleridae* et les autres prédateurs.

2<sup>e</sup> stade. La faune caractéristique de ce stade se développe de trois à sept ans après la mort de l'arbre. Nous l'avons étudiée grâce à 32 relevés. Le nombre d'espèces devient constant et égal à 36 à partir du 25<sup>e</sup> relevé; l'ensemble de ces 25 relevés renferme 1223 exemplaires récoltés sur une superficie de 380 décimètres carrés. La faune est donc un peu plus riche qu'au stade précédent avec un indice de diversité de 6,8 et une densité de 3,5 Coléoptères au décimètre carré. Les espèces xylophages qui étaient présentes au premier stade sont beaucoup moins abondantes. Elles ne forment plus que 9,3 % de l'ensemble des Coléoptères au lieu de 44,9 % précédemment. Les *Anobiidae* avec 6 espèces et les *Bostrychidae* (une espèce) ne sont présents sous les écorces qu'à l'état imaginal; ils y trouvent un refuge temporaire après s'être développés à l'intérieur du bois. Nous ne les comptons donc pas parmi les xylophages puisque ces Insectes ne s'alimentent pas à l'état adulte. Les espèces prédatrices sont des *Cleridae* comme *Tillus elongatus*, *Opilo mollis* et *Pseudoclerops mutillarius*, des *Ostomatidae* (*Nemosoma elongatum* et *Tenebrioides fuscus*) et des *Cucujidae* (*Laemophloeus monilis* et *Uleiota planata*). Ces prédateurs se nourrissent aux dépens des larves de Coléoptères xylophages mais aussi des Collemboles, Psocoptères et autres Microarthropodes abondants sous les écorces. L'espèce la plus abondante est *Placonotus testaceus* bien qu'elle soit présente seulement dans 14 relevés (constance 56 %). Ceci s'explique par les préférences écologiques de cet insecte qui recherche les zones sèches et ensoleillées. Il en est de même de la larve du *Buprestidae* *Chrysobothris affinis*, espèce la plus commune au stade 1 mais qui a seulement une constance de 52 %. Le Myce-

tophagide *Parabaptistes filicornis* et l'Ostomatide *Nemosoma elongatum* sont à peu près exclusifs du milieu infracortical à ce stade et ils constituent les deux espèces caractéristiques essentielles de cette synusie (tableau XVII).

TABLEAU XVII

Faune corticole du hêtre. Deuxième stade. 25 relevés.

espèces	constance	fréquence
<u>constantes</u> : 9 espèces		
<i>Placonotus testaceus</i>	56	10,4
<i>Laemophloeus monilis</i>	52	7,2
<i>Uleiota planata</i>	60	5
<i>Parabaptistes filicornis</i>	60	7,9
<i>Litaræus connexus</i>	52	4
<i>Nemosoma elongatum</i>	68	1
<i>Tenebrioides fuscus</i>	52	4,5
<i>Opilo mollis</i>	56	2,2
<i>Tillus elongatus</i>	52	1,1
<u>accessoires</u> : 13 espèces		
<i>Silvanus unidentatus</i>	32	3,0
<i>Ditoma crenata</i>	28	1,3
<i>Cicones pictus</i>	28	2,2
<i>Arthrolips aequalis</i>	28	1,4
<i>Rhagium bifasciatum</i>	28	0,9
<i>Leptura</i> sp.	36	1,3
<i>Grammoptera ruficornis</i>	32	1,1
<i>Anobium costatum</i>	48	7,6
<i>Anobium punctatum</i>	28	4,3
<i>Anobium inexpectatum</i>	32	2,0
<i>Xestobium rufovillosum</i>	48	7,2
<i>Xestobium plumbeum</i>	48	5,1
<i>Ptilinus pectinicornis</i>	28	0,7
<u>accidentelles</u> : 13 espèces		
<i>Taphrorychus bicolor</i>	20	1,7
<i>Enicmus brevicornis</i>	16	5,1
<i>Lissodema quadripustulatum</i>	20	2,9
<i>Microchondrus gibberosus</i>	16	1,4
<i>Tachyta nana</i>	20	0,6
<i>Chrysobothris affinis</i>	16	2,0
<i>Endophloeus marcowichianus</i>	8	1,2
<i>Agrilus viridis</i>	4	1,8
<i>Helops coeruleus</i>	4	
<i>Stenohelops pyrenaeus</i>	4	
<i>Lichenophanes varius</i>	4	
<i>Cryptophagus badius</i>	4	
<i>Cryptophagus scanicus</i>	4	

3° *stade*. Après 3 ou 4 années en moyenne d'attaque par les champignons et les Insectes le milieu infracortical se modifie profondément. L'écorce s'enlève de plus en plus facilement et de nombreux cordons mycéliens se développent en dessous. La faune qui se rencontre alors persiste jusqu'au moment de la chute de l'écorce c'est-à-dire pendant une période qui peut durer environ 8 années jusqu'à la décomposition avancée de l'arbre.

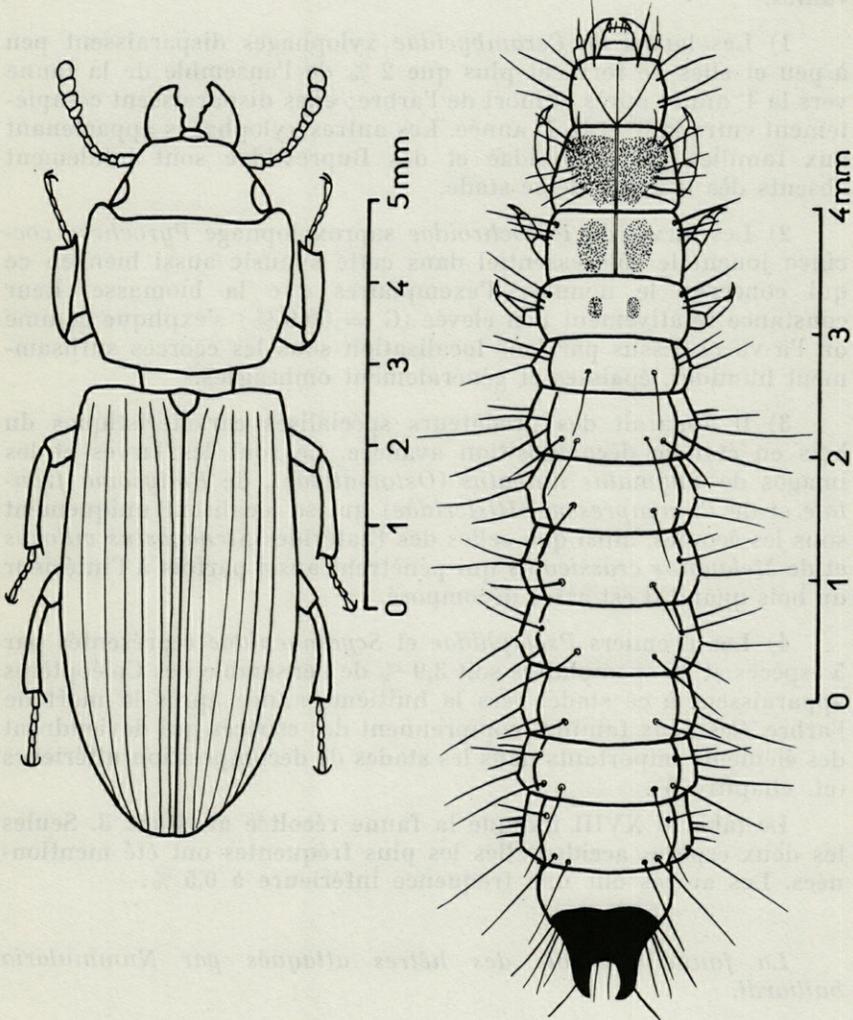


FIG. 21. — *Tenebrioides fuscus*, Coléoptère Ostomatidae caractéristique de la faune corticole. A gauche, l'imago; à droite, la larve adulte.

Soixante sept relevés ont été effectués à ce stade. Le nombre d'espèces présentes devient constant et égal à 42 à partir de 51 relevés; ces derniers correspondent à une surface de 760 décimètres carrés et renferment 1914 exemplaires. L'indice de diversité est donc de 7,6 et la densité de faune de 2,5 Coléoptères au décimètre carré. Cette faune infracorticale est donc bien plus riche et variée qu'aux stades précédents. Elle présente les caractéristiques suivantes.

1) Les larves de *Cerambycidae* xylophages disparaissent peu à peu et elles ne forment plus que 2 % de l'ensemble de la faune vers la 4<sup>e</sup> année après la mort de l'arbre; elles disparaissent complètement entre la 6<sup>e</sup> et la 7<sup>e</sup> année. Les autres xylophages appartenant aux familles des Scolytidae et des Buprestidae sont totalement absents dès le début de ce stade.

2) Les larves du *Pyrochroidae* saproxylophage *Pyrochroa coccinea* jouent le rôle essentiel dans cette synusie aussi bien en ce qui concerne le nombre d'exemplaires que la biomasse. Leur constance relativement peu élevée ( $C = 50,9\%$ ) s'explique comme on l'a vu ci-dessus par leur localisation sous les écorces suffisamment humides, épaisses et généralement ombragées.

3) Il apparaît des prédateurs spécialisés caractéristiques du bois en état de décomposition avancée. Ce sont les larves et les imagos de *Thymalus limbatus* (*Ostomatidae*), de *Platysoma frontale* et de *P. compressus* (*Histeridae*) qui se localisent uniquement sous les écorces, ainsi que celles des Elatérides *Stenagostus villosus* et de *Melanotus crassicollis* qui pénètrent aussi parfois à l'intérieur du bois quand il est assez décomposé.

4) Les premiers *Pselaphidae* et *Scydmaenidae* représentés par 5 espèces et 76 exemplaires soit 3,9 % de l'ensemble des Coléoptères apparaissent à ce stade, vers la huitième année après la mort de l'arbre. Ces deux familles comprennent des espèces qui deviendront des éléments importants dans les stades de décomposition ultérieurs (cf. chapitre 5).

Le tableau XVIII indique la faune récoltée au stade 3. Seules les deux espèces accidentelles les plus fréquentes ont été mentionnées. Les autres ont une fréquence inférieure à 0,5 %.

*La faune corticole des hêtres attaqués par Nummularia bulliardii.*

Sous les écorces des hêtres morts depuis 3 à 4 ans on observe parfois un champignon Ascomycète *Nummularia bulliardii* qui

TABLEAU XVIII

Faune corticole du hêtre. *Troisième stade*. 51 relevés.

espèces	constance	fréquence
<u>constantes</u> : 9 espèces		
<i>Pyrochroa coccinea</i>	50,9	26
<i>Melanotus crassicornis</i>	70	3,5
<i>Stenagostus villosus</i>	56	6
<i>Thymalus limbatus</i>	82	8
<i>Hypophloeus unicolor</i>	68	3
<i>Endophloeus marcowichianus</i>	82	4
<i>Cerylon histeroideus</i>	80	3
<i>Cerylon fagi</i>	62	11
<i>Tenebrioideus fuscus</i>	58	2
<u>accessoires</u> : 7 espèces		
<i>Platysoma frontale</i>	43	3
<i>Platysoma compressum</i>	35	2
<i>Platysoma elongatum</i>	39	2
<i>Leptura</i> sp.	29	1
<i>Rhagium mordax</i>	25	1
<i>Phloeopora corticalis</i>	27	1
<i>Uleiota planata</i>	45	4
<i>Dasytes coeruleus</i>	25	1
<u>accidentelles</u> : 26 espèces		
<i>Pycnomerus terebrans</i>	10	1
<i>Ditoma crenata</i>	15	1
autres espèces		16,5

forme des fructifications ayant l'aspect de croûtes noires de quelques décimètres de largeur et de 2 à 5 millimètres d'épaisseur. Nous rattacherons les Coléoptères qui occupent ce milieu au deuxième stade de la faune infracorticale en raison de l'abondance des *Cucujidae* *Placonotus testaceus* et *Laemophloeus monilis*.

On trouve sur les fructifications de *N. bulliardi* et à leur voisinage immédiat d'une part des corticoles et d'autre part des mycétophages souvent très abondants. Les 9 relevés qui ont été effectués sur un ensemble de 40 décimètres carrés ont fourni 27 espèces et 483 exemplaires ce qui donne un indice de diversité élevé égal à 6,1 et une densité de 12 Coléoptères au décimètre carré. L'espèce caractéristique de cette synusie est un *Erotylidae* rare mais à constance élevée, *Diphylus frater*, que nous n'avons jamais rencontré ailleurs. Les *Cucujidae* *Laemophloeus monilis* et *Placonotus testaceus* qui existent aussi sous les écorces non envahies par *Nummularia bulliardi* sont ici très fréquents. Les *Lathridiidae* mycétophages sont nombreux et ils constituent avec 6 espèces 26,3 % de l'ensemble de la faune (tableau XIX).

TABLEAU XIX

Faune corticole du hêtre. Troisième stade;  
présence de *Nummularia bulliardi*. 9 relevés

espèces	constance	fréquence
<u>constantes</u> : 9 espèces		
<i>Diphylus frater</i>	88	5,5
<i>Diplocoelus fagi</i>	77	12,6
<i>Laemophloeus monilis</i>	100	16,5
<i>Placonotus testaceus</i>	100	6,8
<i>Enicmus brevicornis</i>	66	2,4
<i>Enicmus rugosus</i>	77	15,3
<i>Cicones pictus</i>	66	2,3
<i>Arthrolips aequalis</i>	55	10,1
<i>Phloeopora corticalis</i>	55	3,1
<u>accessoires</u> : 6 espèces		
<i>Lichenophanes varius</i>	33	1,4
<i>Agathidium nigrinum</i>	33	2,4
<i>Mycetophagus multipunctatus</i>	44	1,3
<i>Aridius nodifer</i>	44	1,6
<i>Cartodere elegans</i>	44	2,4
<i>Cryptolestes spartii</i>	44	1,6
<u>accidentelles</u> : 12 espèces		
<i>Cartodere elongata</i>	22	1,6
<i>Corticarina similata</i>	11	3
<i>Cerylon histeroides</i>	22	
<i>Synchita angularis</i>	11	
<i>Mycetophagus quadripustulatus</i>	11	
<i>Mycetophagus fulvicollis massanae</i>	22	
<i>Bibloporus mayeti</i>	11	
<i>Litaragus connexus</i>	11	
<i>Ditoma crenata</i>	11	
<i>Uleiota planata</i>	11	
<i>Tenebrioides fuscus</i>	11	
<i>Hypophloeus unicolor</i>	11	

La figure 22 résume l'évolution quantitative des espèces dominantes au cours des divers stades de peuplement du milieu infracortical. Les valeurs indiquées pour le nombre d'exemplaires par dm<sup>2</sup> correspondent aux moyennes calculées sur l'ensemble des relevés.

## 2° La faune corticole du chêne

Nous avons étudié les successions de faunes sous les écorces de chêne à l'aide de 100 relevés. Le calcul des coefficients d'affinité

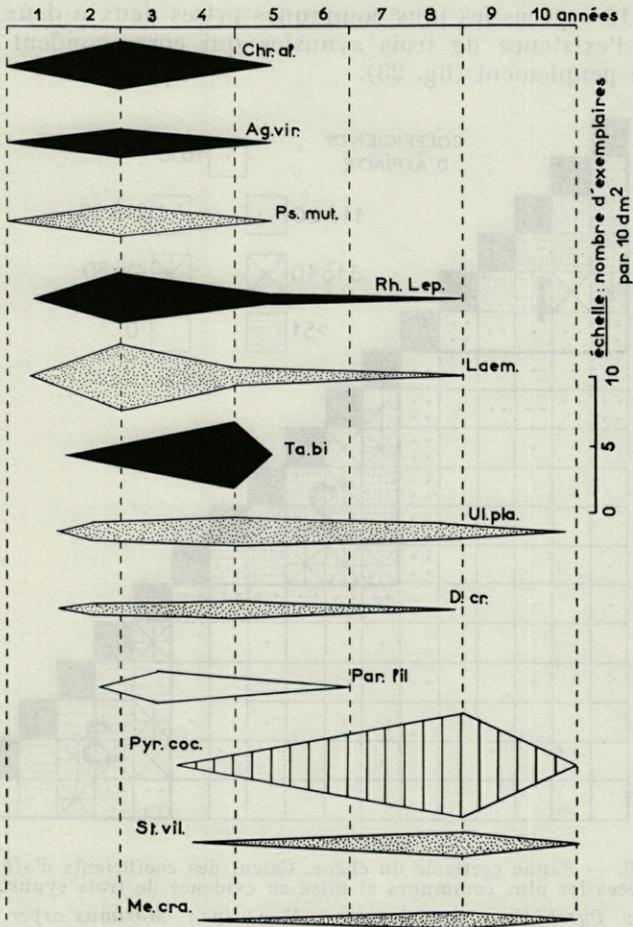


FIG. 22. — Evolution quantitative des principales espèces de Coléoptères de la faune corticale du hêtre. En noir : espèces xylophages; en pointillé : espèces prédatrices; en hachures : espèce saproxylophage; en blanc : espèce à régime indéterminé (mycétophage ?). La largeur des bandes est proportionnelle au nombre d'exemplaires présents sur une surface déterminée (moyennes calculées d'après la totalité des prélèvements).

Chr. af. : *Chrysobothris affinis*

Ps. mut. : *Pseudoclerops mutillarius*

Laem. : *Laemophloeus monilis* et

*Placonotus testaceus*

Ta. bi. : *Taphrorychus bicolor*

Di. cr. : *Ditoma crenata*

Pyr. coc. : *Pyrochroa coccinea*

Me. Cra. : *Melanotus crassicornis*

Ag. vir. : *Agrilus viridis*

Rh. Lep. : genres *Rhagium* et *Leptura*

Ul. pl. : *Uleiota planata*

Par. fil. : *Parabaptistes filicornis*

St. vil. : *Stenagostus villosus*

pour les 18 espèces les plus communes prises deux à deux met en évidence l'existence de trois synusies qui correspondent à trois stades de peuplement (fig. 23).

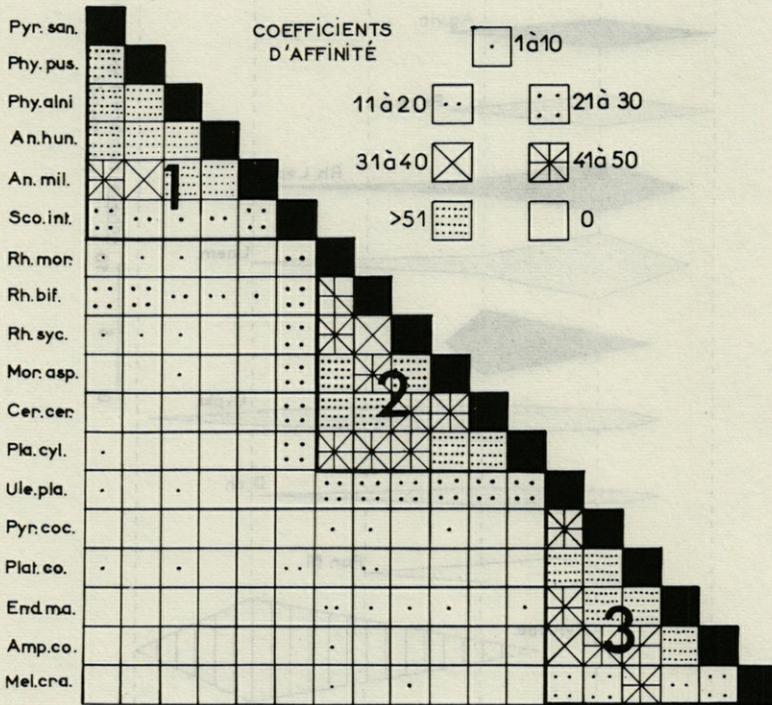


FIG. 23. — Faune corticole du chêne. Calcul des coefficients d'affinité entre les 18 espèces les plus communes et mise en évidence de trois synusies.

- |  |  |
|--|--|
| Pyr. san. : <i>Pyrrhidium sanguineum</i> | Mor. asp. : <i>Morimus asper</i>             |
| Phy. pus. : <i>Phymatodes pusillus</i>   | Cer. cer. : <i>Cerambyx cerdo</i>            |
| Phy. alni : <i>Phymatodes alni</i>       | Pla. cyl. : <i>Platypus cylindrus</i>        |
| An. hun. : <i>Anthaxia hungarica</i>     | Ule. pla. : <i>Uleiota planata</i>           |
| An. mil. : <i>Anthaxia millefolii</i>    | Pyr. coc. : <i>Pyrochroa coccinea</i>        |
| Sco. int. : <i>Scolytus intricatus</i>   | Pla. co. : <i>Platysoma compressum</i>       |
| Rh. mor. : <i>Rhagium mordax</i>         | End. ma. : <i>Endophloeus marcowichianus</i> |
| Rh. bif. : <i>Rhagium bifasciatum</i>    | Amp. co. : <i>Ampedus corsicus</i>           |
| Rh. syc. : <i>Rhagium sycophanta</i>     | Mel. cra. : <i>Melanotus crassicornis</i>    |

*Premier stade.* Pendant une période qui dure de un à trois ans après la mort de l'arbre l'écorce est encore assez fortement adhérente à l'aubier sous-jacent; elle abrite de nombreuses larves de *Cerambycidae* de petite taille qui appartiennent aux genres *Pyrrhidium* et *Phymatodes* et des larves de *Buprestidae* du genre *An-*

*thaxia*. Ces larves xylophages constituent l'essentiel de la faune, soit 82 % du nombre total des Coléoptères rencontrés. Quelques rares prédateurs sont aussi présents, soit à l'état larvaire comme le *Lycidae Lygistopterus sanguineus*, soit à l'état larvaire et imaginal comme le *Colydiidae Colydium elongatum*, les *Histeridae Platysoma frontale* et *P. compressum*. Le *Scolytidae Scolytus intricatus* s'installe assez tardivement et est peu fréquent. La faune est relativement pauvre, aussi bien en ce qui concerne le nombre d'espèces que le nombre d'individus. Trente quatre relevés ont été effectués à ce stade; le nombre d'espèces devient constant à partir de 12 relevés. L'ensemble de ces douze relevés renferme 11 espèces et 174 exemplaires et couvre 250 décimètres carrés. L'indice de diversité est donc de 2,5 et la densité de faune est de 0,7 Coléoptère au décimètre carré seulement. Les espèces de cette synusie sont indiquées dans le tableau XX.

TABLEAU XX

Faune corticole du chêne. Premier stade. 12 relevés

espèces	constance	fréquence
<u>constantes</u> : 5 espèces		
<i>Pyrhidium sanguineum</i>	66	24
<i>Phymatodes pusillus</i>	50	10
<i>Phymatodes alni</i>	75	14
<i>Anthaxia hungarica</i>	83	22
<i>Anthaxia millefolii</i>	75	12
<u>accessoires</u> : 3 espèces		
<i>Platysoma frontale</i>	33	2
<i>Rhagium bifasciatum</i>	31	6
<i>Colydium elongatum</i>	33	3
<u>accidentelles</u> : 3 espèces		
<i>Scolytus intricatus</i>	16	2
<i>Platysoma compressum</i>	8,5	1
<i>Lygistopterus sanguineus</i>	16	4

2° *stade*. Pendant une période qui commence de deux à trois ans après la mort de l'arbre et qui dure trois années environ l'écorce devient moins adhérente; les larves de *Cerambycidae* des genres *Phymatodes* et *Pyrhidium* disparaissent peu à peu et elles sont remplacées par celles des genres *Rhagium*, *Morimus* et *Cerambyx* de la même famille. Deux *Scolytidae* s'installent sous l'écorce ou dans son épaisseur : ce sont *Platypus cylindrus* et *Scolytus intricatus*. Les larves de *Buprestidae* ont disparu. Les espèces prédatrices, plus nombreuses, sont encore des *Colydiidae* (*Colydium elon-*

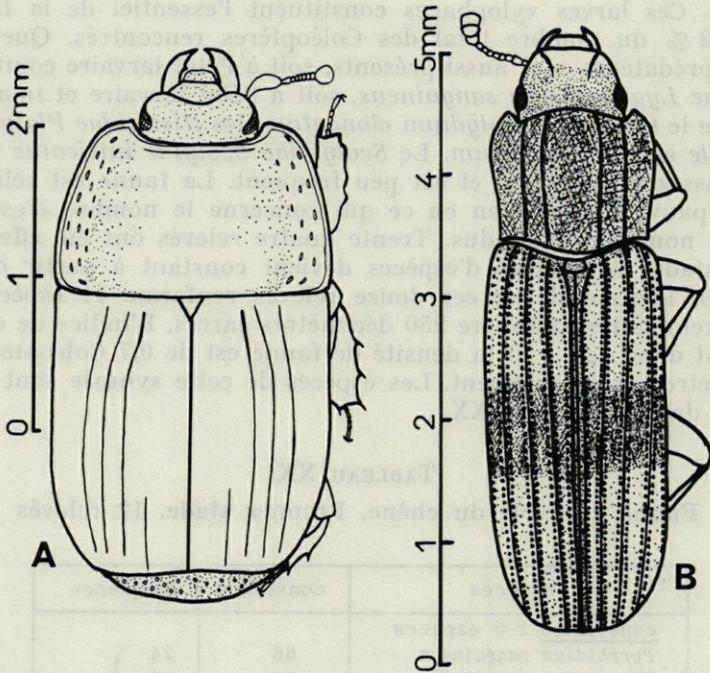


FIG. 24. — Coléoptères caractéristiques du milieu cortical. A droite le Colydiidae *Ditoma crenata*; à gauche l'Histeridae *Platysoma compressum*.

*gatum*, *Ditoma crenata*, *Synchita angularis*) et des *Histeridae* (*Platysoma compressum*, *Platysoma elongatum*). Un certain nombre de saprophages ou de mangeurs de moisissures comme *Corticaria sylvicola* apparaissent lorsque se développent des filaments mycéliens du genre *Penicillium* (ou d'un genre voisin) assez fréquents sous les écorces de chêne mais absents sous les écorces de hêtre. La faune au deuxième stade est un peu plus variée qu'au premier stade. Seize relevés (sur les 27 effectués) contenaient 16 espèces et 391 exemplaires soit un indice de diversité de 3,6. La surface inventoriée est de 310 décimètres carrés ce qui correspond à une densité de faune de 1,2 Coléoptères au décimètres carré.

**3<sup>e</sup> stade.** Comme dans le cas du hêtre, à partir de la sixième année environ après la mort de l'arbre l'écorce s'enlève facilement par larges plaques ou même tombe spontanément. Un feutrage plus ou moins dense de filaments mycéliens s'installe souvent sous l'écorce. La faune de ce stade est surtout caractérisée, comme chez le hêtre, par le Coléoptère saproxylophage *Pyrochroa coccinea*. De

TABLEAU XXI

Faune corticole du chêne. Deuxième stade. 16 relevés

espèces	constance	fréquence
<u>constantes</u> : 6 espèces		
<i>Rhagium mordax</i>	56	4,9
<i>Rhagium bifasciatum</i>	62	4
<i>Morium asper</i>	50	3
<i>Cerambyx cerdo</i>	62	2,5
<i>Rhagium sycophanta</i>	75	5,3
<i>Platypus cylindrus</i>	50	28,8
} 48,5		
<u>accessoires</u> : 4 espèces		
<i>Platysoma compressum</i>	31	5,7
<i>Uleiota planata</i>	43	4,8
<i>Scolytus intricatus</i>	25	13,2
<i>Endophloeus marcowichianus</i>	25	1,2
<i>Colyidium elongatum</i>	25	3,6
} 38,5		
<u>accidentelles</u> : 6 espèces		
<i>Bryaxis sanguinea</i>	6	0,1
<i>Corticaria sylvicola</i>	6	2,7
<i>Placonotus testaceus</i>	18	2,7
<i>Synchita angularis</i>	13	1,2
<i>Ditoma crenata</i>	18	3,6
<i>Litaréus connexus</i>	18	2,7
} 13,0		

nombreux prédateurs viennent exploiter ce milieu : des *Elateridae* des genres *Ampedus*, *Melanotus*, *Lacon*; des *Colydiidae* des genres *Cerylon*, *Cicones*, *Synchita*.

On observe à ce stade l'arrivée de nombreuses espèces de petite taille, prédatrices, saprophages ou mycétophages qui se retrouveront ultérieurement dans les complexes saproxyliques. Ce sont par exemple des Psélaphides comme *Bibloporus mayeti*, des Lathridides comme *Aridius nodifer*, des Histérides comme *Abraeus globosus*, des Staphylinides comme *Microglossa pulla*, *Homoeusa acuminata*, *Euryusa sinuata*, des Endomychides comme *Microchondrus gibberosus* (tableau XXII). Ceci explique la richesse de la faune. Trente relevés ont été effectués et 34 espèces s'y rencontrent. Le nombre des espèces devient constant à partir de onze relevés avec 246 exemplaires sont un indice de diversité égal à 11,5. La densité de faune est de 1,1 Coléoptère au dm<sup>2</sup>.

L'évolution quantitative des espèces les plus importantes de la faune corticole du chêne est représentée sur la figure 25 d'après les moyennes calculées sur l'ensemble des relevés.

TABLEAU XXII  
Faune corticole du chêne. Troisième stade. 11 relevés

espèces	constance	fréquence
<u>constantes</u> : 5 espèces		
<i>Pyrochroa coccinea</i>	90	35
<i>Uleiota planata</i>	81	11,7
<i>Platysoma compressum</i>	63	8,1
<i>Endophloeus marcowichianus</i>	54	3,9
<i>Ampedus corsicus</i>	90	10
} 69,7		
<u>accessoires</u> : 7 espèces		
<i>Phloeopora corticalis</i>	27	2,8
<i>Platysoma frontale</i>	27	3,2
<i>Melanotus crassicollis</i>	36	4,2
<i>Lacon punctatum</i>	45	1,7
<i>Rhizophagus nitidulus</i>	27	2,6
<i>Enicmus testaceus</i>	45	2,4
<i>Cerylon histeroides</i>	45	5,2
} 22,1		
<u>accidentelles</u> : 22 espèces		
<i>Cryptophagus immixtus</i>	9	
<i>Hypophloeus unicolor</i>	19	
<i>Hypophloeus bicolor</i>	9	
<i>Hypophloeus fasciatus</i>	19	
<i>Cerylon ferrugineum</i>	19	
<i>Cicones pictus</i>	9	
<i>Microchondrus gibberosus</i>	9	
<i>Lygistopterus sanguineus</i>	19	
<i>Ctesias serra</i>	9	
<i>Abraeus globosus</i>	23	
<i>Paromalus flavicornis</i>	19	
<i>Aleochara spissicornis</i>	9	
<i>Homoëusa acuminata</i>	9	
<i>Microglossa pulla</i>	9	
<i>Euryusa sinuata</i>	9	
<i>Dromius meridionalis</i>	9	
<i>Tenebrioides fuscus</i>	19	
<i>Bibloporus mayeti</i>	9	
<i>Litaræus connexus</i>	9	
<i>Aridius nodifer</i>	19	
<i>Synchita angularis</i>	9	
<i>Cerylon fagi</i>	9	
		ensemble des 22 espèces
		} 8,2

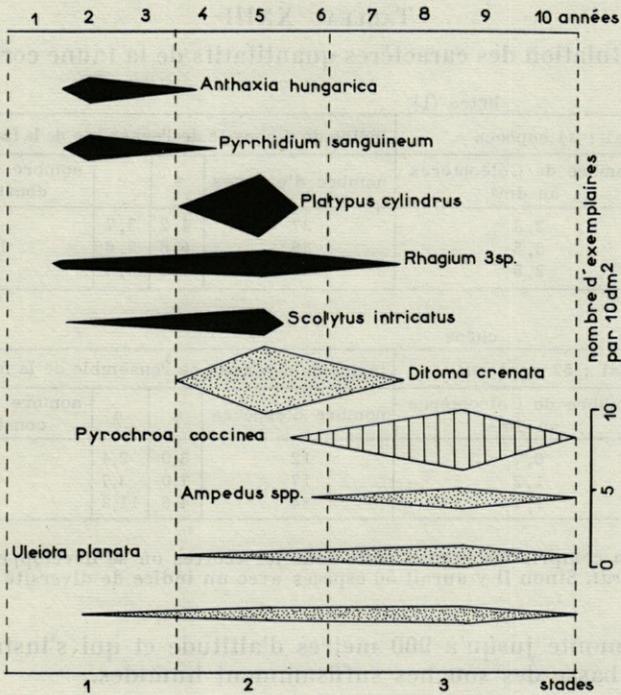


FIG. 25. — Evolution quantitative des principales espèces de la faune corticole du chêne. La largeur des bandes est proportionnelle au nombre d'exemplaires (moyennes calculées d'après la totalité des prélèvements). En noir : espèces xylophages; en hachures : espèce saproxylophage; en pointillés : espèces prédatrices. Les prédateurs *Uleiota planata* et *Platysoma* sp. sont présents presque tout le temps. La bande inférieure en pointillé correspond aux deux espèces de *Platysoma*.

Les principaux caractères quantitatifs des biocénoses corticales sont regroupés dans le tableau XXIII. Ils seront examinés plus loin (page 628).

### La faune du bois.

Dans le bois mort les Coléoptères représentent encore, de même que sous les écorces, le groupe dominant aussi bien en ce qui concerne le nombre d'espèces que le nombre d'individus ou la biomasse. On ne rencontre guère comme autres Insectes que des larves de Diptères *Tipulidae* (*Tipula* sp.) et *Asilidae* (*Laphria* sp.), et plus rarement à la Massane des colonies du termite *Calotermes flavicol-*

TABLEAU XXIII

Récapitulation des caractères quantitatifs de la faune corticole

hêtre (1)

Total : 34 espèces		indice de diversité de l'ensemble de la faune $\alpha = 5$			
stades	nombre de Coléoptères au dm <sup>2</sup>	nombre d'espèces	s	$\alpha$	nombre d'espèces constantes
1	2,3	27	4,2	3,7	6
2	3,5	36	6,8	2,6	12
3	2,5	42	7,6	5,2	9

chêne

Total : 52 espèces		indice de diversité de l'ensemble de la faune $\alpha = 12$			
stades	nombre de Coléoptères au dm <sup>2</sup>	nombre d'espèces	s	$\alpha$	nombre d'espèces constantes
1	0,7	12	8,0	2,4	5
2	1,2	17	7,0	3,7	7
3	1,1	34	4,6	11,3	5

(1) Non compris les relevés faits sous les écorces où se développe *Nummularia bulliardii*. Sinon il y aurait 50 espèces avec un indice de diversité de 7,6.

*lis* qui remonte jusqu'à 900 mètres d'altitude et qui s'installe surtout à la basse des souches suffisamment humides.

1° La faune du bois de hêtre

Les trois stades que nous avons distingués dans la décomposition du bois de hêtre pour l'étude de la faune corticole sont valables pour l'étude de la faune qui pénètre à l'intérieur du bois. Le calcul des coefficients d'affinité et l'emploi du critère du  $\chi^2$  pour 19 espèces parmi les plus communes montre en effet qu'il existe trois synusies qui se succèdent pendant la décomposition des hêtres morts (figure 26).

*Premier stade.* Les premiers Coléoptères qui pénètrent à l'intérieur du bois des hêtres morts sont des larves de *Cerambycidae* qui appartiennent aux genres *Rhagium*, *Anaglyptus* et *Xylotrechus*. Il s'y joint des larves d'*Eucnemidae* tels que *Melasis buprestoides* et *Isorrhhipis melasoides*. A ce stade le bois a encore une texture et une couleur à peu près semblables à celles que l'on observe dans le bois vivant. Il est nécessaire de le fragmenter à la hache pour en extraire la faune. Ce stade dure environ pendant une période de un à quatre ans après la mort de l'arbre.

Vingt sept relevés ont été effectués à ce stade. Le nombre d'espèces présentes est constant à partir de 10 relevés qui correspondent

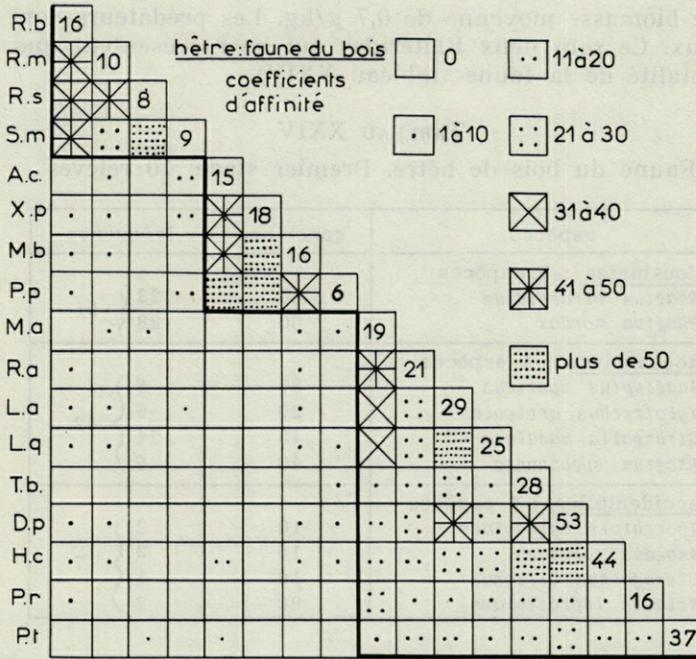


FIG. 26. — Mise en évidence de trois synusies dans la faune du bois de hêtre. Les coefficients d'affinité sont calculés pour les 17 espèces les plus abondantes. Dans la diagonale on a indiqué le nombre de relevés où chaque espèce est présente.

Rb : *Rhagium bifasciatum*  
 Rm : *Rhagium mordax*  
 Rs : *Rhagium sycophanta*  
 Sm : *Strangalia maculata*  
 Ac : *Anobium costatum*  
 Xp : *Xestobium plumbeum*  
 Mb : *Melasis buprestoides*  
 Pp : *Ptilinus pectinicornis*  
 Ma : *Morimus asper*

Ra : *Rosalia alpina*  
 La : *Leptura aurulenta*  
 Lq : *Leptura quadrfasciata*  
 Tb : *Tomoxia biguttata*  
 Dp : *Dorcus parallelipedus*  
 Hc : *Helops coeruleus*  
 Pr : *Platyrhinus resinosus*  
 Pt : *Pycnomerus terebrans*

à 100 décimètres cubes de bois et qui renferment 10 espèces seulement avec 142 exemplaires. L'indice de diversité est donc faible et égal à 2,5 et la densité de faune n'est que de 0,71 Coléoptère au décimètre cube. Seuls les *Cerambycidae Rhagium bifasciatum* et *Rhagium mordax* ont une constance assez élevée et égale à 60 %. Les autres espèces sont beaucoup moins constantes. Sur les 27 relevés six ne renfermaient aucun insecte. La biomasse calculée en grammes par kilogramme de bois sec est faible. La pesée de tous les Coléoptères recueillis dans 4 prélèvements et conservés vivants donne une biomasse de 2,157 g pour un poids de bois évalué à 32 kg

soit une biomasse moyenne de 0,7 g/kg. Les prédateurs sont peu nombreux. Ce sont deux Elatérides qui ne représentent que 3 % de la totalité de la faune (tableau XXIV).

TABLEAU XXIV  
Faune du bois de hêtre. Premier stade. 10 relevés

espèces	constance	fréquence
<u>constantes</u> : 2 espèces		
<i>Rhagium bifasciatum</i>	60	23
<i>Rhagium mordax</i>	60	28
		} 51
<u>accessoires</u> : 4 espèces		
<i>Anaglyptus mysticus</i>	30	6
<i>Xylotrechus arvicola</i>	20	6
<i>Strangalia maculata</i>	40	24
<i>Rhagium sycophanta</i>	40	6
		} 42
<u>accidentelles</u> : 4 espèces		
<i>Isorrhhipis melasoides</i>	10	2
<i>Ampedus corsicus</i>	10	2
<i>Stenagostus villosus</i>	10	1
<i>Melasis buprestoides</i>	20	2
		} 7

*Deuxième stade.* Le bois mort des hêtres, à ce stade, est surtout attaqué par des larves d'*Anobiidae* qui, avec six espèces, représentent 62,2 % de tous les Coléoptères présents. Les *Eucnemidae* avec 3 espèces viennent en second rang et constituent 15,8 % de la faune. Enfin les *Cerambycidae* ont 5 espèces qui constituent seulement 8,8 % de la faune. Les xylophages sont donc nettement dominants à ce stade puisqu'ils représentent 92,8 % de tous les Coléoptères rencontrés. Les prédateurs sont aussi peu nombreux qu'au premier stade. Ce sont essentiellement les larves du Cleride *Opilo mollis*, celles de l'Ostomatide *Nemosona elongatum* et celles des Elaterides des genres *Ampedus* et *Stenagostus*.

Vingt-cinq relevés correspondant à ce stade ont été effectués et le nombre d'espèces devient constant à partir de vingt relevés qui correspondent à 60 dm<sup>3</sup> de bois et qui renferment 21 espèces avec 307 exemplaires soit un indice de diversité égal à 5,1 et une densité de 5 Coléoptères au dm<sup>3</sup>. La faune est donc plus abondante et plus diversifiée qu'au premier stade; la biomasse est aussi un peu plus importante : elle est de 0,15 g par kg de bois sec. Le tableau XXV donne la liste des espèces rencontrées au deuxième stade.

TABLEAU XXV  
Faune du bois de hêtre. Deuxième stade. 20 relevés

espèces	fréquence	constancé	
<u>constantes</u> : 5 espèces			
<i>Anobium costatum</i>	23,1	} 55,5	65
<i>Anobium punctatum</i>	9,4		55
<i>Xestobium plumbeum</i>	11,0		70
<i>Melasis buprestoides</i>	12,0		70
<u>accessoires</u> : 3 espèces			
<i>Anobium inexpectatum</i>	5,2	} 13,5	25
<i>Ptilinus pectinicornis</i>	6,1		35
<i>Nemosoma elongatum</i>	2,2		25
<u>accidentelles</u> : 13 espèces			
<i>Rhagium bifasciatum</i>	4,5	} 31	10
<i>Lichenophanes varius</i>	3,7		15
<i>Lyctus brunneus</i>	1,6		15
<i>Isorrhhipis melasoides</i>	3,9		10
<i>Strangalia maculata</i>	3,6		10
<i>Rhagium mordax</i>	2,7		10
<i>Grammoptera ruficornis</i>	0,9		10
<i>Hesperophanes pallidus</i>	0,6		5
<i>Opilo mollis</i>	1,9		10
<i>Eucnemis capucina</i>	0,9		5
<i>Ampedus corsicus</i>	1		20
<i>Stenagostus villosus</i>	3		15
<i>Ampedus sp.</i>	3		15

*Troisième stade.* Le bois est de plus en plus envahi par les champignons lignicoles et par les Coléoptères xylophages et saproxylophages. Très fréquemment il est possible de fragmenter à la main ce bois devenu moins dur et plus friable sous l'action mécanique et chimique de ces multiples attaques. Quatre-vingts relevés ont été effectués à ce stade et ils ont fourni 72 espèces. Douze arbres ont été suivis pendant 7 années et ont fourni ainsi la matière de 59 relevés. Les 21 autres ont été effectués sur des arbres pour lesquels il a été possible d'évaluer la date de la mort avec précision. En tout 1 751 Coléoptères ont été récoltés ce qui correspond à un indice de diversité de 15,1 beaucoup plus élevé qu'aux deux stades précédents. Pour un poids de bois de 10 kg environ correspondant à deux relevés, la biomasse de Coléoptères était de 31,716 g soit une biomasse de 3 g par kg de bois sec en moyenne.

Le stade 3 dure assez longtemps, huit ans en moyenne. Il est possible d'y distinguer deux phases de peuplement en fonction des espèces de Coléoptères qui s'y rencontrent. Nous appellerons ces deux phases la phase à Cérambycides et la phase à Lucanides et Ténébrionides.

Phase à Cérambycides :

Les espèces les plus caractéristiques de cette phase appartiennent aux genres *Morimus*, *Rosalia*, *Prionus*, *Aegosoma* et *Leptura*, tous les cinq de la famille des *Cerambycidae*. Les sept espèces que ces genres renferment ont toutes une constance supérieure à 50 % et elles forment 34,1 % de la faune. Les espèces accessoires sont essentiellement des formes saproxylophages comme *Dorcus parallelipedus*, *Helops coeruleus*, *Platyrhinus resinosus*, *Prionychus ater* et *Melasia culinaris* qui constituent 30 % de la faune. Les prédateurs sont des Elatérides des genres *Ampedus*, *Melanotus* et *Stenagostus* et des Colydiides comme *Colydium elongatum* et *Cerylon spp.* (tableau XXVIa).

TABLEAU XXVIa

Faune du hêtre. Espèces les plus communes du stade 3 a.  
44 relevés; 812 exemplaires; 54 espèces

	constance	fréquence	nombre d'exemplaires par 20 dm <sup>3</sup> de bois
<u>constantes</u> : 7 espèces			
<i>Morimus asper</i>	52	8,6	4,1
<i>Rosalia alpina</i>	54	3,4	1,7
<i>Aegosoma scabricorne</i>	52	3,2	1,5
<i>Prionus coruarius</i>	50	2,9	1,4
<i>Leptura aurulenta</i>	56	7,5	3,6
<i>Leptura quadrfasciata</i>	59	2,5	1,2
<i>Leptura scutellata</i>	54	6,0	2,9
<u>accessoires</u> : 7 espèces			
<i>Tomoxia biguttata</i>	31	2,7	1,3
<i>Mordella sp.</i>	25	2,5	1,2
<i>Dorcus parallelipedus</i>	36	13,6	6,5
<i>Helops coeruleus</i>	34	12,5	6
<i>Ampedus corsicus</i>	32	3,2	1,5
<i>Ptilinus pectinicornis</i>	34	2,0	0,8
<i>Melanotus crassicollis</i>	32	1,6	0,7
<u>accidentelles</u> : 40 espèces			
<i>Prionychus ater</i>	13	2,4	1
<i>Pseudocistella ceramboides</i>	9	1,2	0,5
<i>Melasia culinaris</i>	20	3,6	1,5
<i>Melandrya caraboides</i>	7	0,2	0,1
<i>Hypophloeus unicolor</i>	22	5,0	2,1
<i>Rhagium bifasciatum</i>	7	1,4	0,6
<i>Rhagium mordax</i>	11	1,6	0,7
<i>Diplocoelus façi</i>	20	0,2	0,1
<i>Pycnomerus terebrans</i>	13	0,2	0,1
<i>Melasis buprestoides</i>	15	1,2	0,5
<i>Isorrhhipis melasoides</i>	7	1,4	0,6
<i>Stenagostus villosus</i>	9	3,8	1,6
autres espèces		5,5	2,2

*Phase à Lucanides et Ténébrionides :*

Au bout de trois à quatre ans les larves de Cérambycides xylophages disparaissent à l'exception de celles du genre *Leptura* (*L. aurulenta*, *L. quadrifasciata*, *L. scutellata*) qui subsistent même dans le bois assez décomposé et qui ne disparaissent que vers la huitième année. Les Eucnemides disparaissent aussi. Les Coléoptères saproxylophages deviennent dominants avec deux espèces de Ténébrionides (*Helops coeruleus* et *Melasia culinaris*), des Lucanides (*Dorcus parallelipedus* et parfois *Aesalus scarabeoides*), des Mordellides (*Tomoxia biguttata* et *Mordella sp.*) des Alleculides (*Pseudocistella ceramboides* et *Prionychus ater*). Des Colydiides prédateurs qui étaient jusqu'ici localisés sous l'écorce pénètrent profondément à l'intérieur du bois lorsque celui-ci devient assez friable : ce sont les espèces du genre *Cerylon* et *Colydium elongatum*. Les larves prédatrices d'Elatérides deviennent abondantes (tableau XXVIb).

TABLEAU XXVIb

Faune du hêtre. Espèces les plus communes du stade 3 b.  
36 relevés; 939 exemplaire: 42 espèces

espèces	constance	fréquence	nombre d'exemplaires par 20 dm <sup>3</sup> de bois
<b>constantes : 8 espèces</b>			
<i>Tomoxia biguttata</i>	55	7,3	3,6
<i>Mordella sp.</i>	58	4,2	2,4
<i>Dorcus parallelipedus</i>	80	14,1	10
<i>Helops coeruleus</i>	63	7,6	4,5
<i>Ampedus corsicus</i>	72	16,2	9
<i>Prionychus ater</i>	50	7,6	4,5
<i>Pseudocistella ceramboides</i>	52	2,8	2
<i>Melasia culinaris</i>	66	6,6	4
<b>accessoires : 10 espèces</b>			
<i>Cerylon histeroides</i>	47	3,4	1,8
<i>Cerylon fagi</i>	41	1,3	0,7
<i>Pycnomerus terebrans</i>	44	1,0	0,6
<i>Melanotus crassicollis</i>	38	1,1	0,6
<i>Hypophloeus unicolor</i>	47	6,6	3,7
<i>Hymenalia rufipes</i>	33	2,1	1,1
<i>Platyrhinus resinosus</i>	27	1,9	1
<i>Melandrya caraboides</i>	25	2,5	1,3
<i>Diplocoelus fagi</i>	27	0,9	0,5
<i>Stenagostus villosus</i>	25	1,3	0,7
<i>Platysoma frontale</i>	25	2,5	1,3
<b>accidentelles : 24 espèces</b>			
<i>Leptura aurulenta</i>	19	0,2	0,1
<i>Leptura quadrifasciata</i>	13	0,6	0,3
<i>Leptura scutellata</i>	11	0,2	0,1
<i>Colydium elongatum</i>	19	0,9	0,5
<i>Gnorimus nobilis</i>	13	1,1	0,6
autres espèces		6,0	8,9

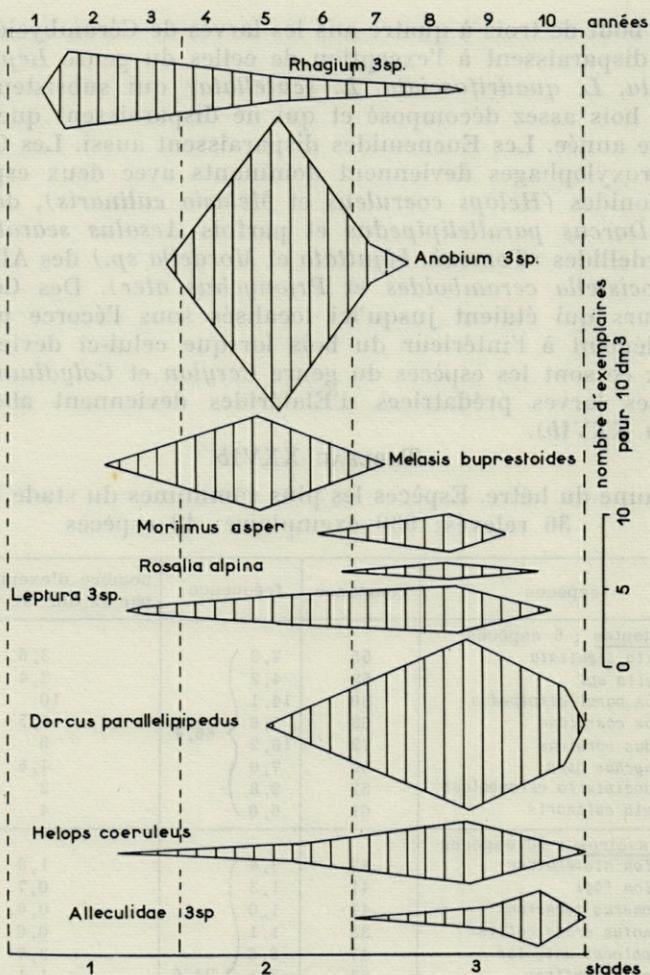


FIG. 27. — Evolution quantitative des principales espèces de Coléoptères xylophages et saproxylophages du bois mort de hêtre. Moyennes calculées sur l'ensemble des relevés.

L'évolution quantitative des principales espèces est représentée sur la figure 27, et les principales caractéristiques quantitatives des divers stades sur le tableau XXVII.

TABLEAU XXVII  
Faune du bois de hêtre. Caractéristiques quantitatives  
des divers stades de peuplement

stades	nombre de Coléoptères par dm <sup>3</sup>	nombre d'espèces	indice de diversité $\alpha$	dispersion des fréquences	nombre d'espèces constantes	biomasse en g par kg
1	0,7	10	2,5	10	2	0,07
2	5	18	5,1	5,2	5	0,15
3a	2,3	54	13	2,9	7	3
3b	3,2	42	8,9	3,5	8	
total	2,5	87	18,1		21	

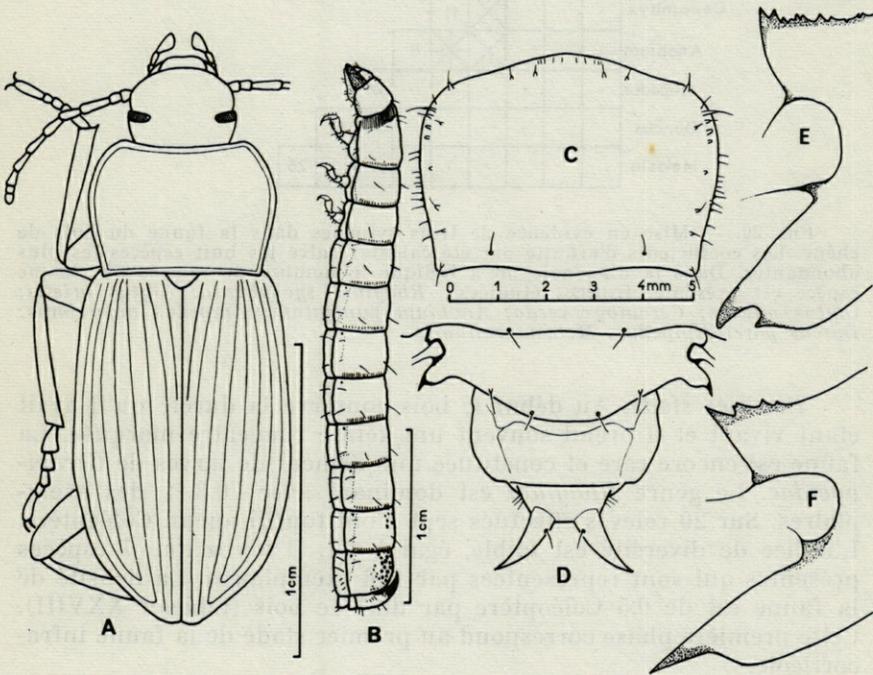


FIG. 28. — Morphologie du Tenebrionidae *Helops coeruleus*, espèce abondante dans le bois mort de hêtre. A : imago, face dorsale. B : larve adulte, vue de profil. C : pronotum de la nymphe. D : derniers segments abdominaux de la nymphe, face dorsale. E et F : détail des expansions latérales (ou lamelles épipleurales) des deux avant derniers segments abdominaux de la nymphe.

## 2° LA FAUNE DU BOIS DE CHÊNE

Les 70 relevés quantitatifs effectués permettent de suivre l'évolution de la faune du chêne. Le calcul des coefficients d'affinité pour les espèces les plus communes ainsi que l'emploi du critère du  $\chi^2$

mettent en évidence l'existence de 3 synusies correspondant à 3 phases de peuplement. Le bois de chêne est généralement attaqué beaucoup moins vite que celui du hêtre par les Coléoptères qui y sont moins nombreux. Ceci est surtout net au 3<sup>e</sup> stade dont on peut évaluer la durée moyenne à 10 années au lieu de 5 années dans le cas du hêtre.

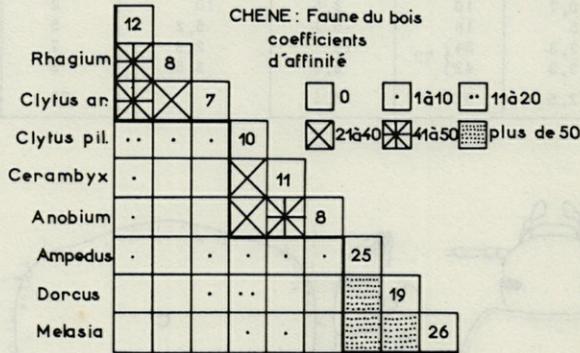


FIG. 29. — Mise en évidence de trois synusies dans la faune du bois de chêne. Les coefficients d'affinité ont été calculés entre les huit espèces les plus abondantes. Dans la diagonale on a indiqué le nombre de relevés où chaque espèce est présente. Espèces étudiées : *Rhagium sycophanta*; *Clytus arietis*; *Clytus pilosus*; *Cerambyx cerdo*; *Anobium punctatum*; *Ampedus nigerrimus*; *Dorcus parvillipipedus*; *Melasia culinaris*.

*Premier stade.* Au début le bois conserve la dureté qu'il avait étant vivant et il prend souvent une teinte rougeâtre marquée. La faune est encore rare et constituée uniquement de larves de *Cerambycidae*. Le genre *Rhagium* est dominant avec 70,3 % des exemplaires. Sur 20 relevés effectués sept n'ont fourni aucun Coléoptère. L'indice de diversité est faible, égal à 1,7. Il n'y a que 7 espèces présentes qui sont représentées par 106 exemplaires. La densité de la faune est de 0,5 Coléoptère par dm<sup>3</sup> de bois (tableau XXVIII). Cette première phase correspond au premier stade de la faune infracorticale.

*Deuxième stade.* Le bois toujours assez dur et résistant prend une coloration encore plus foncée tandis que l'écorce devient plus facilement déhiscente. La faune est un peu plus abondante : les quinze relevés ont fourni 17 espèces avec 154 exemplaires soit un indice de diversité égal à 4,9 et une densité de 1 Coléoptère par dm<sup>3</sup> de bois. Deux relevés n'ont pas fourni d'Insectes. On trouve à ce stade 9 espèces de *Cerambycidae* qui constituent 61,7 % de la faune. Parmi elles 7 étaient déjà présentes dans la première phase. Le

TABLEAU XXVIII  
Faune du bois de chêne. Premier stade

espèces	constance	fréquence
<u>constante</u> : une espèce <i>Rhagium sycophanta</i>	53	51,5
<u>accessoires</u> : 2 espèces <i>Clytus arietis</i> <i>Clytus pilosus</i>	38 30	12,3 9,4 } 21,7
<u>accidentelles</u> : 4 espèces <i>Rhagium mordax</i> <i>Rhagium bifasciatum</i> <i>Mesosa curculionides</i> <i>Tetrops praeustus</i>	23 23 7 7	11,2 11,6 2 2 } 26,8

genre *Rhagium* devient moins important et ne constitue plus que 35 % de l'ensemble des Coléoptères; les *Anobiidae* avec 3 espèces et 21,8 % des Coléoptères forment l'élément nouveau. Les prédateurs, absents lors de la première phase, sont encore très rares. Ils ne sont représentés que par le *Colydiidae Tereodus cylindricus* (tableau XXIX).

TABLEAU XXIX  
Faune du bois de chêne. Deuxième stade

espèces	constance	fréquence
<u>constantes</u> : 5 espèces <i>Cerambyx cerdo</i> <i>Anobium nitidum</i> <i>Rhagium mordax</i> <i>Rhagium bifasciatum</i> <i>Melasis buprestoides</i>	60 70 60 80 50	12,2 17,3 18,3 12,7 7,5 } 68,0
<u>accessoires</u> : 5 espèces <i>Morimus asper</i> <i>Clytus arietis</i> <i>Clytus pilosus</i> <i>Grammoptera ustulata</i> <i>Rhagium sycophanta</i>	30 30 30 30 40	1,3 5,2 3,6 2,4 4,5 } 17
<u>accidentelles</u> : 7 espèces <i>Tereodus cylindricus</i> <i>Ochina latreillei</i> <i>Marolia variegata</i> <i>Lyctus brunneus</i> <i>Hedobia pubescens</i> <i>Bostrychus capucinus</i> <i>Tetrops praeustus</i>	20 20 20 10 10 10 10	3 3 3 1,5 1,5 1,5 1,5 } 15

*Troisième stade.* Le bois des chênes arrivés à ce stade est peu à peu envahi par une carie rouge due aux champignons tels que *Polyporus sulfureus*; ce bois devient de plus en plus friable et se fragmente de plus en plus facilement à la main. Les Coléoptères xylophages deviennent moins nombreux. Ils ne sont plus représentés que par 4 espèces de *Cerambycidae* qui forment seulement 10 % de la faune. Les saproxylophages, au contraire, représentent 34 % de tous les Coléoptères. Ce sont essentiellement des *Tenebrionidae* (*Helops coeruleus* et *Melasia culinaris*) et des *Scarabaeoidea* (*Dorcus parallelipipedus* et *Valgus hemipterus*). Les larves prédatrices d'*Elateridae* sont abondantes et ont une fréquence élevée, surtout celles du genre *Ampedus*. Les quatre espèces de ce genre forment à elles seules 34,3 % de la faune coléoptérologique. *Ampedus nigerrimus* est inféodé pratiquement au bois mort de chêne où sa fréquence est grande; l'espèce la plus remarquable est *A. quadrisignatus* (cf. p. 572).

TABLEAU XXX  
Faune du bois de chêne. Troisième stade

espèces	constance	fréquence
<u>constantes</u> : 6 espèces		
<i>Ampedus nigerrimus</i>	70	18
<i>Dorcus parallelipipedus</i>	56,6	12,6
<i>Ampedus praeustus</i>	63,3	9
<i>Melasia culinaris</i>	76,6	8
<i>Hypophloeus unicolor</i>	53,3	7
<i>Melanotus crassicornis</i>	60	4
		} 58,6
<u>accessoires</u> : 9 espèces		
<i>Platysoma frontale</i>	26,6	3
<i>Platysoma compressum</i>	30	2
<i>Platysoma elongatum</i>	26,6	3
<i>Ampedus corsicus</i>	40	7
<i>Pycnomerus terebrans</i>	33,3	3,1
<i>Colydium elongatum</i>	36,6	2,1
<i>Palorus depressus</i>	33,3	2
<i>Allecula morio</i>	26,6	2
<i>Morimus asper</i>	26,6	4
		} 28,2
<u>accidentelles</u> : 26 espèces		
<i>Valgus hemipterus</i>	6	0,5
<i>Ampedus quadrisignatus</i>	3	0,3
<i>Helops coeruleus</i>	10	3
<i>Orchesia micans</i>	10	1
autres espèces		8,4
		} 13,2

Cette arrivée de saproxylophages et de prédateurs est la cause de la richesse de la faune qui est bien plus abondante qu'aux stades précédents. Les 35 relevés analysés nous ont fourni 41 espèces représentées par 596 exemplaires ce qui correspond à un indice de diversité de 10,1 et à une densité de 2,1 Coléoptères au décimètre cube (tableau XXX).

L'évolution quantitative des principales espèces du bois mort de chêne est représenté figure 30.

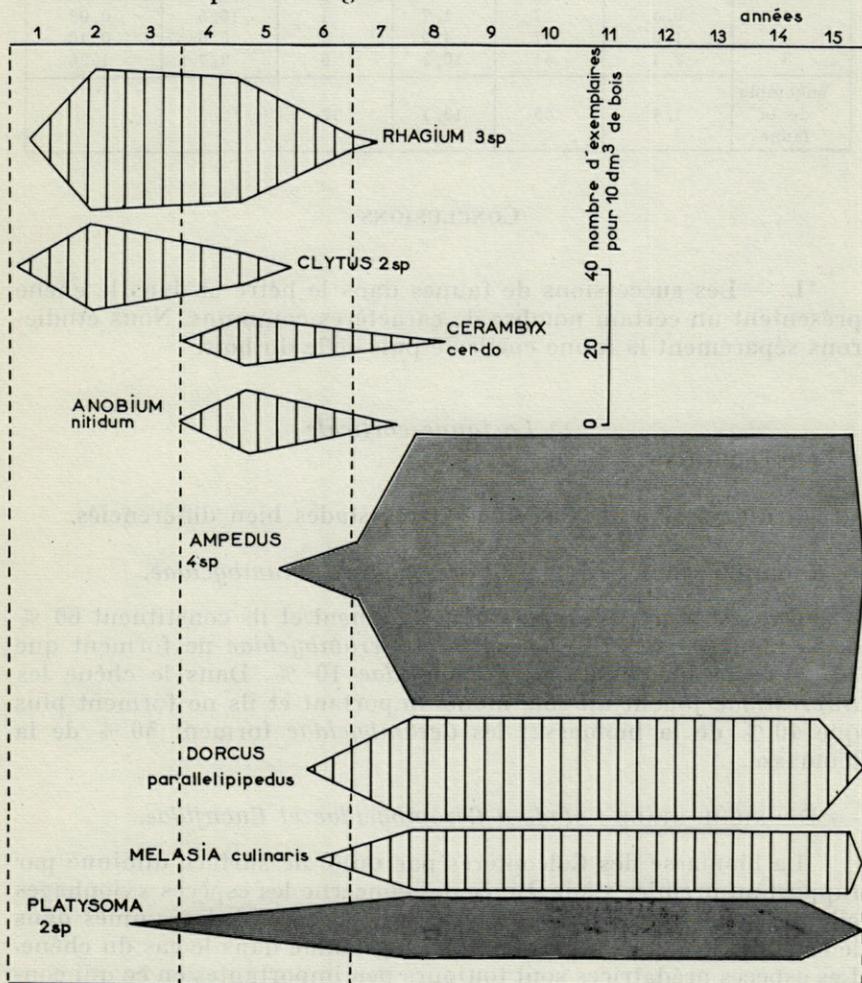


FIG. 30. — Evolution quantitative des espèces de Coléoptères les plus communes dans le bois mort de chêne. En hachures : espèces xylophages ou saproxylophages ; en gris : espèces prédatrices. Moyennes calculées sur l'ensemble des relevés.

TABLEAU XXXI  
Faune du bois de chêne.  
Caractéristiques quantitatives de la faune aux divers stades  
de peuplement

stades	nombre de Coléoptères par dm <sup>3</sup>	nombre d'espèces	indice de diversité	nombre d'espèces constantes	dispersion des fréquences	biomasse en g par kg de bois sec
1	0,5	7	1,7	1	16,5	0,03
2	1,0	17	4,9	5	5,6	0,16
3	2,1	41	10,2	6	3,7	1,26
ensemble de la faune	1,4	55	13,1	12		

### CONCLUSIONS

I. — Les successions de faunes dans le hêtre et dans le chêne présentent un certain nombre de caractères communs. Nous étudierons séparément la faune corticale puis celle du bois.

#### 1° La faune corticale

a) son évolution.

Il est possible de distinguer trois stades bien différenciés.

— PREMIER STADE : *stade à Buprestidae et Cerambycidae.*

Dans le hêtre les *Buprestidae* dominent et ils constituent 60 % de la biomasse des Coléoptères; les *Cerambycidae* ne forment que 30 % de la biomasse et les *Scolytidae* 10 %. Dans le chêne les *Buprestidae* jouent un rôle moins important et ils ne forment plus que 40 % de la biomasse; les *Cerambycidae* forment 50 % de la biomasse.

— DEUXIÈME STADE : *stade à Cerambycidae et Cucujidae.*

La biomasse des Coléoptères par unité de surface diminue par rapport au premier stade. En ce qui concerne les espèces xylophages elle passe de 10 grammes pour 100 dm<sup>2</sup> d'écorce à 4 grammes dans le cas du hêtre et de 5 grammes à 1,5 gramme dans le cas du chêne. Les espèces prédatrices sont toujours peu importantes en ce qui concerne leur biomasse car elles sont presque toutes de petite taille; mais leur abondance est souvent grande. Ce sont essentiellement des *Cucujidae*, prédateurs corticoles très spécialisés au corps aplati

(cf., chapitre VII). Cette diminution de la biomasse est due à la disparition des *Buprestidae*. Les larves qui étaient présentes au premier stade ont achevé leur développement et le milieu ne convient plus pour le développement d'une seconde génération. La migration de beaucoup de larves de *Cerambycidae* est aussi une des causes de la diminution de la biomasse. Ces larves, après avoir exploité le liber s'enfoncent dans l'intérieur du bois où elles achèvent leur croissance. Chez beaucoup d'espèces de *Cerambycidae* les larves jeunes se rencontrent exclusivement sous l'écorce où le liber leur fournit les glucides dont elles ont besoin (amidon en particulier); les larves âgées vivent dans le bois où l'amidon fait défaut et où elles ne trouvent que de la cellulose. Les espèces des genres *Clytus*, *Rhagium*, *Leptura* appartiennent à cette catégorie. Par contre celles des genres *Pyrrhidium*, *Phymatodes* se développent entièrement sous les écorces et s'y nymphosent. Cette migration des larves de certains *Cerambycidae* permet de supposer l'existence de modifications du régime alimentaire, donc de l'équipement enzymatique, ce qu'il serait intéressant de confirmer par l'emploi de techniques enzymologiques.

— TROISIÈME STADE : *stade à Pyrochroa*.

Les larves de *Pyrochroa coccinea* forment à elles seules 80 % en moyenne de la biomasse des Coléoptères corticoles. Cette biomasse devient importante au stade 3 : elle atteint 58 grammes pour 100 dm<sup>2</sup> dans le chêne et 156 grammes pour 100 dm<sup>2</sup> dans le hêtre soit 35 à 40 fois plus qu'au deuxième stade. En outre les espèces prédatrices se multiplient beaucoup et leur biomasse devient non négligeable, surtout en raison de la présence de nombreuses larves d'*Elateridae* des genres *Ampedus*, *Stenagostus* et *Melanotus*. L'importance accrue des prédateurs qui viennent exploiter un milieu riche en proies diverses est mise en évidence par la diminution du rapport  $\frac{\text{biomasse des xylophages et saproxylophages}}{\text{biomasse des prédateurs}}$  qui passe de 12 à 4 dans le cas du hêtre et de 50 à 4 dans le cas du chêne.

Un certain nombre d'espèces sont présentes pendant la durée de plusieurs stades. Dans le cas du hêtre nous trouvons ainsi un groupe de 7 espèces qui, tout en ayant leur maximum de fréquence au stade 2 sont également présentes aux autres stades. Ce sont les *Cucujidae* *Uleiota planata*, *Placonotus testaceus* et *Laemophleous monilis*, le *Staphylinidae* *Phloeopora corticalis*, les *Colydiidae* *Ditoma crenata* et *Cicones pictus* et l'*Erotylidae* *Diplocoelus fagi*. Toutes ces espèces de petite taille sont des prédateurs spécialisés du milieu cortical. Dans le cas du chêne il s'agit surtout de *Uleiota planata* et de *Ditoma crenata* qui sont communs aux stades 2 et 3.

b) *comparaison entre le hêtre et le chêne.*

L'examen des divers caractères quantitatifs des biocénoses corticales (tableau XXIII) nous montre que, dans l'ensemble, la faune du chêne est plus riche en espèces que celle du hêtre. Il existe 52 espèces sous les écorces de chêne et l'indice de diversité est de 12 alors qu'il n'y a que 34 espèces sous les écorces de hêtre avec un indice de diversité de 5. Si l'on examine les indices de diversité de chaque stade on constate que la faune corticale du chêne est peu abondante et peu variée au début; elle devient ensuite plus diversifiée, l'indice de diversité passant de 2,4 à 11,3 alors qu'il passe seulement de 3,7 à 5,2 chez le hêtre. Mais la faune corticale du chêne est moins abondante que celle du hêtre : le nombre de Coléoptères au décimètre carré atteint 3,5 au deuxième stade dans le hêtre et il ne dépasse guère l'unité dans le chêne. L'indice de dispersion des fréquences augmente régulièrement du premier au troisième stade dans le cas du hêtre ce qui est dû à l'abondance de 4 espèces qui, à ce stade, forment à elles seules 51 % de la faune. Dans le cas du chêne c'est le contraire qui arrive : l'indice de dispersion des fréquences est élevé au premier stade où une seule espèce forme plus de 50 % de la faune, puis il diminue ensuite car il n'y a plus d'espèce nettement dominante.

2° *La faune du bois*

a) *son évolution.*

Il y a trois stades nets comme dans le cas de la faune corticale.

— PREMIER STADE : *stade à Cerambycidae.*

Les larves de Cerambycidae forment toujours plus de 90 % de la biomasse totale au premier stade et parfois même 100 % dans le cas du chêne.

— DEUXIÈME STADE : *stade à Anobiidae.*

Les larves d'Anobiidae constituent environ 10 % de la biomasse; les Cerambycidae, avec des espèces différentes de celles du premier stade, sont encore le groupe dominant avec 70 à 80 % de la biomasse.

— TROISIÈME STADE : *stade à Lucanidae et Tenebrionidae.*

Des espèces saproxylophages qui appartiennent aux familles des Lucanidae (*Dorcus*), des Tenebrionidae (*Helops*, *Melasia*) et des Alleculidae se développent massivement à ce stade, surtout dans

le hêtre. Les *Cerambycidae* diminuent d'importance et ils ne forment plus que 30 % de la biomasse avec des espèces comme *Rosalia alpina*, *Morimus asper* et *Leptura spp.*

De même que dans le milieu cortical, les Coléoptères prédateurs sont peu importants au deux premiers stades, et ce sont surtout des *Colydiidae*. Au troisième stade, les *Elateridae* deviennent nombreux et la biomasse des prédateurs augmente. Le rapport

$$\frac{\text{biomasse des xylophages et des saproxylophages}}{\text{biomasse des prédateurs}}$$
 passe de 35 à 11 dans le hêtre du stade 1 au stade 3 et de 50 à 12 dans le chêne.

#### b) Comparaison entre le hêtre et le chêne.

Les chiffres réunis dans les tableaux XXVII et XXXI nous montrent que, comme dans le cas de la faune corticale, la faune du hêtre est plus abondante que celle du chêne, la biomasse de Coléoptères passant du premier au troisième stade de 0,07 à 3 grammes par kilogramme de bois sec dans le cas du hêtre et seulement de 0,05 à 1,26 grammes dans le cas du chêne. Contrairement à la faune corticale la faune du bois de hêtre est plus variée que celle du chêne : on ne trouve en effet que 55 espèces dans ce dernier avec un indice de diversité de 13,1 alors que le hêtre héberge 87 espèces avec un indice de diversité de 18,1.

Dans les deux arbres l'indice de diversité augmente régulièrement du premier au troisième stade; en même temps l'indice de dispersion des fréquences diminue. Au début du peuplement du hêtre 2 espèces de *Rhagium* forment à elles seules 51 % de la faune; à la fin du peuplement au contraire aucune espèce n'a une fréquence qui dépasse 18 %.

Dans le hêtre comme dans le chêne nous observons des espèces xylophages qui viennent exploiter le tronc d'arbre aussitôt après sa mort et qui ne restent dans ce même tronc que pendant la durée d'une génération soit 2 à 3 ans au maximum; d'autres espèces xylophages et surtout saproxylophages leur font suite, restent pendant bien plus longtemps et se développent pendant plusieurs générations dans le même tronc d'arbre. Alors que les Coléoptères qui sont présents au début du peuplement (stades 1 et 2) sont souvent différents dans le hêtre et dans le chêne, les espèces xylophages et saproxylophages qui leur succèdent sont indifférentes à l'essence pour la plupart. C'est le cas en particulier de toutes les espèces dominantes : *Dorcus*, *Melasia*, *Ampedus*, *Helops*.

II. — Les biomasses qui ont été évaluées en pesant les Coléoptères vivants recueillis dans 120 relevés quantitatifs sont regroupées dans le tableau XXXI bis. Elles sont calculées en grammes d'Insectes vivants pour 100 kilogrammes de *bois sec*. Si nous admettons un diamètre moyen de 50 centimètres pour l'ensemble des arbres étudiés un calcul simple montre que 1 décimètre carré de surface corticale correspond à 1 kg de bois. C'est à l'aide de ce rapport que les biomasses de la faune corticale, calculées tout d'abord par unité de surface, ont été rapportées à un poids de 100 kg de bois sec. Rappelons que les Coléoptères représentent au moins 80 % de la biomasse totale des animaux qui sont présents dans le bois mort.

TABLEAU XXXI bis

Evaluation des biomasses (en grammes) de Coléoptères rapportées à 100 kilogrammes de *bois sec* dans le chêne et dans le hêtre dans la forêt de la Massane

HETRE		stade 1	stade 2	stade 3
bois	xylophages et saproxylophages	7	14	270
	prédateurs	0, 2	0, 7	25
milieu cortical	xylophages et saproxylophages	10	4	125
	prédateurs	0, 8	0, 3	31
total		18	19	451
rapport xylophages/prédateurs		17	25	7
CHENE		stade 1	stade 2	stade 3
bois	xylophages et saproxylophages	3	16	68
	prédateurs	0, 1	0, 2	58
milieu cortical	xylophages et saproxylophages	5	1, 5	46
	prédateurs	0, 1	0, 1	12
total		8, 2	17, 3	184
rapport xylophages/prédateurs		40	58	1, 6

La biomasse totale des Coléoptères xylophages et saproxylophages est toujours assez faible. Quand on passe du stade 1 au stade 3 elle varie de 17 à 395 grammes dans le cas du hêtre et de 8 à 114 grammes dans le cas du chêne. Les observations que nous

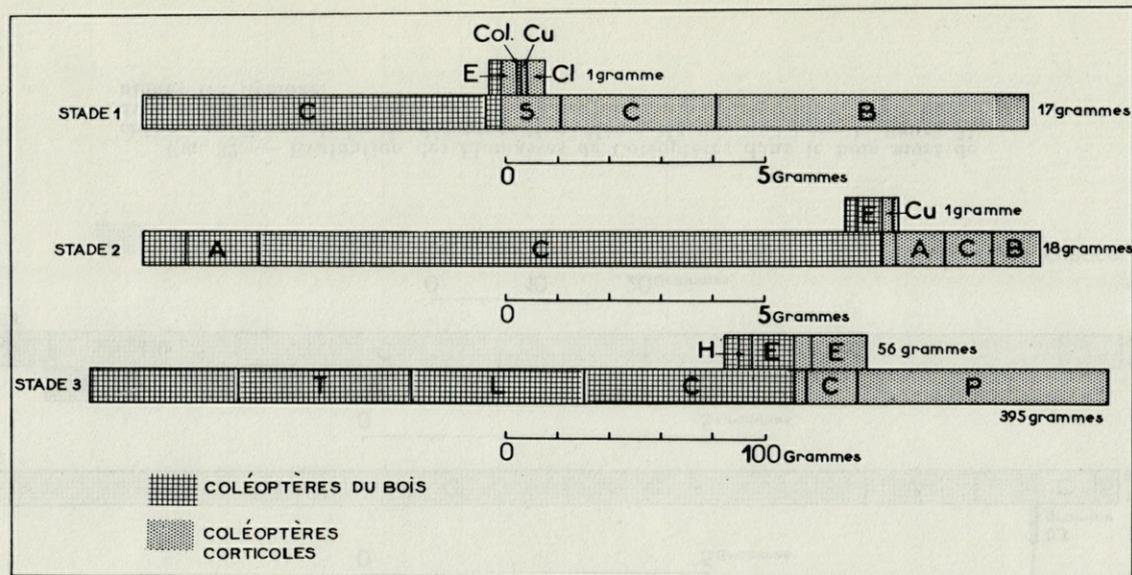


Fig. 31. — Evaluation des biomasses de Coléoptères dans le bois mort de hêtre aux divers stades de décomposition. Pour chaque stade la bande inférieure correspond aux espèces xylophages et saproxylophages et la bande supérieure aux espèces prédatrices. Echelle 20 fois plus réduite pour le stade 3. Les biomasses sont calculées en grammes pour 100 kg de bois sec.

A : Anobiidae; B : Buprestidae; C : Cerambycidae; Cl : Cleridae; Col : Colydiidae; Cu : Cucujidae; E : Elateridae; H : Histeridae; L : Lucanidae; P : Pyrochroa; S : Scolytidae; T : Tenebrionidae. Les diverses autres familles correspondent à des rectangles dans lesquels aucune indication n'a été portée.

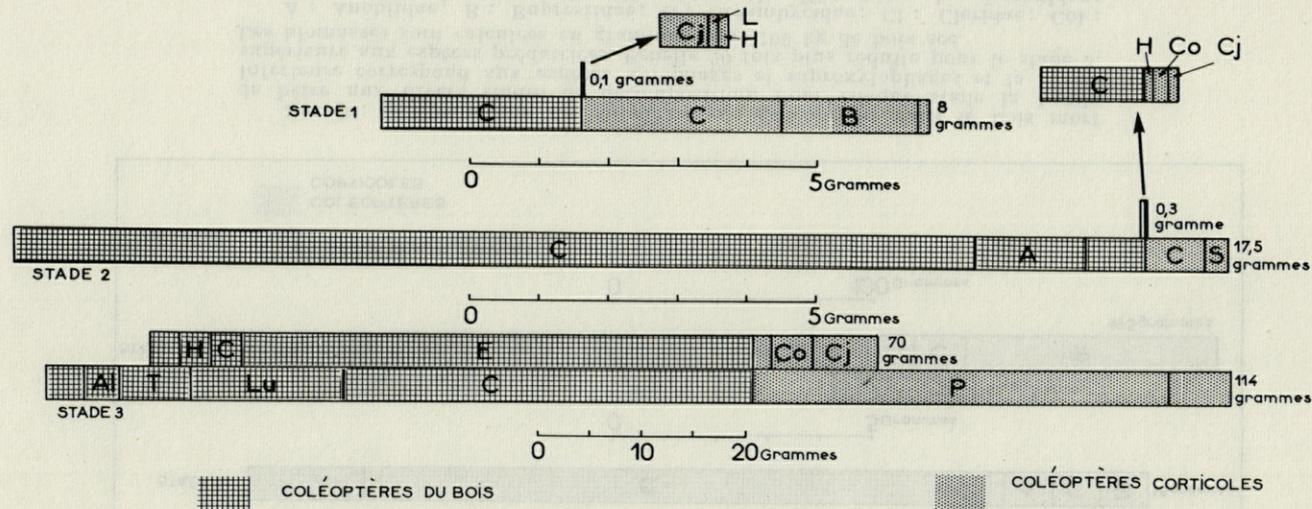


FIG. 32. — Evaluation des biomasses de Coléoptères dans le bois mort de chêne aux divers stades de décomposition. Même légende que pour la figure 31 avec en plus : Al : Alleculidae; Cj : Cucujidae; Co : Colydiidae; Lu : Lucanidae; L : Lycidae.

avons effectuées sur des larves en élevage, combinées à celles de divers auteurs sur les *Cerambycidae* et les *Scarabaeoidea* (cf., p. 547) permettent d'évaluer la consommation quotidienne moyenne des diverses espèces à environ un vingtième de leur poids de bois sec. Nous pouvons à partir de ces données calculer le pourcentage de bois utilisé par les Coléoptères.

a) *cas du hêtre.*

Nous adopterons comme durées moyennes des divers stades 2 an, 3 ans et 5 ans. Le poids de bois utilisé à partir d'un poids de bois sec de 100 kilogrammes est de :

$$\text{premier stade : } \frac{17 \text{ g} \times 365 \times 2}{20} = 600 \text{ grammes}$$

$$\text{deuxième stade : } \frac{18 \text{ g} \times 365 \times 3}{20} = 1\,000 \text{ grammes}$$

$$\text{troisième stade : } \frac{395 \times 365 \times 5}{20} = 36\,000 \text{ grammes}$$

soit au total 38 kilogrammes de bois utilisé ou 38 % du poids initial.

b) *cas du chêne.*

Les divers stades durent en moyenne 2 ans, 3 ans et 10 ans. Le poids de bois utilisé à partir de 100 kilogrammes de bois sec est de :

$$\text{premier stade : } \frac{8 \times 365 \times 2}{20} = 350 \text{ grammes}$$

$$\text{deuxième stade : } \frac{17,5 \times 365 \times 3}{20} = 1\,000 \text{ grammes}$$

$$\text{troisième stade : } \frac{114 \times 365 \times 10}{20} = 22\,500 \text{ grammes}$$

soit au total 25 kilogrammes de bois utilisé ou 25 % du poids initial.

Une partie du bois qui n'a pas été utilisée par les insectes xylophages — principalement des Coléoptères — est détruite par les champignons. Chez ces végétaux les oxydations respiratoires sont en effet intenses. Rappelons que, dans un cas extrême, CAMPBELL a montré que *Coriolus versicolor* peut faire perdre 99 % de son poids

au bois de hêtre par attaque enzymatique suivie de l'oxydation des produits d'hydrolyse. Après cette première vague il ne reste guère que des fragments de bois plus ou moins décomposés mêlés aux déjections des larves et au mycélium des champignons. Ces complexes saproxyliques vont maintenant être envahis par une deuxième vague d'Invertébrés totalement différents de ceux qui ont opéré jusqu'ici.

2) cas du hêtre.

Nous admettrons comme durée moyenne des divers stades 2 an. 5 ans et 5 ans. Le poids de bois utilisé à partir d'un poids de bois sec de 100 kilogrammes est de :

$$\text{premier stade : } \frac{17,4 \times 365 \times 2}{30} = 400 \text{ grammes}$$

$$\text{deuxième stade : } \frac{18,2 \times 365 \times 3}{30} = 1 000 \text{ grammes}$$

$$\text{troisième stade : } \frac{305 \times 365 \times 5}{20} = 25 600 \text{ grammes}$$

soit au total 26 kilogrammes de bois utilisés en 22 1/2 de bois initial.

3) cas du chêne.

Les divers stades durent en moyenne 2 ans 1/2 ans et 10 ans. Le poids de bois utilisé à partir de 100 kilogrammes de bois sec est de :

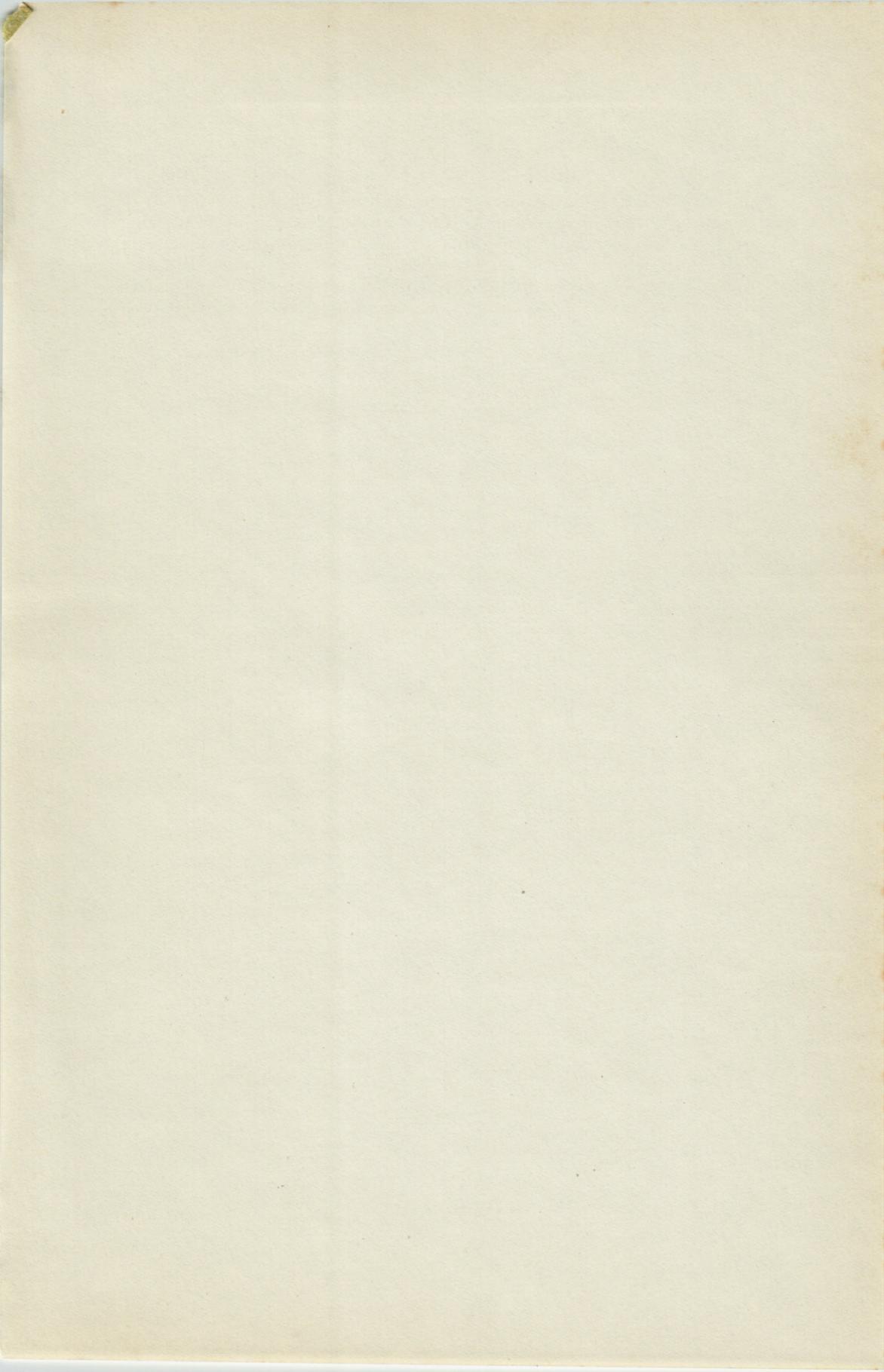
$$\text{premier stade : } \frac{8 \times 365 \times 2}{30} = 350 \text{ grammes}$$

$$\text{deuxième stade : } \frac{17,5 \times 365 \times 3}{30} = 1 000 \text{ grammes}$$

$$\text{troisième stade : } \frac{114 \times 365 \times 10}{20} = 21 000 \text{ grammes}$$

soit au total 22 kilogrammes de bois utilisés en 22 1/2 de bois initial.

Une partie du bois qui n'a pas été utilisé par les insectes xylophages — principalement des Coléoptères — est détruite par les champignons. Chez ces végétaux les oxydations respiratoires sont en effet intenses. Rappelons que dans un cas extrême, l'analyse a montré que certains insectes ont fait perdre 99 % de son poids





# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

---

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

## 1) TEXTE :

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales, ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (familles, genres et espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Deux résumés, l'un en français, l'autre en anglais, doivent obligatoirement figurer à la fin du texte; ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. and L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163, 1 fig.

PRUVOT, G., 1895a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, (3) 3: 629-658, 1 pl.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (*World list of scientific periodicals*, 4<sup>e</sup> édition).

## 2) ILLUSTRATIONS :

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

## 3) EPREUVES ET TIRÉS A PART :

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs, qui doivent retourner l'ensemble après correction dans les meilleurs délais.

Cinquante tirés à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial.

IMPRIMERIE  
LOUIS-JEAN  
— GAP —

Le Directeur de la publication : P. DRACH

---

Dépôt légal : N° 4291 — Date de parution : Décembre 1966

N° d'impression : 355 - 1966