

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXVI

ANNÉE 1976

FASCICULE 2 - C

SOMMAIRE

Gilles DESCOUTURELLE. Influence de la température et de la sexualité sur la durée des stades d'intermue chez la Crevette d'eau douce <i>Atyaephyra desmaresti</i> Millet	149
P. CASSAGNAU et H. DALENS. Cycle phénologique et analyse expérimentale de quelques caractères biologiques dans trois populations d' <i>Hypogastrura tullbergi</i> (Collembola)	163
Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. I. Caractéristiques du milieu	179
Victor J. MONSERRAT. <i>Hemisemidalis pallida</i> Withycombe y <i>Coniopteryx allasensis</i> Meinander dos nuevos neuropteros para la fauna europea (Planipennia)	247
Raimundo OUTERELO. <i>Phalacrolinus monserati</i> n.sp., imago y larva. Una interesante mutacion y cita de estafilinidos (Col. Staphylinidae).	253
Henri CAGNIANT. Distribution, écologie et nid de la Fourmi <i>Cataglyphis cursor</i> Fonscolombe. Hyménoptères Formicidae	265
Henri CAGNIANT. Cycle biologique de la Fourmi <i>Cataglyphis cursor</i> Fonscolombe. Hyménoptères Formicidae	277
<i>Documents faunistiques et écologiques.</i>	
Marie-Charlotte SAINT GIRONS et Roger FONS. Liste des micromammifères observés autour de la Station d'Ecologie pyrénéenne des Bouillouses (Massif du Carlit)	283
<i>Analyses d'ouvrages</i>	287

MASSON



Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

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

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

Les manuscrits sont reçus par M. J. SOYER, Directeur de la Publication (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

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

Série B : Océanographie

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

Série C : Biologie terrestre

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

ABONNEMENTS 1977

	France	Etranger
Un an	185 FF	210 FF

Etablir le titre de paiement au nom de
SPPIF, 120, boulevard Saint-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Pour les pays suivants, s'adresser à :

USA	Masson Publishing USA, Inc., 14 East, 60th Street, New York, NY 10022
ESPAGNE	Toray Masson D.I.P.S.A., Francisco Aranda, 43, Barcelona 8
ITALIE	Etni S.p.a. Via San Simpliciano, 2, 21121 Milano
REP. FED. d'ALLEMAGNE	Kunst und Wissen, Wilhelmstrasse 4, Postfach 46, D-7000 Stuttgart 1
SUISSE	Crispa s.a., 16, avenue de Beaumont, CH-1700 Fribourg
BELGIQUE	L.C.L.S., rue Otlet 44, B-1070 Bruxelles
CANADA	Somabec, 2475 Sylva Caplin, St-Hyacinthe, Quebec

MASSON, Editeur

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

Numéros de l'année et volumes antérieurs :

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

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXVI

ANNÉE 1976

FASCICULE 2 - C

SOMMAIRE

Gilles DESCOUTURELLE. Influence de la température et de la sexualité sur la durée des stades d'intermue chez la Crevette d'eau douce <i>Atyaephyra desmaresti</i> Millet	149
P. CASSAGNAU et H. DALENS. Cycle phénologique et analyse expérimentale de quelques caractères biologiques dans trois populations d' <i>Hypogastrura tullbergi</i> (Collembole)	163
Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. I. Caractéristiques du milieu	179
Victor J. MONSERRAT. <i>Hemisemidalis pallida</i> Withycombe y <i>Coniopteryx atlasensis</i> Meinander dos nuevos neuropteros para la fauna europea (Planipennia)	247
Raimundo OUTERELO. <i>Phalacrolinus monserrati</i> n.sp., imago y larva. Una interesante mutacion y cita de estafilinidos (Col. Staphylinidae).	253
Henri CAGNIANT. Distribution, écologie et nid de la Fourmi <i>Cataglyphis cursor</i> Fonscolombe. Hyménoptères Formicidae	265
Henri CAGNIANT. Cycle biologique de la Fourmi <i>Cataglyphis cursor</i> Fonscolombe. Hyménoptères Formicidae	277
<i>Documents faunistiques et écologiques.</i>	
Marie-Charlotte SAINT GIRONS et Roger FONS. Liste des micromammifères observés autour de la Station d'Ecologie pyrénéenne des Bouillouses (Massif du Carlit)	283
<i>Analyses d'ouvrages</i>	287

MASSON



Publication bimestrielle

**INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE
ET DE LA SEXUALITÉ
SUR LA DURÉE DES STADES D'INTERMUE
CHEZ LA CREVETTE D'EAU DOUCE
ATYAEPHYRA DESMARESTI MILLET**

par Gilles DESCOUTURELLE

*Laboratoire de Biologie Animale II, Université de Nancy I
C.O. 140, 54037 Nancy*

ABSTRACT

1) The low temperatures which prevail in December, January and February in the Marne-Rhine canal are entirely responsible for the apparent stop of the intermoult cycle in stages C and D₀. The higher water temperature in spring leads to epidemic moults.

2) When the water is very cold over a longer period of time, stage D₀ lasts much longer than the other. The lower the temperature the longer the stage.

3) A cold spell increases markedly the length of stages D₀, D₁' and D₁'.

4) The length of stages C and D₀ is increased in the egg-carrying cycles, no matter whether these cycles show vitellogenesis or not. The reason for this is most probably that a new hormonal balance takes place.

5) When vitellogenesis occurs, the release of the moulting factor is delayed and stage D₂ becomes longer.

INTRODUCTION

La découverte des ecdysones et plus particulièrement des crustecdysones, leur identification hâtive à l'hormone de mue et leur utilisation expérimentale à des doses non biologiques n'ont pas fait progresser nos connaissances sur la physiologie de la mue autant qu'il était permis de l'espérer. Sans vouloir établir une hiérarchie ou un ordre de priorité dans les recherches concernant la mue, il est indéniable que l'étude des variations des durées des étapes du cycle d'intermue sous l'influence de facteurs exogènes comme la température, ou endogènes comme la vitellogenèse et l'incubation, est fondamentale. Elle permet d'affiner nos connaissances sur les processus physiologiques qui gouvernent ce cycle et de mettre en lumière quelques aspects de son contrôle hormonal.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude concerne une Crevette d'eau douce, *Atyaephyra desmaresti* pêchée dans le canal de la Marne au Rhin à Nancy. Seuls les animaux à caractères sexuels secondaires bien affirmés par la présence d'*appendix masculina* ou d'une cavité incubatrice en formation (DESCOUTURELLE et FRENTZ, 1970; DESCOUTURELLE, 1971) ont été retenus.

Les élevages ont été réalisés individuellement avec une nourriture composée essentiellement de plantes arrachées au milieu naturel.

Simultanément en 1972, HUGUET et DESCOUTURELLE ont montré que la morphogénèse des soies permettait de découper le cycle d'intermue en une succession de stades tout à fait identiques à ceux qui furent établis chez les Caridea marins par DRACH (1944), TCHERNIGOVITZEFF (1965), DRACH et TCHERNIGOVITZEFF (1967). Il est nécessaire de caractériser très brièvement ces stades qui ont été déterminés au sommet de l'exopodite du pléopode n° 1.

— *Intermue* (période de stabilité).

C : cônes des soies bien formés.

— *Prémue*.

D₀ : décollement de l'épiderme. Cette étape qui occupe plus d'un tiers du cycle, à une température de 16 à 17°C, a été fractionnée en D₀' (début du décollement), D₀'' (décollement

moyen) et D_0''' (décollement maximum). Pour être estimés le plus justement possible, ces deux derniers stades nécessitent une bonne connaissance de l'évolution du stade D_0 .

D_1 : D_1' , début d'invagination épidermique; D_1'' , invagination maximale; D_1''' , les barbules des soies deviennent bien visibles.

D_2 : D_2' , début de la formation de la couche préexuviale; D_2'' , couche préexuviale bien formée.

D_3 et D_4 : ne peuvent être distingués.

— *Postmue.*

A : A_1 , la matrice emplit la soie ; A_2 , début de rétraction de la matrice.

B : B_1 , matrice rétractée à la base et début de sécrétion des cônes ; B_2 , sécrétion des cônes.

RÉSULTATS

1. INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE.

Cette influence est plus particulièrement étudiée dans le sens d'un refroidissement, soit prolongé, soit brutal, aussi bien dans les conditions naturelles qu'en élevage.

1.1. Influence des conditions hivernales.

1.1.1. Dans le milieu naturel.

Au cours de quatre automnes et hivers successifs, les stades d'intermue des Crevettes pêchées ont été déterminés immédiatement après la capture. Les résultats différant très peu d'une année à l'autre et entre les sexes, le tableau I montre l'évolution des stades des mâles et des femelles confondus, en fonction de la température de l'eau, au cours d'une même période hivernale.

Pendant les mois de décembre, janvier et février, seuls les stades C et D_0 sont présents, alors qu'au laboratoire à la même époque, pour des températures de l'ordre de 15°C et avec un rythme nyctéméral naturel, le cycle de mue se poursuit avec une durée qui reste faible (15 à 18 jours).

Le blocage observé en C et D_0 à l'entrée de l'hiver résulte d'un abaissement de la température qui reste en dessous de 5°C jusqu'en

TABLEAU I
 Evolution de la fréquence des stades d'intermue
 au cours d'une même période hivernale

Dates	A + B	C	D ₀	D ₀ ^{''}	D ₀ ^{'''}	D ₁ [']	D ₁ ^{''}	D ₁ ^{'''}	D ₂	Totaux	Tempé- ratures °C
2/10											16
20/10											11
12/11	1	5	5	3	1	1	2		4	22	8
23/11	3	7	2	1	1		1		4	19	4,5
30/11	6	24	5	3	3	1		1	5	48	4,5
11/12		9	18	20	8					55	5
18/12		16	7	5	2					30	4
12/1		5	5	3	2					15	1
15/2			2	6	33					41	6
28/2		5	3	9	10					27	9
7/3			1	5	30	18				54	8
15/3					15	13		1	4	33	7
29/3	1(*)	3(*)			2	8		4	11	29	9
		(*) Individus venant de muer									

février. A la fin de ce mois, une température de 9°C semble suffisante pour que le cycle de mue reprenne.

Doit-on considérer le cycle comme complètement bloqué ou considérablement ralenti ? Des élevages à basses températures devraient permettre de résoudre ce problème.

1.1.2. En élevage.

Des Crevettes pêchées à l'entrée de l'hiver, à une période où tous les stades sont encore disponibles, sont rapportées au laboratoire dans des conditions isothermes et placées dans une enceinte climatisée à une température sensiblement égale à celle du canal (à 1°C près). Le rythme nyctéméral naturel est conservé. Les femelles sont en repos sexuel.

Le tableau II présente les valeurs minimales et maximales des durées des stades d'intermue enregistrées sans distinction de sexe pour des températures de 7 à 8°C d'une part, et de 5 à 6°C d'autre part. Il contient également le découpage d'un cycle de

TABLEAU II
Durées minimales et maximales en jours des étapes d'intermue
en fonction de la température

°C	Nombre	A + B	C	D ₀	D ₁	D ₂	Durée totale des cycles
16-17°	625	1,5	2	5	3	3,5	15
7-8°	53	5-10	10-15	25-70	10-20	10-20	60-135
5-6°	84	10-15	20-25	60-120	20-30	15-25	125-215
°C = Températures de l'expérience Nombre = Nombre de Crevettes étudiées.							

15 jours se déroulant à 16-17°C, valable aussi bien pour les mâles que pour les femelles en repos sexuel (DESCOUTURELLE, 1972).

La variabilité dans la durée des stades dépend sûrement de facteurs individuels mais elle est aussi le reflet des difficultés à saisir les termes de passage entre les stades d'un cycle très ralenti. En première approximation et par rapport à une température de 16 à 17°C, les étapes A + B, D₁ et D₂ sont cinq fois plus longues à 7-8°C et environ neuf fois plus longues à 5-6°C. Proportionnellement, l'étape D₀ présente un allongement plus grand encore et se révèle particulièrement sensible à l'action du froid. Une diminution de 2°C (5-6°C au lieu de 7-8°C) allonge considérablement la durée de cette étape et des cycles entiers; lorsque cette même variation de 2°C est enregistrée à une température plus élevée, à 20°C par exemple, l'intermue n'est prolongé que dans une faible proportion, de l'ordre de deux à trois jours pour un cycle d'une douzaine de jours. Comme l'a montré DRACH en 1944 chez *Leander serratus*, les effets du froid sont d'autant plus importants que la température est basse.

1.1.3. Conclusion.

Il devient aisé de comprendre pourquoi seuls les stades C et D₀ sont rencontrés en hiver dans le canal. Dès la fin novembre la température de l'eau descend nettement en dessous de 5-6°C (températures minimales des expériences) et provoque un allongement de toutes les étapes mais plus particulièrement de D₀. Quand la température s'abaisse, seules les Crevettes très proches du stade D₁' réussissent à sortir du stade D₀. Elles poursuivent lentement leur cycle et restent alors très longtemps en C en raison du froid.

Comme les cycles ne se bloquent pas pendant l'hiver, à l'approche du printemps une très forte majorité de Crevettes ont atteint les stades D_0'' et D_0''' (voir les échantillons du 15 et 28 février dans le tableau I). Avec le réchauffement de l'eau, le déroulement de l'intermue s'accélère à partir de ces stades, provoquant ainsi des mues d'autant plus groupées que l'élévation de température aura été plus rapide.

Dans les conditions décrites l'adaptation au froid a été progressive. Qu'en est-il dans le cas de chocs thermiques ?

1.2. Influence d'un refroidissement brutal et prolongé.

Cette influence sera analysée sous deux aspects, celui de la durée du cycle et celui de la durée de chacune des étapes de l'intermue.

1.2.1. Influence d'un choc thermique sur la durée du cycle d'intermue.

En élevage, le passage brutal de la température constante de 20 °C à la température constante de 13 °C donne naissance à deux catégories de cycles de durées différentes (tableau III). Si le froid survient après le stade D_0 , la durée des cycles est légèrement augmentée par rapport aux intermues se déroulant entièrement à 20 °C. S'il survient avant D_1' , et même à la limite en D_0''' , les

TABLEAU III
Moyenne des cycles se déroulant entièrement et partiellement à 20°C et 13°C

Températures des cycles	FEMELLES			MALES		
	Nombre	M	I.C.	Nombre	M	I.C.
entièrement à 20°C	18	14	± 0,9	13	13,3	± 0,5
à 13°C après D_0	7	17,3	± 1,5	7	17,6	± 1,2
à 13°C avant D_1'	11	21,5	± 1,7	6	21,0	± 3,1
entièrement à 13°C	18	20,3	± 1,0	13	20,7	± 1,6
Nombre = Nombre de Crevettes étudiées M = Moyenne des cycles en jours I.C. = Intervalle de confiance pour un risque de 5 %						

cycles d'intermue sont au contraire fortement allongés, au point de dépasser souvent ceux qui se déroulent entièrement à 13 °C.

L'étape D_0 se révèle donc particulièrement sensible à un choc thermique. L'expérience suivante, menée dans des conditions différentes, apporte un complément d'informations.

1.2.2. Influence d'un choc thermique sur la durée des étapes du cycle d'intermue.

136 Crevettes mâles pêchées dans le canal où règne une température de 20 °C sont mises en élevage à 15 °C après détermination du stade d'intermue. Les temps moyens pour atteindre l'exuviation sont reportés dans la figure 1 a. A priori, ces délais devraient s'accorder avec le déroulement d'un cycle entier à 15 °C (Fig. 1 b). Or, la comparaison des figures 1 a et 1 b montre que c'est seulement à partir du stade D_1''' que le choc thermique ne perturbe plus le déroulement de l'intermue. Les étapes D_1' , D_1'' et particulièrement D_0 sont allongées. Pour des individus subissant le refroidissement en A, B ou C, les effets sont variables et peuvent être différés au niveau de l'étape D_0 .

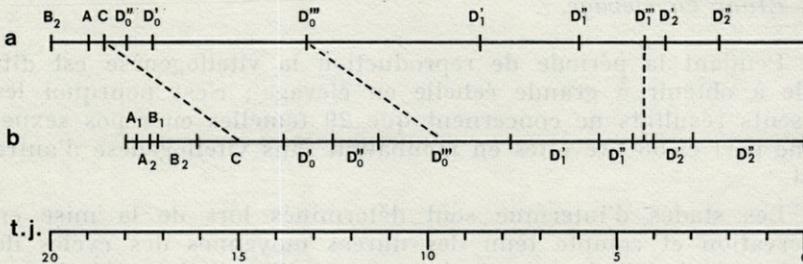


FIG. 1. — a : Délais moyens pour atteindre l'exuviation après un choc thermique de 20°C à 15°C ; b : Durées des stades d'un cycle de 18 jours à la température constante de 15°C. T.J. : Echelle de temps en jours.

Ces résultats montrent combien les chocs thermiques à la mise en élevage, ou au cours des expériences, peuvent perturber le déroulement de l'intermue. Les étapes concernées en premier chef sont D_0 et le début de D_1 .

Afin de mieux connaître les variations possibles dans le déroulement du cycle d'intermue, il reste à étudier l'influence de la sexualité.

2. INFLUENCE DE LA VITELLOGENÈSE ET DE L'INCUBATION.

Par rapport à la sexualité, quatre catégories de cycles d'intermue peuvent être définies :

- les cycles de repos sexuel (vitellogenèse faible ou nulle) ;
- les cycles avec vitellogenèse intense (précédant la première ponte) ;
- les cycles d'incubation sans vitellogenèse (en fin de période de reproduction) ;
- les cycles d'incubation avec vitellogenèse intense (préparation de la ponte suivante).

Les élevages montrent que pour une même température, ces cycles sont de durées inégales. Les premiers sont les plus courts. Les troisièmes et quatrièmes, de durées équivalentes, s'étalent sur un laps de temps à peu près double. Les seconds ont une durée intermédiaire.

2.1. Etude en élevage.

Pendant la période de reproduction la vitellogenèse est difficile à obtenir à grande échelle en élevage ; c'est pourquoi les présents résultats ne concernent que 29 femelles en repos sexuel d'une part et 56 Crevettes en incubation sans vitellogenèse d'autre part.

Les stades d'intermue sont déterminés lors de la mise en observation et compte tenu des durées moyennes des cycles de repos sexuel (13 jours) et des cycles d'incubation (24 jours) obtenus dans les mêmes conditions (température = 20 °C), les temps moyens pour atteindre l'exuviation sont calculés et reportés dans les figures 2 a et 2 b, après transformation pour figurer à la

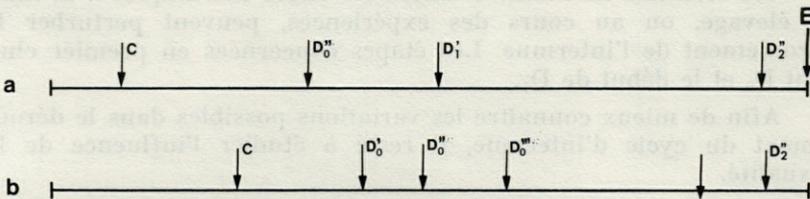


FIG. 2. — Temps relatifs pour atteindre l'exuviation (E).
a : cycles de repos sexuel ; b : cycles d'incubation sans vitellogenèse.

même échelle. Il apparaît immédiatement que l'état physiologique correspondant à une incubation sans vitellogenèse augmente la durée des étapes C et D₀.

2.2. *Etude dans le milieu naturel.*

2.2.1. Les populations.

Pendant la période de reproduction qui s'étend de mai à août, la distribution des quatre catégories de femelles définies précédemment est fort inégale.

L'absence quasi totale de femelles en repos sexuel interdit toute comparaison directe. Les fréquences des stades des femelles en repos sexuel en octobre (DESCOUTURELLE, 1972) leur seront substituées.

Les femelles en vitellogenèse seule ne se rencontrent pas massivement car les Crevettes préparant activement leur première ponte s'échelonnent sur une longue période et trois prélèvements successifs en mai ont été nécessaires pour obtenir un échantillon représentatif.

Les femelles en incubation seule ne se trouvent qu'en fin de période de reproduction et leurs effectifs sont amoindris par une forte mortalité qui survient à cette époque.

Seules les femelles en vitellogenèse et incubation sont bien représentées, notamment au mois de juin.

2.2.2. Interprétation des données.

Les fréquences relatives des stades d'intermue des différentes catégories de femelles pêchées au cours d'une même période de reproduction figurent dans le tableau IV. Ces fréquences sont proportionnelles à la durée des étapes correspondantes à condition que les stades qui les caractérisent soient distribués au hasard. Or, il a été démontré que la reprise de la mue en mars entraîne un certain synchronisme dans le déroulement de nombreux cycles d'intermue. Il est donc probable que les stades des femelles en vitellogenèse seule, pêchées en mai le même jour, ne sont pas rigoureusement distribués au hasard. Cependant, l'échantillon étudié provenant de trois prélèvements échelonnés sur quinze jours, l'effet de groupement doit être amoindri. Le même reproche ne peut être formulé aussi catégoriquement dans le cas des femelles en incubation accompagnée ou non de vitellogenèse. En effet, la première ponte ne se produit pas obligatoirement au même rang de mue et, comme les cycles avec ou sans incubation ne sont pas de même durée, il s'ensuit une rupture dans le synchronisme préétabli. Les

TABLEAU IV
Fréquences relatives et durées des étapes d'intermue en fonction de l'état sexuel

Vitellogenèse		-		+		-		+	
Incubation		-		-		+		+	
Effectifs		238		65		43		233	
Durées		%		T.J.		%		T.J.	
S	A + B	9,6	1,2	7,7	9,3	2,2	4,3		
	T	13	<u>1,7</u>	6,1	30,2	<u>7,2</u>	31,3		
A	D ₀	32,7	<u>4,2</u>	15,3	39,5	<u>9,5</u>	47,6		
D	E	20,5	2,6	20,0	9,3	2,2	5,2		
S	D ₂	<u>23,9</u>	3,1	<u>59,9</u>	11,6	2,8	11,5		
Durée du cycle à 20°C			13			24			
		% = fréquences relatives T.J. = durée du stade en jours pour une température de 20°C.							

fréquences calculées dans le tableau IV donnent alors une bonne approximation de la durée relative des étapes du cycle d'intermue.

2.2.3. Résultats.

Ils apparaissent clairement dans le tableau IV.

Les fréquences relatives des stades d'intermue des femelles en incubation, avec ou sans vitellogenèse, ne sont pas trop différentes. Ces deux sortes de cycles paraissent donc subir le même contrôle.

Les femelles, en vitellogenèse seule, se distinguent des femelles en repos sexuel par une étape D₂ beaucoup plus longue.

Le calcul des durées des étapes des cycles d'intermue à partir des données recueillies à la fois dans le milieu naturel (durées relatives) et en élevage (durées absolues) permet une comparaison plus précise entre les femelles en repos sexuel et les femelles en incubation sans vitellogenèse. Les cycles de ces dernières sont nettement allongés au niveau des étapes, C qui est quadruplée, et D₀, qui est doublée. Ce dernier résultat est tout à fait en accord avec les conclusions tirées précédemment d'une étude expérimentale.

DISCUSSION

Selon le stade d'intermue concerné, un même abaissement de température n'allonge pas le cycle d'intermue dans les mêmes proportions. Il en résulte inévitablement une perturbation dans la fréquence des exuviations. Ces effets se manifestent dans les élevages où la température n'est pas régulée, mais aussi dans le milieu naturel, au printemps, quand tous les cycles d'intermue s'accélèrent à partir des stades C et surtout D₀. Ces mues « épidémiques » ont été constatées par de nombreux auteurs. TURQUIER (1962) signale qu'en élevage, *Athanas nitescens* mue par vagues, chacune d'entre elles correspondant à un réchauffement de l'eau. JEFFERIES (1964) montre qu'au printemps, les mues épidémiques de *Palaemonetes varians* correspondent au dépassement d'un seuil de température. CUZON et COGNIE (1970) obtiennent des mues massives à l'aide de chocs thermiques sur *Penaeus kerathurus*. Chez les Brachyours, où l'on assiste également au printemps à de telles mues massives, il a été reconnu une phase de blocage à laquelle CARLISLE et DHORN (1953) ont donné le nom d'anecdysis et qui, selon les auteurs, doit se situer en C₄. Mais ROUQUETTE et VERNET (1964) ont montré, grâce au test de régénération mis au point par BLISS (1956), que chez *Pachygrapsus marmoratus* le blocage survient aussi bien en C qu'en D₀ : tout dépend du degré d'avancement du cycle lorsque le froid survient. Dans ce dernier cas, il y a plein accord avec les résultats qui viennent d'être présentés.

Chez *A. desmaresti*, contrairement à ce qui se passe chez *Orconectes limosus* (KRACHT, 1974), la période de repos hivernal, que l'on peut identifier à une anecdysis, n'est sûrement pas programmée génétiquement puisque, avec la même photophase et une température plus élevée, la mue se poursuit normalement. Le froid seul doit être impliqué. Qu'il agisse par action continue et progressive, ou par choc thermique, le stade D₀ est toujours concerné en premier chef. A cette période du cycle, l'hormone de mue commencerait à intervenir et de profondes modifications tissulaires se préparent, notamment dans l'épiderme où une intense activité mitotique va se développer, ainsi que l'a montré TCHERNIGOVITZEFF (1965) chez *Carcinus maenas* et *Palaemon serratus*. L'action du froid peut donc se situer soit au niveau de la production d'hormone, soit au niveau du métabolisme tissulaire et peut-être aux deux simultanément. Nos connaissances actuelles sur le déterminisme hormonal du cycle de mue (VERNET, 1976) sont trop fragmentaires pour qu'il soit permis de trancher.

En ce qui concerne l'impact de la sexualité sur le déroulement du cycle d'intermue, l'allongement des étapes C et D₀ d'une part (cycles d'incubation avec ou sans vitellogenèse) et l'allongement de l'étape D₂ (cycles avec vitellogenèse seulement) impliquent deux contrôles hormonaux différents.

Dans le premier cas, il est permis de penser que l'entrée en prémue est ralentie par la réalisation d'un nouvel équilibre entre l'hormone pédonculaire inhibitrice et l'hormone de mue.

Dans le second cas (cycles à vitellogenèse seule), l'allongement de l'étape D₂ corrobore l'existence d'un facteur d'exuviation introduit par GRAF (1972) chez les Amphipodes et décelé ensuite chez les Isopodes et les Décapodes, notamment chez *Lysmata seticaudata* (TOUR et CHARNIAUX-COTTON, 1974).

RÉSUMÉ

- 1) Les basses températures qui règnent pendant les mois de décembre, janvier et février dans le canal de la Marne au Rhin, sont seules responsables d'un blocage apparent du cycle d'intermue en C et D₀. Le réchauffement de l'eau au printemps provoque des mues épidémiques.
- 2) Un refroidissement prolongé augmente beaucoup plus la durée du stade D₀ que celle des quatre étapes. L'effet est d'autant plus fort que la température est basse.
- 3) Un apport brutal de froid augmente particulièrement la durée des stades D₀, D₁' et D₁''.
- 4) La durée des étapes C et D₀ est augmentée dans les cycles d'incubation accompagnée ou non de vitellogenèse. Ce résultat est probablement dû à l'instauration d'un nouvel équilibre hormonal.
- 5) La vitellogenèse intense, précédant la première ponte, s'accompagne d'un retard dans la libération du facteur d'exuviation : l'étape D₂ est allongée.

ZUSAMMENFASSUNG

- 1) Eine scheinbare Unterbrechung des Häutungszyklus in den Stadien C und D₀ ist ausschliesslich auf die während der Monate Dezember, Januar und Februar im Rhein-Marne-Kanal

- herrschenden niedrigen Temperaturen zurückzuführen. Die Erwärmung des Wassers im Frühling hat epidemische Häutungen zur Folge.
- 2) Eine längere Kälteeinwirkung verlängert in weit grösserem Masse die Dauer des Stadiums D_0 als diejenige der übrigen Entwicklungsstufen. Mit abnehmender Temperatur steigert sich diese Wirkung.
 - 3) Eine plötzliche Kältezufuhr verlängert ganz besonders die Dauer der Stadien D_0 , D_1' und D_1'' .
 - 4) Die Dauer der Entwicklungsstufen C und D_0 wird ungeachtet der Vitellogenese in den Inkubationszyklen verlängert. Dem liegt zweifellos die Herstellung eines neuen hormonalen Gleichgewichts zugrunde.
 - 5) Ausschliesslich die Vitellogenese hat eine Verzögerung in der Freisetzung des Häutungsfaktors zur Folge: Die Entwicklungsstufe D_2 wird verlängert.

BIBLIOGRAPHIE

- BLISS, D.E., 1956. Neurosecretion and the control of growth in a decapod crustacean : In " Bertil Hanström, Zoological Papers in Honour of his sixty-fifth Birthday, November 20th, 1956 ". K.G. Wingstrand, ed., pp. 56-75. Zoological Institute, Lund.
- CARLISLE, D.B. & P.F.R. DOHRN, 1953. Studies on *Lysmata seticaudata* Risso (Crustacea - Decapoda). II. Experimental evidence for a growth and moult-accelerating factor obtainable from eyestalks. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 24 : 69-83.
- CUZON, G. & D. COGNIE, 1970. Influence des chocs thermiques sur la mue des Crevettes *Penaeus kerathurus*. *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, 164 (6) : 1275-1292.
- DESCOUTURELLE, G. & R. FRENTZ, 1970. Différenciation des caractères sexuels mâles chez la Crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Natantia). *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, 164 (12) : 2614-2617.
- DESCOUTURELLE, G., 1971. Différenciation des caractères sexuels femelles chez la Crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Natantia). *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, 169 (6) : 1412-1416.
- DESCOUTURELLE, G., 1972. Durée des stades d'intermue chez la Crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Natantia). Cas des femelles en repos sexuel et des mâles. *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, 166 (1) : 179-191.
- DRACH, P., 1944. Etude préliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 78 : 40-62.

- DRACH, P. & C. TCHERNIGOVITZEFF, 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie Milieu*, 18 (3 A) : 595-609.
- GRAF, F., 1972. Action de l'ecdystérone sur la mue, la cuticule et le métabolisme du calcium chez *Orchestia cavimana* Heller (Crustacé, Amphipode, Talitridé). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 274 : 1731-1734.
- HUGUET, D., 1972. Les stades d'intermue chez *Atyaephyra desmaresti* Millet (Crustacea, Decapoda, Caridea, Atyidae). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, (Zool), 89 : 1149-1157.
- JEFFERIES, D.J., 1964. The moulting behaviour of *Palaemonetes varians* Leach (Decapoda, Palaemonidae). *Hydrobiologica*, 24 : 457-488.
- KRACHT, D., 1974. Hypothèse d'un contrôle génétique du rythme circannuel de la croissance chez l'Ecrevisse *Orconectes limosus* (Rafinesque). *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 278, 2343-2346.
- ROUQUETTE, M. & G. VERNET-CORNUBERT, 1964. Influence de la température sur la mue et la régénération chez le Crabe *Pachygrapsus marmoratus* Fabricius. *Archs. Zool. exp. gén.*, 104 (2) : 104-126.
- TCHERNIGOVITZEFF, C., 1965. Multiplication cellulaire et régénération au cours du cycle d'intermue des Crustacés Décapodes. *Archs. Zool. exp. gén.*, 106 (3) : 377-497.
- TOUIR, A. & H. CHARNIAUX-COTTON, 1974. Influence de l'introduction d'ecdystérone sur l'exuviation et le démarrage de la vitellogenèse chez la Crevette *Lysemata seticaudata* Risso. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 278 : 119-122.
- TURQUIER, Y., 1962. Les Décapodes Natantia de la région de Luc-sur-Mer. *Publ. Lab. mar. Luc-sur-Mer*, oct. 1962.
- VERNET, G., 1976. Données actuelles sur le déterminisme de la mue chez les Crustacés. *Ann. Biol.*, 15 (3-4) : 155-188.

Reçu le 27 septembre 1976

**CYCLE PHÉNOLOGIQUE
ET ANALYSE EXPÉRIMENTALE
DE QUELQUES CARACTÈRES BIOLOGIQUES
DANS TROIS POPULATIONS
D'*HYPOGASTRURA TULLBERGI* (COLLEMBOLE)**

par P. CASSAGNAU et H. DALENS

*Université P. Sabatier, Laboratoire de Zoologie, ERA 490,
Ecobiologie des Arthropodes édaphiques, 118, route de Narbonne,
31077 Toulouse Cedex, France*

ABSTRACT

During a complete annual cycle, three populations of the collembolan *Hypogastrura tullbergi* have been studied in the southwest of France; one of them (Fontestorbes) shows no manifestation of ecomorphosis during the summer months; the second one (Tourbière du Pinet) has a short ecomorphic period during summer, at the immature stage; the third one (Toulouse) has two successive periods of ecomorphosis, one with immature daughter-generations, the other with adult mother-generations. Furthermore, a certain number of biological characteristics have been analysed in controlled rearing in the laboratory; sex-ratio, laying, embryonic development, ecomorphosis duration, longevity of adults. All these observations underline the strong ecobiological malleability of this species and explain the ease with which it colonizes the Mediterranean regions.

De tous les *Hypogastrura* écomorphiques, *Hypogastrura tullbergi* est l'espèce qui forme les populations les plus denses et les plus localisées, dans le sud-ouest de la France. Nous avons pu en

recenser une vingtaine dans le Bassin Aquitain et la moitié orientale des Pyrénées. Dix-huit d'entre elles ont été analysées sous l'angle écobioologique, parfois pendant plusieurs années consécutives. Elles ont été portées sur la carte ci-contre et se répartissent en quatre catégories essentielles (Fig. 1).

— colonies où le cycle annuel se fait sous forme A et où nous n'avons jamais observé d'individus écomorphiques (rond blanc).

— colonies à évolution comparable au type précédent mais où il est possible de faire apparaître un très faible pourcentage d'écomorphiques en élevage sous conditions défavorables (rond blanc muni d'un tiret).

— colonies où le cycle comporte une phase écomorphique obligatoire pendant la saison sèche et chaude pour 100 % des individus immatures (rond noir).

— colonies où à l'écomorphose des immatures se surajoute une deuxième phase écomorphique touchant les adultes (étoiles).

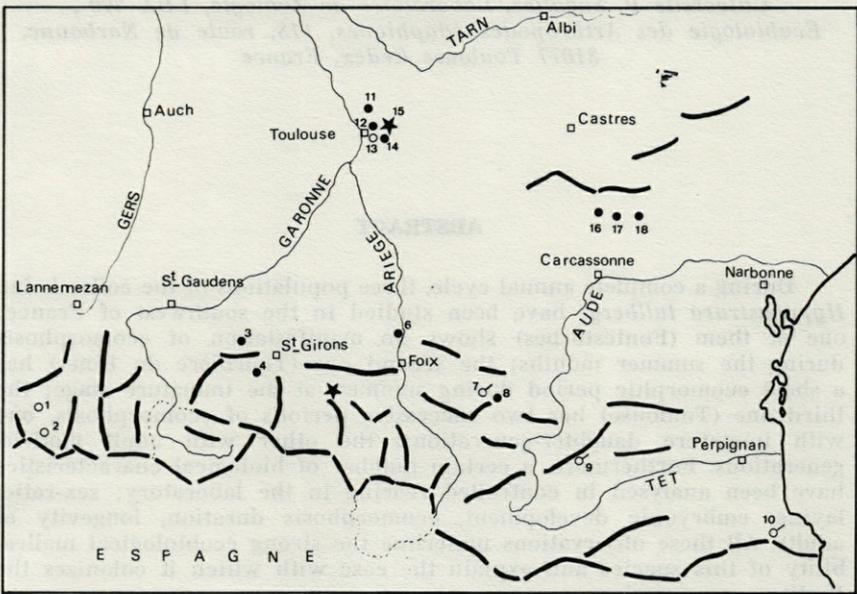


FIG. 1. — Carte de répartition des 18 colonies analysées dans le Sud-Ouest de la France. Explications dans le texte.

Ces colonies peuplent les stations suivantes :

1. Vallée de Couplan : Plat des Gendarmes, 1650 m (Hte-Pyrénées).

2. Vallée de Badet : sapinière de La Couéou, Aragnouet, 1600 m (Hte-Pyrénées).
3. Caumont, 350 m (Ariège).
4. Moulis, 430 m (Ariège).
5. Massat, 650 m (Ariège).
6. Varilhes, 330 m (Ariège).
7. Fontaine de Fontestorbes, Bélesta, 550 m (Ariège).
8. Tourbière du Pinet, Plateau de Sault, 870 m (Ariège).
9. Col de Jau : sapinière de Lapazeuil, 1513 m (Pyrénées-Orientales).
10. Forêt de la Massane, Albères, 700 m (Pyrénées-Orientales).
11. Saint-Jean de l'Union, Bois de Preissac, 170 m (Hte-Garonne).
12. Toulouse, 145 m, Jardin Botanique (Hte-Garonne).
13. Toulouse, Parc du Lycée Bellevue.
14. Toulouse, Jardin particulier, rue Barrau.
15. Toulouse, Jardin particulier, rue Délieux.
16. Montagne Noire, versant sud, Camarès, Vallée de l'Orbiel, 295 m (Aude).
17. Montagne Noire, versant sud, vallée de Clamoux, 370 m (Aude).
18. Montagne Noire, versant sud, maison forestière de Bibaud, Vallée de l'Argentdouble, 238 m et la Ginestière, 350 m (Aude).

Certaines de ces populations ont déjà fait l'objet de publications, en particulier 1 et 12 (CASSAGNAU et RAYNAL, 1964) ; 7, 8, 9 et 10 (CASSAGNAU, 1973). Nous reviendrons ici de façon plus précise sur les colonies 7 et 8 pour lesquelles nous avons déjà signalé l'inversion écologique du cycle et sur la colonie 15 à laquelle la présence d'adultes écomorphiques confère un grand intérêt. Ces colonies ont d'abord été étudiées sous l'angle phénologique dans la nature, avant d'être soumises aux conditions expérimentales du laboratoire. Nous en préciserons tout d'abord le biotope.

1. — Fontestorbes (colonie N° 7). A environ 1 km du village de Bélesta (Ariège) dans la falaise calcaire du pays de Sault qui domine la Vallée de l'Hers Vif, s'ouvre une grosse résurgence intermittente : la fontaine de Fontestorbes. L'air y est constamment frais et humide, ce qui détermine souvent des condensations sur les parois rocheuses et les arbres des alentours. Les mousses sur les rochers et les platanes recèlent toute l'année une énorme colonie d'*Hypogastura tullbergi* dont on peut suivre les migrations en fonction des dessèchements locaux qui peuvent se produire. Les jours de brouillard, il n'est pas rare de trouver de nombreux individus circulant sur l'écorce des platanes à 2 ou 3 m au-dessus du sol, parfois agglomérés, en particulier lors des rassemblements de mue, sous les écorces. Cette colonie a été suivie de décembre 1963 à juin 1965.

2. — Tourbière du Pinet (colonie N° 8). Sur la lisière sud de la forêt de Bélesta, au niveau du plateau de Sault, à 5 km à peine à vol d'oiseau de la station précédente, s'étend le bois du Pinet entre 860 et 875 m d'altitude. L'enneigement important en hiver, la forte pluviosité du plateau de Sault et la présence de sources nombreuses qui entretiennent un sol frais et humide ont permis le maintien à une altitude relativement basse, d'une station de *Pinus uncinata*, survivance manifeste de la période glaciaire, d'ailleurs rabrougris et clairsemés, plantés ici et là dans un sol marécageux et tourbeux. En bordure de ce bois se rencontrent quelques sapins et feuillus tels que des bouleaux et des saules. Une riche population d'*Hypogastrura tullbergi* se rencontre en bordure d'un ruisseau à cours lent, en lisière de la tourbière, au pied des sapins. Les animaux ont cependant tendance en automne à essayer à la surface de la tourbe où on trouve de nombreux adultes à cette saison, sur les *Tremella* fixées sur les vieilles souches ou sur la tourbe. Cette population a été suivie d'octobre 1963 à avril 1965.

Il peut paraître paradoxal au premier abord de trouver une population non écomorphique à 550 m d'altitude (Fontestorbes) et une population écomorphique à 870 m d'altitude, dans un biotope présentant toutes les caractéristiques d'une survivance glaciaire (tourbière du Pinet). En fait l'étude précise de l'écoclimat que subissent ces populations tout au long de l'année, montre au niveau des biotopes à *Hypogastrura tullbergi*, une inversion écologique très nette par rapport au climat local que subissent les peuplements végétaux. La résurgence de Fontestorbes au pied d'une haute falaise orientée est-ouest détermine une arrivée presque continue d'air frais et humide au niveau des mousses du sol peuplées d'*Hypogastrura* maintenues constamment à l'ombre, alors que la portion du bois du Pinet où s'est installée la colonie du plateau ne présente pas un recouvrement végétal suffisant pour faire de cette station un biotope de sous-bois montagnard. Les arbres sont très clairsemés et dès l'apparition du soleil qu'aucun accident topographique ne masque, la surface du sol tourbeux s'échauffe de façon considérable, malgré la présence de l'eau de ruissellement. A titre d'exemple nous indiquons des températures et des humidités relatives relevées dans ces deux stations le 20 juin 1971 entre 11 heures et midi :

— Fontestorbes : eau 9,5° ; air (1,50 m du sol, thermomètre fronde) 17° ; psychromètre : 70 % ; mousses à *Hypogastrura tullbergi* : 12°.

— Bois du Pinet : eau 16° ; air (1,50 m du sol, thermomètre fronde) 23° ; psychromètre : 55 % ; humus tourbeux de surface à —2 cm : 14° à l'ombre, 35° au soleil.

3. — Toulouse, rue Délieux (colonie N° 15). Cette population se développe dans un jardin ombragé et humide à proximité du canal du Midi au pied d'un mur de soutènement d'une terrasse de briques. En saison froide, les *Hypogastrura* forment en surface sur les murs des plaques de plusieurs milliers d'individus se nourrissant essentiellement des algues vertes qui ont tendance à se développer sur les briques. Aux premiers signes de l'écomorphose, les individus se concentrent sous les cloques de crépi, puis migrent en profondeur le long des fondations du mur et à la faveur des fissures. Cette colonie a été suivie régulièrement d'octobre 1965 à janvier 1967 et nous a permis en outre de déterminer de façon précise la remontée post-écomorphique presque chaque année, de 1965 à 1976.

A. — CYCLES PHÉNOLOGIQUES DANS LA NATURE

La méthode d'analyse est basée sur l'examen et la mensuration d'un grand nombre d'individus de chaque colonie (100 à 200) tout au long du cycle annuel et par la réalisation d'histogrammes de classes de taille de 0,1 en 0,1 mm pour chaque prélèvement.

Comparaison Fontestorbes — Le Pinet (Fig. 2 et 3).

Les figures 2 et 3 résument l'évolution des deux colonies de Fontestorbes et du Pinet, de décembre 1963 à novembre 1964. Nous avons déjà signalé les raisons de l'inversion écologique qui entraînent l'apparition des écomorphoses dans la colonie située à l'altitude la plus forte. Nous voyons que fin novembre — début décembre, les deux colonies sont au même stade (A et I), la génération-mère s'estompant au bénéfice de la génération-fille issue des pontes du mois d'octobre. La croissance au Pinet semble plus rapide, peut-être en fonction d'une meilleure imbibition du biotope. Au 18.3.64 les pourcentages les plus forts se situent entre 0,7 et 0,9 mm au Pinet, entre 0,6 et 0,8 mm à Fontestorbes. Mais cette croissance est rapidement contrecarrée par l'apparition des individus écomorphiques immatures qui ne dépassent pas 0,9 mm dès le 1^{er} mai, alors que la colonie de Fontestorbes poursuit sa croissance régulièrement pendant tout l'été pour atteindre 1,3 à 1,4 mm à la fin du mois d'août. L'écomorphose au Pinet se généralise pendant le mois de mai (D) avec une régression spectaculaire des immatures au stade A et le développement du stade C, l'ensemble de la population ne dépassant que très rarement 0,8 mm. A partir de

ce moment-là, la population disparaît progressivement en surface mais dans le biotope particulier que représente la tourbière, la migration ne se fait pas à une profondeur dépassant 10 à 20 cm. Le lavage des couches de tourbe à ce niveau permet de récolter pen-

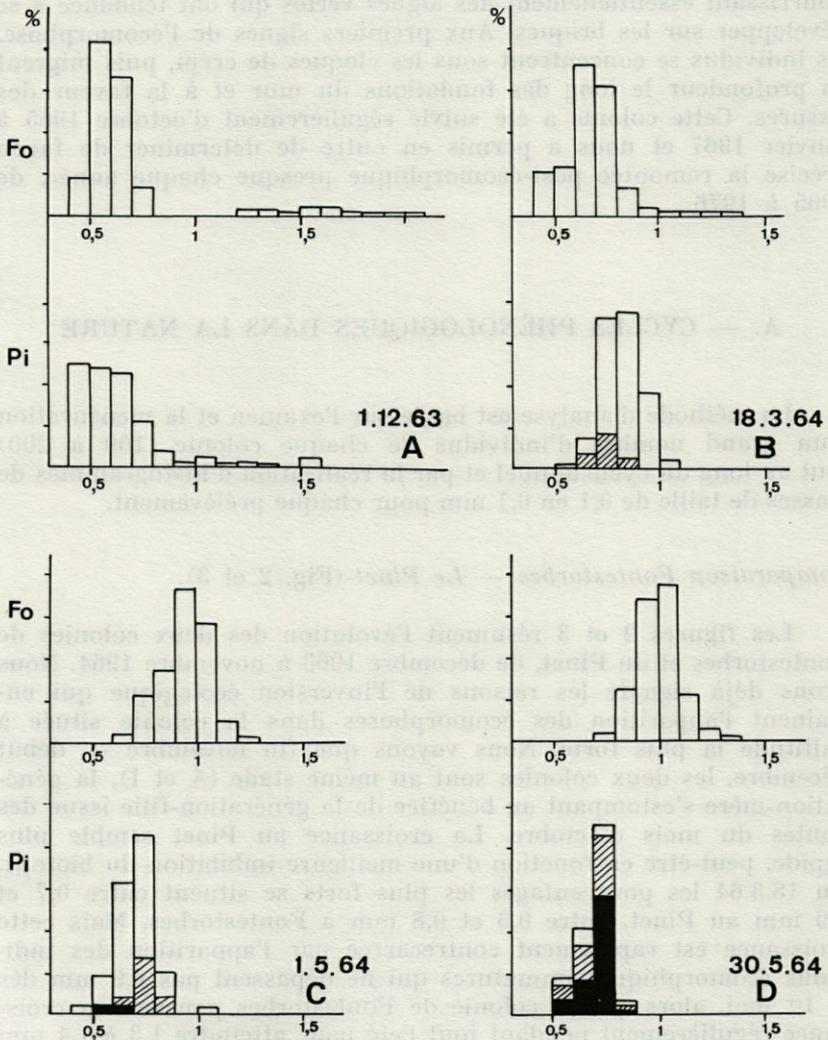


FIG. 2. — Histogrammes des populations de Fontestorbes (Fo) et du Pinet (Pi) du 1.12.1963 au 30.5.1964. En abscisses, classes de taille de 0,1 en 0,1 mm ; en ordonnées pourcentage des individus (échelle : 10 %). *En blanc* : individus normaux de forme A ; *en hachures* : individus écomorphiques de forme B ; *en noir* : individus écomorphiques de forme C.

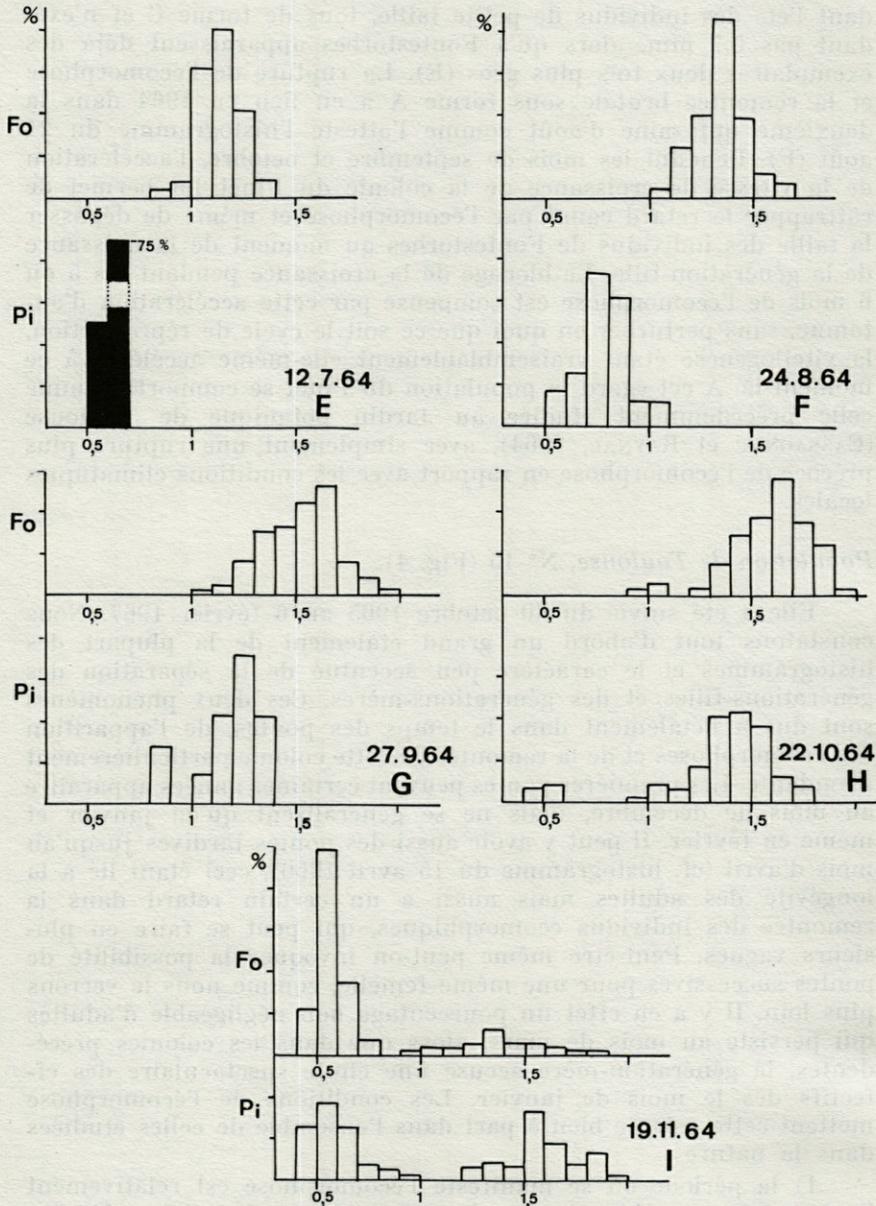


FIG. 3. — Histogrammes des populations de Fontestorbes et du Pinet du 12.7.1964 au 19.11.1964. Mêmes symboles que dans la Figure 2.

dant l'été des individus de petite taille, tous de forme C et n'exédant pas 0,7 mm, alors qu'à Fontestorbes apparaissent déjà des exemplaires deux fois plus gros (E). La rupture de l'écomorphose et la remontée brutale sous forme A a eu lieu en 1964 dans la deuxième quinzaine d'août comme l'atteste l'histogramme du 24 août (F). Pendant les mois de septembre et octobre, l'accélération de la vitesse de croissance de la colonie du Pinet lui permet de rattrapper le retard causé par l'écomorphose et même de dépasser la taille des individus de Fontestorbes au moment de la naissance de la génération-fille. Le blocage de la croissance pendant les 5 ou 6 mois de l'écomorphose est compensé par cette accélération d'automne, sans perturber en quoi que ce soit le cycle de reproduction, la vitellogenèse étant vraisemblablement elle-même accélérée à ce moment-là. A cet égard la population du Pinet se comporte comme celle précédemment étudiée au Jardin botanique de Toulouse (CASSAGNAU et RAYNAL, 1964), avec simplement une rupture plus précoce de l'écomorphose en rapport avec les conditions climatiques locales.

Population de Toulouse, N° 15 (Fig. 4).

Elle a été suivie du 30 octobre 1965 au 6 février 1967. Nous constatons tout d'abord un grand étalement de la plupart des histogrammes et le caractère peu accentué de la séparation des générations-filles et des générations-mères. Ces deux phénomènes sont dus à l'étalement dans le temps des pontes, de l'apparition des écomorphoses et de la remontée de cette colonie particulièrement abondante. Les premières pontes peuvent certaines années apparaître au mois de décembre, mais ne se généralisent qu'en janvier et même en février. Il peut y avoir aussi des pontes tardives jusqu'au mois d'avril (cf. histogramme du 15 avril 1966), ceci étant lié à la longévité des adultes mais aussi à un certain retard dans la remontée des individus écomorphiques, qui peut se faire en plusieurs vagues. Peut-être même peut-on invoquer la possibilité de pontes successives pour une même femelle, comme nous le verrons plus loin. Il y a en effet un pourcentage non négligeable d'adultes qui persiste au mois de mars, alors que dans les colonies précédentes, la génération-mère accuse une chute spectaculaire des effectifs dès le mois de janvier. Les conditions de l'écomorphose mettent cette colonie bien à part dans l'ensemble de celles étudiées dans la nature :

1) la période où se manifeste l'écomorphose est relativement longue. Les premières formes B peuvent apparaître début février, la remontée post-écomorphique pouvant ne se faire qu'en fin octobre, soit 9 mois plus tard, ce qui peut, bien entendu, décaler encore la période de reproduction.

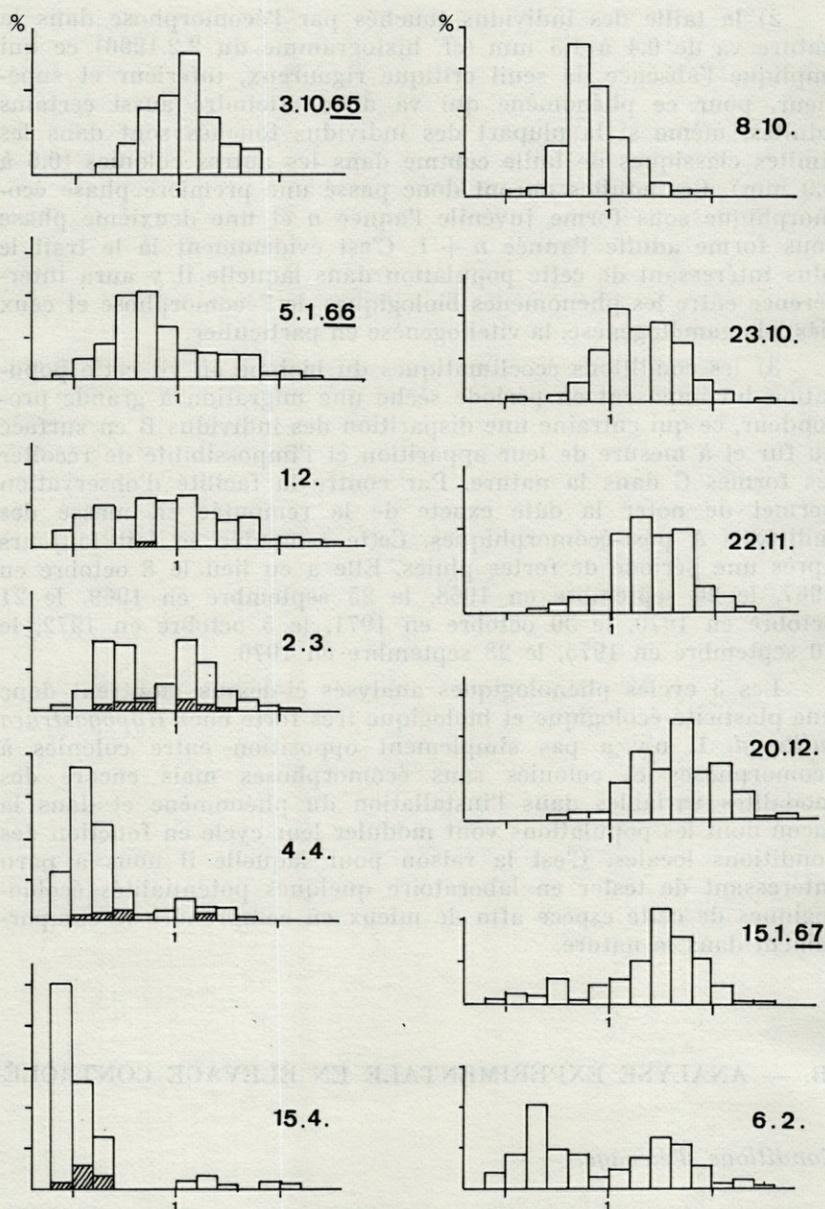


FIG. 4. — Histogrammes des populations de Toulouse (rue Délieux) du 3.10.1965 au 6.2.1967. Mêmes symboles que dans les figures précédentes.

2) la taille des individus touchés par l'écomorphose dans la nature va de 0,4 à 1,3 mm (cf. histogramme du 2.2.1966) ce qui implique l'absence de seuil critique rigoureux, inférieur et supérieur, pour ce phénomène qui va donc atteindre aussi certains adultes, même si la plupart des individus touchés sont dans les limites classiques de taille comme dans les autres colonies (0,6 à 0,9 mm). Ces adultes auront donc passé une première phase écomorphique sous forme juvénile l'année n et une deuxième phase sous forme adulte l'année $n + 1$. C'est évidemment là le trait le plus intéressant de cette population dans laquelle il y aura interférence entre les phénomènes biologiques de l'écomorphose et ceux liés à la gamétogenèse, la vitellogenèse en particulier.

3) les conditions écoclimatiques du biotope où vit cette population lui imposent en période sèche une migration à grande profondeur, ce qui entraîne une disparition des individus B en surface au fur et à mesure de leur apparition et l'impossibilité de récolter les formes C dans la nature. Par contre la facilité d'observation permet de noter la date exacte de la remontée en masse des individus A post-écomorphiques. Cette remontée se fait toujours après une période de fortes pluies. Elle a eu lieu le 8 octobre en 1967, le 26 septembre en 1968, le 25 septembre en 1969, le 21 octobre en 1970, le 30 octobre en 1971, le 5 octobre en 1972, le 10 septembre en 1975, le 28 septembre en 1976.

Les 3 cycles phénologiques analysés ci-dessus montrent donc une plasticité écologique et biologique très forte chez *Hypogastrura tullbergi*. Il n'y a pas simplement opposition entre colonies à écomorphoses et colonies sans écomorphoses mais encore des modalités variables dans l'installation du phénomène et dans la façon dont les populations vont moduler leur cycle en fonction des conditions locales. C'est la raison pour laquelle il nous a paru intéressant de tester en laboratoire quelques potentialités écobio-logiques de cette espèce afin de mieux en comprendre le comportement dans la nature.

B. — ANALYSE EXPÉRIMENTALE EN ÉLEVAGE CONTRÔLÉ

Conditions d'élevage.

Les élevages ont été réalisés dans des boîtes en matière plastique de 45 mm de diamètre dont le fond est garni de plâtre maintenu humide. Les animaux adultes ou subadultes récoltés dans la nature sont groupés par lots de 100 individus. Ils sont examinés une fois par semaine et

les pontes d'un même lot sont séparées des adultes et regroupées dans une autre boîte. Ces élevages sont maintenus dans une enceinte de type « polythermostat » où les températures sont fonction d'un gradient qui s'établit entre deux pôles, l'un froid, l'autre chaud. Ce gradient n'est pas rigoureusement stable et subit des variations qui sont fonction des conditions régnant dans la pièce non climatisée où se trouve l'enceinte. Les températures obtenues et utilisées ont été les suivantes :

$2^{\circ} \pm 1^{\circ}$; $6^{\circ} \pm 1^{\circ}$; $11,5^{\circ} \pm 1,5^{\circ}$; $16^{\circ} \pm 1,5^{\circ}$; $19^{\circ} \pm 2^{\circ}$;
 $21^{\circ} \pm 2^{\circ}$; $24^{\circ} \pm 2^{\circ}$; $26^{\circ} \pm 3^{\circ}$.

Sex ratio des populations.

L'étude de la répartition des sexes faite sur des échantillons prélevés dans la nature, montre un très net déséquilibre des sexes en faveur des δ à Fontestorbes : 600 δ pour 310 φ , en faveur des φ à Toulouse : 130 δ pour 500 φ .

Reproduction et développement embryonnaire.

45 couples et 45 femelles seules récoltés à Fontestorbes en octobre 1975 et 1976 furent maintenus à 16° . Trois mois après 32 couples avaient donné naissance à des jeunes, mais seulement trois femelles isolées avaient déposé des œufs. Pour deux d'entre elles les pontes (37 œufs et 30 œufs) avaient été effectuées dans les 48 heures ayant suivi leur isolement et avaient donné naissance à des jeunes. Pour ce qui est de la troisième femelle, la ponte était intervenue plus d'un mois après l'isolement, elle avait été très faible (3 œufs) et abortive. Au terme des trois mois, 25 des femelles seules furent accouplées, chacune avec un mâle de même provenance ce qui entraîna chez trois femelles des pontes assez faibles (8, 11 et 17 œufs) suivies de la naissance de jeunes. La fécondation paraît donc nécessaire pour qu'il y ait ponte et développement des œufs et elle peut précéder la ponte d'au moins 48 heures.

Si l'on considère les pontes des 35 couples et des 3 femelles isolées, celles-ci se sont effectuées en une seule fois sauf chez trois couples où elles ont été fractionnées.

TABLEAU I

1er couple	2e couple	3e couple
3.11.75 = 17 œufs	29.11.75 = 13 œufs	3.11.75 = 4 œufs
28.11.75 = 23 œufs	18.3.76 = 4 œufs	28.11.75 = 5 œufs
		12.12.75 = 6 œufs

Les pontes de huit couples isolés en octobre 1976 ont été de : 25 œufs ; 8 œufs ; 19 œufs ; 22 œufs ; 40 œufs ; 15 œufs ; 32 œufs et 30 œufs ; soit une moyenne de 24 œufs.

Les résultats observés sur les lots et concernant la durée de la ponte ainsi que celle du développement embryonnaire sont consignés dans le tableau suivant (Tableau II).

TABLEAU II

Durée de la ponte et du développement embryonnaire en fonction de la température. F. : Fontestorbes ; T : Toulouse

T°C	Popu- lation	Période de ponte	Durée du développement embryonnaire
2°	F	mi-novembre 1973 – fin février 1974 13.10.75 au 28.11.75 (# 600 oeufs) puis reprise du 19.12.75 au 16.1.76 (# 400 oeufs)	18 à 19 semaines 19 à 20 semaines
	T	mi-décembre 1973 – fin février 1974 14.11.75 au 12.1.76	20 à 22 semaines 20 à 22 semaines
6°	F	mi-novembre 1973 – fin janvier 1974 1.10.75 au 5.12.75 (# 600 oeufs)	6 à 8 semaines 7 à 8 semaines
	T	28.11.75 au 12.1.76	7 à 8 semaines
11°C	F	26.9.75 au 3.10.75 (# 450 oeufs) reprise le 3.11.75 avec 36 oeufs	31 à 37 jours
16°	F	22.9.75 au 29.9.75 (# 800 oeufs) reprise du 10.10.75 au 3.11.75 avec 153 oeufs	20 à 24 jours
19°	F	22.9.75 au 24.9.75 (# 400 oeufs)	15 à 17 jours
21,5°	F	22.9.75 (# 300 oeufs) légère reprise le 29.9.75 avec 12 oeufs	15 à 17 jours
26°	F	Pas de ponte	8 à 10 jours à partir d'œufs pondus à 16° ; meurent à la naissance

Aux températures de 24 et 26° nous n'avons jamais obtenu de pontes et les lots d'individus de Fontestorbes maintenus durant trois semaines à ces températures se sont révélés stériles même ramenés ensuite à des températures de 16 et 6°.

A la température de 2° dans une boîte contenant six individus survivants de la population de Toulouse et qui avaient été récoltés adultes en novembre 1974, trois pontes ont été relevées en juin (2 œufs), juillet (4 œufs), et octobre 1976 (4 œufs). Seulement

deux œufs donnèrent naissance à des jeunes. Cette observation confirme la possibilité d'une vitellogenèse à des températures relativement basses.

Ecomorphose et température.

De façon générale, dans la population de Fontestorbes, l'écomorphose n'a jamais été constatée quelle que soit la température à laquelle ont été pondus les œufs ou maintenus les individus en élevage.

Dans la population de la tourbière du Pinet par contre, les immatures présentent les phénomènes d'écomorphose quelle que soit la température à laquelle ils sont placés après leur naissance.

Toutefois, les tests n'ont porté que sur des individus récoltés (ou des œufs pondus) dans la nature. L'influence possible de facteurs écologiques au niveau de la génération parentale doit être analysée de façon précise, comme le suggèrent de précédentes observations (CASSAGNAU, 1973).

Dans la population de Toulouse, l'écomorphose apparaît aussi bien chez les immatures que chez les adultes en phase post-reproductive et ceci quelle que soit la température à laquelle ils sont maintenus. Si l'on admet les deux postulats suivants à savoir :

a) que pour une température donnée, les individus à entrer les premiers en écomorphose post-reproductive sont les premiers à avoir effectué leur ponte;

b) que les premiers individus à sortir de la phase C de l'écomorphose, sont les premiers à y être entrés ;

on peut alors considérer les valeurs consignées dans le tableau III

TABLEAU III

Apparition et durée de la phase C écomorphique en fonction de la température, dans les élevages de la colonie n° 15 (Toulouse)

T°C	Durée entre la naissance et l'entrée en phase C écomorphique de l'imature	Durée entre la ponte et l'entrée en phase C écomorphique de l'adulte	Durée de la phase C écomorphique de l'adulte
2°	?	9,5 mois - 10 mois	5,5 mois - 6 mois
6°	4,5 mois - 5 mois	4,5 mois - 5,5 mois	4 mois - 4,5 mois
11°5	4 mois - 4,5 mois	1,5 mois - 2 mois	2,5 mois - 3 mois
19°	2 mois - 2,5 mois	1 mois - 1,5 mois	2 mois - 2,5 mois
21°	?	3 - 5 semaines	2 mois - 2,5 mois

comme proches de la réalité. Ces valeurs résultent d'observations faites sur des lots groupant plusieurs dizaines d'individus.

En élevage, les animaux sortant de l'écomorphose post-reproductive présentent un aspect fripé et une couleur très sombre. Dans leur très grande majorité ils ne tardent pas à mourir dans le mois qui suit. Toutefois à 6° et plus encore à 2°, un certain nombre de ces individus ont récupéré une taille et un aspect tout à fait normaux et trois d'entre eux paraissent même avoir effectué une deuxième phase écomorphique adulte durant laquelle ils sont toutefois morts.

Longévité.

Dans les conditions naturelles, les adultes une fois la ponte terminée entrent en phase de sénescence et meurent dans les quelques mois qui suivent comme l'indiquent les histogrammes (Fig. 2, 3 et 4) et le travail de CASSAGNAU et RAYNAL (1964). En élevage, la survie est beaucoup plus longue aux températures inférieures à 10°. Le tableau IV donne les pourcentages de survie observés sur les lots de 100 individus récoltés adultes en octobre et novembre 1975.

TABLEAU IV

Pourcentages de survie dans les élevages de Toulouse et de Fontestorbes.
F : Fontestorbes ; T : Toulouse

T°C	Provenance de l'échan- tillon	% de survivants au :			
		4.1976	6.1976	9.1976	11.1976
2°	F				78 %
	T				47 %
6°	F	60 %		11 %	2 %
	T		25 %	18 %	15 %
11,5°	F	25 %	20 %	0 %	
	T		23 %	6 %	1 %
19°	F	0 %			
	T	21 %	4 %	2 %	0 %
21,5°	F	1 %	0 %		
	T	15 %	6 %	5 %	0 %

Il résulte des observations faites que dans la population de Toulouse les individus qui meurent le plus tardivement sont ceux qui ont présenté une écomorphose post-reproductive. Il semblerait donc que ce phénomène puisse freiner la sénescence. La longévité la plus grande a été enregistrée chez deux individus de Toulouse

récoltés adultes ou subadultes en novembre 1973 et maintenus à 2° l'un jusqu'en décembre 1976, l'autre jusqu'en janvier 1977. Ceci donne une longévité de quatre ans environ. Il s'agit là de cas limites mais à cette même température de 2°, dans les lots de 100 individus, 8 à 10 % des animaux sont encore en vie deux ans après la ponte.

Un couple d'individus d'une FI de la souche de Fontestorbes a bouclé un cycle de ponte à ponte en trois ans et ce en ayant été constamment maintenu à une température moyenne de 6°. Né le 28.10.1973, ce couple a donné une ponte féconde de 15 œufs en octobre 1976 ; le mâle est décédé en novembre de la même année, mais la femelle était toujours vivante en mars 1977 ce qui donne une longévité supérieure à trois ans.

La conclusion essentielle que l'on peut tirer de ces différentes observations, est qu'*Hypogastrura tullbergi* présente une extrême plasticité qui pourrait expliquer le grand pouvoir d'adaptation ayant permis à « une espèce d'origine septentrionale, de type primitivement boréo-alpin, d'étendre son aire de répartition vers le sud et vers la plaine » (CASSAGNAU et RAYNAL, 1964).

RÉSUMÉ

Trois populations du Collembole *Hypogastrura tullbergi* ont été suivies dans le Sud-Ouest de la France pendant un cycle annuel complet ; l'une (Fontestorbes) ne montre aucune manifestation d'écomorphoses pendant la saison chaude ; la seconde (Tourbière du Pinet) révèle une phase écomorphique courte au stade immature pendant l'été ; la troisième enfin (Toulouse) montre deux phases successives d'écomorphoses, l'une chez les immatures des générations-filles, l'autre chez les adultes des générations-mères.

Un certain nombre de caractéristiques biologiques ont d'autre part été analysées en élevages contrôlés en laboratoire : sex-ratio, ponte, développement embryonnaire, durée de l'écomorphose, longévité des adultes... Toutes ces observations soulignent la grande malléabilité écobioécologique de cette espèce et expliquent la facilité avec laquelle elle a pu coloniser les régions méditerranéennes.

ZUSAMMENFASSUNG

Drei Populationen des Collembolen *Hypogastrura tullbergi* wurden im Süd-Westen Frankreichs während eines vollen Jahreszyklus untersucht. Die Population von Fontestorbes zeigt keinerlei Oekomorphose während der warmen Jahreszeit, die Population von Tourbière du Pinet durchläuft im unreifen Stadium eine kurze oekomorphe Phase im Sommer ; die Population von Toulouse schliesslich zeigt zwei aufeinanderfolgende Phasen von Oekomorphosen, eine bei den unreifen Tieren der Tochter-Generationen, die andere bei den Adulten der Mutter-Generationen. Im Laboratorium wurden untersucht : Geschlechter-Verhältnis, Eiablage, Embryonalentwicklung, Dauer der Oekomorphose, Lebensdauer der Adulten. Alle Beobachtungen weisen auf die grosse Anpassungsfähigkeit dieser Art hin und erklären dadurch, warum sie den Mittelmeerraum so erfolgreich besiedeln konnte.

BIBLIOGRAPHIE

- CASSAGNAU, P. 1973. Les populations d'*Hypogastrura tullbergi* (Collemboles) dans la moitié orientale des Pyrénées : écologie et cycle de développement. *Pirineos*, 108 : 93-100.
- CASSAGNAU, P. & G. RAYNAL, 1964. Contribution à l'étude des écomorphoses. I. Développement comparé de deux races d'*Hypogastrura tullbergi* (Collembole, Poduromorphe). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 1 (1) : 1-20.

Reçu le 6 avril 1977

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

I. — CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU

par Jean-Jacques CORRE

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

ABSTRACT

A study of the salinity and water cycles along the shores of Languedoc and Camargue was made to determine the conditions which regulate the distribution of vegetation.

The most critical conditions for vegetation and the principal elements which determine the cycles are reported. These permit characterization of the biotopes.

AVANT-PROPOS

Cet article est le premier d'une série de quatre portant sur l'écologie de la végétation littorale en Languedoc et en Camargue. L'ensemble constitue un mémoire présenté comme thèse de doctorat d'Etat et enregistré au C.N.R.S. sous le n° A.0.3131. Dans sa réalisation, nous avons reçu une aide de la D.G.R.S.T.

Après avoir décrit les conditions de milieu les plus remarquables qui entrent en jeu pour expliquer la répartition et l'évolution de la végétation, nous nous attacherons dans un deuxième article à décrire

des « groupes écologiques » : unités phytocénotiques élémentaires qui permettent d'interpréter l'écologie des groupements végétaux. Ceux-ci feront l'objet d'une troisième partie. Enfin, nous étudierons, sur quelques exemples, dans une quatrième partie, les modalités d'évolution des phytocénoses.

INTRODUCTION

La végétation des milieux salés du littoral languedocien et de Camargue a fait, depuis la fin du siècle dernier, l'objet de nombreuses recherches.

En Camargue les premières données complètes sur la flore ont été fournies par FLAHAULT et COMBRES (1894). A partir de 1930 TALLON a repris l'étude systématique de la flore du delta. Ses notes sont, pour la plupart, parues dans les « Actes de la Réserve de Camargue ». Elles s'accompagnent d'observations écologiques sur certaines espèces ou certains groupements végétaux. En 1965, MOLINIER et TALLON, sous le titre d'« Études botaniques en Camargue » publient un premier ensemble de travaux phytosociologiques concernant cette région. Il est suivi, en 1968 par une description des « friches et prairies en Camargue », MOLINIER et TALLON (1968). Enfin, en 1970 paraît, sous leur signature le « Prodrome des Unités Phytosociologiques observées en Camargue », MOLINIER et TALLON (1970), qui est la synthèse de leurs travaux en commun. A ce travail correspond une série de cartes des associations végétales, levées au 1/20 000 par MOLINIER. Elles sont malheureusement inédites à cette échelle. Ces travaux ont été complétés par des études phyto-écologiques ponctuelles. On peut citer à cet égard : MOLINIER et coll. (1964), HEURTEAUX (1969), HELWANI (1971).

En Languedoc, deux ouvrages importants traitent d'une façon exhaustive de la végétation littorale. Il s'agit de l'« Essai de géographie botanique sur les dunes du Golfe du Lion » de KUHNHOLTZ-LORDAT (1929) et du « Prodrome des groupements végétaux de la France méditerranéenne » de BRAUN-BLANQUET et coll. (1952). Il s'y ajoute un certain nombre d'autres publications approfondissant certains aspects de la végétation et concernant soit le milieu dunaire : PIGNATTI (1959), HEKING (1960), ZARZICKY (1961), JALIS (1965), soit les zones marécageuses : ADRIANI (1934 et 1945), ZITTI (1938), BRAUN-BLANQUET et de RAMM (1957), CORRE (1961, 1962).

Nous n'abordons pas un milieu neuf. Toutefois, en raison des récents travaux d'aménagement concernant la région littorale, des études phyto-écologiques systématiques s'avéraient nécessaires. Dans ce contexte nous avons été amené à participer à plusieurs études régionales fondamentales ou appliquées.

De 1961 à 1962, à la demande du Génie rural de l'Hérault, nous avons mené plusieurs campagnes d'observations sur la bordure nord de l'étang de Mauguio.

De 1964 à 1965, à la demande de l'Entente interdépartementale pour la démoustication, nous avons dressé la carte d'un certain nombre de

zones lagunaires et à cette occasion nous avons pu compléter nos prospections dans le Languedoc.

De 1966 à 1973, en collaboration avec le Laboratoire d'écologie médicale de l'Université de Montpellier nous avons entrepris des études phytoécologiques dans le cadre d'un programme de lutte contre les nuisances provoquées par les « arabis », Diptères Ceratopogonidae du genre *Leptoconops*. A partir de 1971 ce programme s'est élargi à l'étude des biocoenoses halophiles de Camargue et a reçu l'aide de la D.G.R.S.T.

Connaître la structure, l'organisation et les facteurs qui régissent le fonctionnement des écosystèmes sont les bases fondamentales de tout programme d'aménagement. Cette connaissance est essentielle pour prévoir, en particulier, le résultat de nos interventions sur le milieu naturel.

Les milieux littoraux terrestres comprennent dans notre région, essentiellement :

- des milieux rocheux,
- des milieux dunaires,
- des marécages salés.

Les milieux rocheux n'ont pas fait l'objet d'une étude de notre part. Ils occupent d'ailleurs une très faible superficie.

Une partie des résultats concernant les milieux dunaires ont fait l'objet de publications par ailleurs (CORRE, 1971, paru 1976).

Les marécages salés seront traités dans le présent mémoire.

La définition et la délimitation du milieu salé pose dès l'abord une ambiguïté puisque, comme le souligne BINET (1961) « tous les végétaux se développent dans un milieu salé », ce qui permet d'assurer leur nutrition minérale.

Habituellement les milieux salés se caractérisent par la présence de chlorure de sodium, généralement accompagné par d'autres chlorures, ainsi que par des sulfates, des bicarbonates ou même des carbonates. Ces sels peuvent être présents dans une gamme de concentration plus ou moins étendue selon leur degré de solubilité.

En général le seuil minimal à partir duquel le milieu est considéré comme salé est défini empiriquement. Pour WARMING et VAHL (1909), il se situe à 1 % de sels solubles totaux dans le sol lorsque celui-ci est sec, à 3 % lorsqu'il est humide. Pour de SIGMOND (1928), un sol est salin à partir de 0,1 % de sels. Pour STOCKER (1928), il doit contenir 0,5 % de Na Cl dans le sol sec. Cette valeur est également retenue par CHAPMAN (1960, 1974). Plus récemment WAISEL (1972) préconise de considérer comme salé un habitat où le contenu en Na Cl de l'extrait de pâte saturée est de 100 méq./l (conductivité d'environ 10 mmhos/cm à 25°C ; potentiel

osmotique de -4 bars) pour un pH inférieur à 8,5. Selon l'auteur cette valeur permet de faire la distinction entre deux types de flore dont l'une, vivant communément dans les milieux salés, constituera le groupe des halophytes. Ce seuil de concentration est voisin des 7 mmhos/cm à 25°C qui servent à la définition des sols sodiques dans la classification pédologique française.

Elle est plus du double du seuil de salinité préconisé par SCOFIELD (*in* RICHARDS, 1954) qui sert de base à la classification américaine des sols salés (4 mmhos/cm à 25°C pour l'extrait de pâte saturée). Il est vrai que cette valeur correspond au seuil à partir duquel la concentration saline agit sur les végétaux cultivés dont le milieu salé n'est pas forcément le biotope naturel.

Les difficultés pour arriver à un accord tiennent essentiellement dans les divergences sur le choix des critères utilisés pour différencier les milieux salés et non salés.

Pour le phyto-écologue les critères qui influent sur la répartition des végétaux sont primordiaux et l'expérience acquise par le physiologiste sera « d'un grand secours en nous permettant d'arriver plus sûrement à un choix judicieux des facteurs discriminants, car essentiels pour les plantes » (GOUNOT, 1969).

Si certaines espèces dites « halophiles » montrent, en culture comparée, un meilleur développement dans les milieux enrichis en sels solubles, pour beaucoup d'autres, tout se passe comme si ce milieu était un « refuge » contre la concurrence. En contrepartie elles doivent y affronter des conditions qui ne leur sont pas optimales.

On sait que les effets liés à la richesse du milieu en sels solubles sont multiples. Aux actions osmotiques dues à la forte concentration des sels, s'ajoutent des effets dus à leur nature : compétition ionique au niveau des sites d'absorption (GREENWAY, 1962 b ; RAINS et EPSTEIN, 1965), perturbation du métabolisme (STROGOV, 1962 ; BERNSTEIN et HAYWARD, 1958 ; WAISEL, 1972). L'intensité d'action des sels solubles dépend du caractère euryhalin ou sténohalin du milieu. REPP (1964) a montré que le « choc salin », c'est-à-dire la mise en contact brusque avec une solution concentrée peut avoir sur le végétal des effets plus marqués que si la concentration s'était élevée progressivement (ou n'avait pas varié).

La plante répond aux troubles induits par la forte concentration des sels dans l'environnement en présentant un certain nombre d'accommodations ou d'adaptations : phénologiques, morphologiques, anatomiques ou physiologiques qui dépendent en partie de la nature du milieu où se localisent les sels (air, solutions du sol, eau de submersion).

Les adaptations et le comportement vis-à-vis des solutions salines sont caractéristiques du taxon végétal (espèces, sous-espèces, variétés). On peut citer à cet égard les travaux récents de BOUCAUD (1972) sur *Suaeda maritima*, ceux de GREENWAY (1962 a) sur *Hordeum vulgare*, les exemples de RAHEJA (1966) sur le riz.

En définitive, les caractéristiques du milieu pouvant intervenir sur la répartition des espèces sont très variées et dépassent la simple expression de la concentration en sels solubles. Ces conclusions découlent d'observations faites pour la plupart en laboratoire, c'est-à-dire dans des conditions contrôlées. Sur le terrain le problème est plus complexe car il est habituel que plusieurs facteurs varient en même temps et il n'est pas rare d'observer des liaisons dans leurs variations. Selon les cas ce peut être un handicap ou une commodité. C'est un handicap lorsque deux facteurs ayant une incidence sur la biologie de la plante ont des variations liées entre elles. L'interprétation écologique qui s'ensuit présente une ambiguïté dont il faut tenir compte puisque seule la résultante de cette variation conjuguée est connue. C'est un avantage lorsque le facteur invoqué par le chercheur travaillant au laboratoire n'est pas accessible au chercheur de terrain, soit parce que les méthodes de mesure ne peuvent être mises en œuvre, soit parce qu'elles ne se prêtent pas à des observations en série. Il lui est alors possible de chercher des relations indirectes avec un facteur plus commode à prendre en compte.

Avant d'aborder l'interprétation écologique de la végétation, il est donc nécessaire de procéder à une étude précise du milieu. Nous l'entreprendrons d'abord sur un plan général, ce qui nous permettra de faire le point sur les connaissances acquises et de faire ressortir les conditions propres à la région languedocienne et camarguaise.

1. — CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DU MILIEU SALÉ

1.1. CYCLES GÉNÉRAUX DES SELS DANS LA NATURE.

Les sels solubles interviennent dans des cycles de salinisation dont KOVDA (1961) a défini 5 types :

a) *Les cycles continentaux* : ils concernent le mouvement, la redistribution et l'accumulation des sels dans des régions endoréiques (sans écoulement vers la mer).

b) *Les cycles marins* : ils sont en relation avec l'accumulation des sels marins le long des côtes.

c) *Les cycles deltaïques* : ils concernent les processus complexes de circulation des sels en provenance à la fois de la mer et des cours d'eau.

d) *Les cycles artésiens* : ils sont liés aux apports de sels circulant dans des nappes profondes et remontant en surface à la faveur d'accidents tectoniques.

e) *Les cycles anthropogènes* : ils sont liés aux activités de l'homme et résultent d'erreurs dans nos interventions sur le milieu ou d'une ignorance des lois concernant l'accumulation des sels.

1.2. MÉCANISMES RÉGISSANT LES CYCLES.

1.2.1. *Les facteurs climatiques.*

1.2.1.1. Evapotranspiration.

Elle détermine la remontée des sels dans les horizons du sol exploités par les racines. Selon KOVDA, EGOROV et HILLS (1967), les sols salés sont très répandus lorsque l'évaporation atteint 3 000 mm/an, mais les phénomènes de salinisation restent encore importants pour une évaporation de 1 000 à 1 500 mm/an ou moins s'il existe une saison sèche.

Selon JOFFE (1949), 39 % environ des régions arides sont salées. A elle seule cette constatation montre le rôle important des phénomènes d'évaporation sur le mécanisme de la salinisation.

1.2.1.2. Vent.

Les vents peuvent apporter des sels dans le milieu, sous forme d'embruns ou de poussières salées (ERIKSSON, 1958). Le long du littoral atlantique marocain, SAUVAGE (1961) invoque les embruns pour expliquer l'absence du Chêne-liège dans des stations qui, par ailleurs, lui seraient favorables. En Roussillon, P. SIMONNEAU (1966) a relevé en 1965 les apports de sels liés aux embruns, à peu de distance du littoral. Ceux-ci oscillaient entre 0,204 et 1,441 g de NaCl/m²/mois (1), soit un total de 7,64 g/m² pour l'année. On trouvera d'autres exemples dans BAUDIÈRE, J. SIMONNEAU et P. SIMONNEAU (1973).

Ils agissent également par leur pouvoir évaporant. HEURTEAUX (1971) note que « pendant l'hiver 1964-65, l'évaporation (en Camargue) est plus élevée (115 mm) qu'au cours de l'hiver suivant

(1) Des apports de sels de plus de 0,200 g de NaCl/m²/mois provoquent des accidents sur le feuillage des conifères plantés (P. SIMONNEAU, 1966).

(92 mm), malgré un net déficit thermique (plus de 2°C), du fait de la fréquence et de la violence du mistral ».

1.2.1.3. Pluies.

Elles assurent la percolation des sels. Elles jouent par le volume d'eau précipitée, mais leur intensité et la durée de la période pluvieuse ont un rôle important sur le bilan salin. Ainsi une série de pluies de faible intensité et de courte durée, séparées par des périodes sèches déplacera les sels sans les entraîner hors du profil pédologique, alors que le même volume réparti en une seule période aurait pu les éliminer de l'horizon exploité par les racines. Cette constatation reçoit une application pratique dans les programmes d'irrigation. C'est ainsi que MEIRI et SHALHEVET (1973) constatent que la balance saline et le potentiel osmotique de la solution du sol s'améliorent si l'on procède, au cours d'une campagne d'irrigation, à quelques lessivages du sol avec des doses d'eau très importantes, plutôt que de vouloir procéder à des lessivages partiels à chaque irrigation.

Les pluies peuvent, dans certains cas, jouer un rôle dans l'apport des sels en mettant en solution les particules salées (embruns, poussières) qui se déplacent dans l'atmosphère (ERIKSSON 1958). D'après une observation de MILLER, SCHOELLER (1962) cite une concentration de 2 380 mg de Cl par kg d'eau dans une pluie à Butte of Lewis en Ecosse. Ce phénomène intéresse essentiellement les régions côtières, ce qui se traduit par un gradient de moindre salinité des pluies de la côte vers l'intérieur. Dans la région languedocienne, SCHOELLER (1962) a noté :

— Sète	32 mg/l
— à 35 km de la côte	1,6 mg/l
— à 70 km de la côte	0,6 mg/l

1.2.2. *Le substrat.*

1.2.2.1. Rôle des conditions géomorphologiques et topographiques.

Certaines structures géomorphologiques sont plus favorables que d'autres à l'accumulation des sels, soit qu'elles servent de bassin de réception à des solutions salines, soit qu'elles favorisent la remontée d'eaux salées existant en profondeur (MARGAT, 1961 ; DUVIGNEAUD, 1967 ; HAYON, 1968). Les dépressions favorisant les remontées capillaires à partir des nappes d'eau souterraines, les côtes basses et lagunaires, le rivage des lacs salés, les terrasses inférieures des cours d'eau peuvent également être le lieu d'accumulations salines.

En ce qui concerne la topographie, KOVDA, EGOROV et HILLS (1967) soulignent la différence entre le mésorelief (correspondant à des différences d'altitude de l'ordre du mètre) et le microrelief (différences d'altitude de l'ordre du décimètre). Le mésorelief agit sur l'accessibilité à la surface du sol des solutions salines venant de la profondeur, ce qui aboutit à une plus grande salinité du bas-fond. Sauf dans le cas extrême des sols sableux, les dénivellations du microrelief sont insuffisantes pour provoquer une hétérogénéité sensible dans l'affleurement de la frange capillaire. Comme les bosses s'échauffent plus vite, l'évaporation y est plus intense. Elle est par contre moins importante dans les creux du fait qu'ils accumulent les eaux de pluies ou d'irrigation. Si ce phénomène permet d'expliquer la plus forte salinité de certaines bosses du microrelief (BOUTEYRE, 1964, en donne des exemples pour le Languedoc), il n'est pas généralisable comme nous avons eu l'occasion de l'observer (CORRE et RIOUX, 1969).

1.2.2.2. Rôle des sédiments.

Au moment du dépôt, les sédiments peuvent être imprégnés de sels, soit parce qu'ils se sont mis en place en milieu marin ou lagunaire, soit parce qu'ils proviennent de couches géologiques salifères. On parle alors communément d'une salinité « primaire ». Ils peuvent également être parcourus, postérieurement au dépôt, par des solutions salines. Ils acquièrent alors une salinité dite « secondaire ». La quantité de sels retenue dépend beaucoup de la texture. Les sédiments ayant une texture fine retiennent plus facilement les sels que ceux à texture grossière (SCHOELLER, 1962 ; MONEM BALBA et SOLIMAN, 1962).

Ce rôle de réservoir joué par les sédiments n'est pas passif. Les solutions salines qui circulent dans le sol subissent des transformations chimiques dues à des réactions d'échange avec les colloïdes organiques et minéraux. L'adsorption (2) du sodium peut, en particulier, avoir une grande importance sur la végétation en modifiant certaines caractéristiques du substrat (porosité, pH). Les réactions d'échange aboutissent dans certains cas à des précipitations par formation de sels insolubles tels CO_3Ca , SO_4Ca (MASSOUMY, 1968) qui sont à l'origine d'encroûtements.

Par leur porosité, les sédiments agissent sur la hauteur de la frange capillaire et par là même sur un des éléments qui contribue à la salinisation du milieu (cf. ci-dessous). Les calculs de TSCHÉ-

(2) Il se produit au niveau des argiles et de l'humus du sol des réactions d'adsorption, d'où l'expression de « complexe adsorbant » ; malheureusement beaucoup d'auteurs emploient également celle de « complexe absorbant » pour désigner la même fraction du sol.

BOTARIOFF cités par SCHOELLER (1962) montrent que la hauteur maximale d'ascension capillaire est de 1,5 à 12 cm dans un sable grossier et peut atteindre 6,1 à 30,5 m dans une argile. En Camargue, les chiffres cités par ASTIER et coll. (1970) sont de quelques dm pour le sable, 1 m pour le limon sableux, 1,5 m pour les limons grossiers.

Le sol est un milieu complexe souvent constitué par une superposition de strates de différentes porosités et l'ordre de cette stratification a un rôle important dans l'accumulation saline, en créant des conditions particulières de circulation (MASSOUMY, 1968 ; MONEM BALBA et SOLIMAN, 1969).

La porosité agit également sur le lessivage des sels ; plus elle est élevée, meilleure sera la percolation par les pluies.

1.2.3. Les conditions hydrogéologiques.

Les phénomènes de salinisation peuvent être liés à des transports éoliens. Toutefois ils sont en grande partie soumis aux mouvements des solutions salines, et bien souvent à la présence d'une nappe phréatique. Les caractéristiques de cette nappe jouent alors un rôle important dans l'accumulation des sels au niveau des horizons du sol exploités par les végétaux.

1.2.3.1. Régimes hydriques.

La diversité des régimes hydriques conduisant à des processus d'halomorphie a été ramenée par YAALON (1963) à 4 grands types :

a) *Régime percolatif normal* : stations bien drainées, nappe profonde. La frange capillaire n'affleure pas. Le lessivage est important. Il y a possibilité d'alcalisation (3), c'est-à-dire d'adsorption de Na^+ sur le complexe argilo-humique du sol, mais pas de salinisation, c'est-à-dire d'accumulation des sels solubles.

b) *Régime épipercolatif* : il s'établit dans des bas-fonds lorsque le substrat présente un horizon imperméable ou, en région aride, dans le voisinage des côtes. Il est également nécessaire que l'évaporation excède les précipitations. La nappe est peu profonde avec une frange capillaire affleurante. Il y a risque de salinisation et d'alcalisation.

c) *Régime amphipercolatif* : le plan d'eau présente des fluctuations saisonnières de niveau. La conductivité hydrique est variable. Selon les stations il y a ou non accumulation de sels.

d) *Régime subpercolatif* : il est typique des régions arides.

(3) Dans la mesure où il n'y a pas de modifications des caractéristiques physiques du sol, le terme de sodisation est préférable (SERVANT, communication orale).

L'évaporation dépasse largement le drainage. Il n'y a pas de nappe ou elle est très profonde. Les sels ont une origine marine ou géologique. En raison des faibles précipitations, ils migrent peu et forment des horizons de précipitation.

Les principaux éléments qui déterminent le rôle de la nappe sont : sa profondeur, sa salinité, ses conditions de circulation.

1.2.3.2. Rôle de la profondeur de la nappe.

L'effet de la profondeur se combine à celui des caractéristiques physiques du substrat pour déterminer l'intensité de l'évaporation de la nappe donc le flux des solutions salines vers la surface.

Cette relation peut être résumée par une équation établie sur des données empiriques.

$$q = q_0 \left(1 - \frac{\Delta}{\Delta_0}\right) n$$

q = intensité d'évaporation de la nappe ; q_0 = intensité de l'évaporation à partir d'une surface de sol saturé d'eau ; n est compris entre 1 et 3 ; Δ_0 = profondeur critique au-delà de laquelle il ne se forme plus de dépôts salins dans le sol ; Δ = profondeur de la nappe. Sa valeur est comprise entre 0 et Δ_0 (in SCHOELLER, 1962).

La valeur de Δ_0 peut être intéressante à connaître dans la mesure où elle permet de délimiter les zones où la salinité d'origine phréatique est possible. A partir d'observations faites sur sols argileux en climat continental, KOVDA (1956, in KOVDA et coll., 1967) a établi une relation approximative qui la lie à la température annuelle moyenne

$$\Delta_0 \text{ cm} = 170 + 8 \theta_0 \pm 15$$

θ_0 = température moyenne annuelle en °C.

1.2.3.3. Rôle de la salinité.

Selon KOVDA et coll. (1967) il existe, en conditions hydro-morphes, un taux de minéralisation critique de la nappe en deçà duquel la salinité n'a pas d'action sur la végétation. Pour une nappe de type chloruré-sulfaté il est de 2 à 3 g/l. Pour une nappe de type sodique il est de 0,7 à 1 g/l.

La salinité des nappes peut varier au cours du temps. Lorsque la nappe se concentre sous l'effet de l'évaporation par exemple, son chimisme se modifie (SCHOELLER, 1962) par suite de précipitations sélectives, sans relation avec celles liées aux réactions d'échange. Le premier sel à précipiter est le carbonate de calcium, puis le sulfate de calcium.

1.2.3.4. Rôle des conditions de circulation des eaux.

Dans une nappe stagnante dont le niveau est constant, la salinité peut croître au cours du temps sous l'effet de l'évaporation. De ce fait, le flux de sels arrivant vers la surface du sol augmente avec le temps et le processus de salinisation s'accélère. Par contre si la nappe peut circuler, les eaux qui ont été concentrées s'évacuent et le flux salin vers la surface se stabilise ou même diminue.

1.2.4. *La couverture végétale.*

Elle intervient de plusieurs manières dans les cycles salins.

Elle protège le sol contre l'évaporation, mais aussi facilite un transfert d'eau par la transpiration. Dans ce cas le départ d'eau et donc l'accumulation des sels non absorbés concerneront tout le profil exploité par les racines. Il s'ensuit que l'horizon d'accumulation des sels sera plus épais. Etant répartis dans un plus grand volume, leur concentration sera, en général, moins élevée.

Elle agit par effet de sélection des sels. L'absorption sélective retient une partie des éléments minéraux solubles dans des cycles biologiques.

Elle favorise le drainage, l'accumulation de matière organique ou l'action des racines modifiant la structure du sol.

Enfin elle agit par l'obstacle qu'elle oppose aux vents transportant les particules salées. Les travaux d'ERIKSSON (1958) ont montré que les turbulences provoquées par le feuillage des végétaux élevés occasionnent la précipitation sur les feuilles et vers le sol des particules salées (poussières, embruns) transportées par le vent. C'est ainsi qu'à peu de distance vers l'intérieur, le long du rivage du Roussillon, SIMONNEAU (1966) a analysé des eaux pluviales qui contenaient 0,070 g/l de Cl^- sous des résineux, 0,035 g/l sous des feuillus et 0,017 g/l hors du couvert forestier.

1.2.5. *Les activités de l'homme et des animaux.*

Qu'elles soient volontaires ou non, elles peuvent intervenir sur les différents éléments du cycle des sels : modification des microclimats, de la topographie, apports d'eau par irrigation, apport de sels solubles (amendements, engrais, effluents divers, irrigation avec des eaux fortement minéralisées), modification de la structure du sol par les pratiques culturales, transformations du couvert végétal.

Les animaux agissent par le pâturage qui altère le couvert

végétal et par le piétinement qui, en tassant le sol, favorise les remontées salines.

2. — LES CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU LE LONG DU LITTORAL LANGUEDOCIEN ET CAMARGUAIS

2.1. CONDITIONS CLIMATIQUES.

Habituellement, l'écologie s'intéresse au climat en raison de l'action directe qu'il exerce sur la plante. Pour nous, il s'y ajoute une action indirecte qui est son rôle sur le cycle salin et c'est donc dans cette double optique qu'il devra être envisagé.

Pour décrire les conditions climatiques, nous avons retenu les données de quatre stations proches du littoral (Fig. 1). Ce sont d'ouest en est : Sète sémaphore (alt. 94 m), Fréjorgues (alt. 5 m), Aigues-Mortes (alt. 1 m environ), La Tour du Valat (alt. 1 m environ). La période prise en considération va de 1957 à 1973, durée pendant laquelle ont été réalisées les observations écologiques. Le découpage se fera en années biologiques, commençant le 1^{er} septembre.

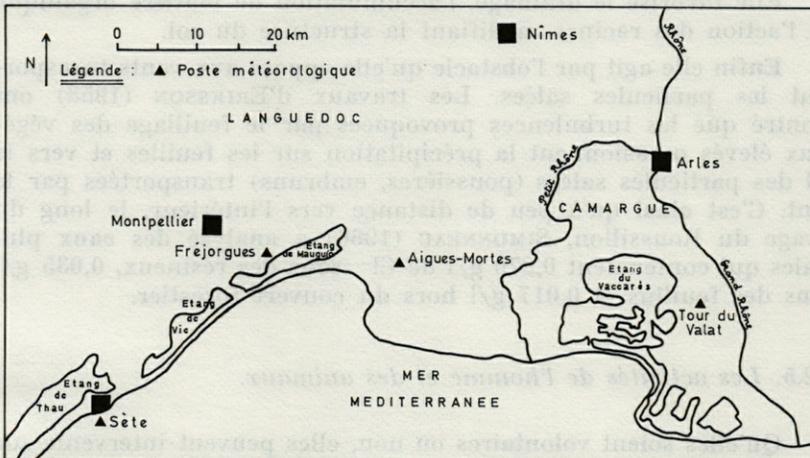


FIG. 1. — Plan de situation des postes météorologiques pris en compte pour la description du climat.

2.1.1. Pluviosité.

La moyenne annuelle des précipitations est comprise entre 580 et 750 mm avec habituellement une concentration des pluies sur

TABLEAU I
Moyennes saisonnières et annuelles
des hauteurs de pluies en mm (1957-1973)

	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Total
Sète sémaphore	233,2	194,3	155,2	85,7	668,5
Fréjorgues	258,7	206,8	176,9	107,1	749,6
Aigues Mortes	209,5	165,1	129,6	76,8	581,1
Tour du Valat	214,4	167,9	125,6	80,6	588,6

TABLEAU II
Intensité saisonnière moyenne des pluies en mm/jour de pluie
(1962-1973)

	Automne	Hiver	Printemps	Eté
Sète sémaphore	13,2	10,3	8,4	6,3
Fréjorgues	11,0	8,4	7,2	6,5
Aigues Mortes	données incomplètes			
Tour du Valat	12,4	8,0	6,8	6,8

Remarque : Les valeurs soulignées dans les tableaux 1 et 2 correspondent aux extrêmes saisonniers.

les saisons froides et un creux estival (Tabl. I). Le nombre de jours de pluie est de 74 à 93 jours par an selon les stations. L'intensité des précipitations, c'est-à-dire la hauteur moyenne des précipitations par jour de pluie est maximale en automne et minimale en été (Tabl. II).

2.1.2. Evaporation.

Nous n'avons que des données très partielles sur l'évaporation. En Moyenne Camargue (Tour du Valat) la moyenne annuelle, mesurée à partir de l'évaporomètre Piche est de 1 413 mm pour la période 1964-72. En été, elle est de 590 mm pour la même période. A Fréjorgues, où les mesures ne sont effectuées que pendant certains mois de l'année, on relève, pour les mois d'été, une évaporation moyenne de 394 mm. Pendant au moins une période de l'année, l'évaporation est donc supérieure aux précipitations, ce qui ne manquera pas d'accélérer le processus de salinisation.

2.1.3. Vents.

Deux secteurs dominant, marqués par des vents violents et fréquents :

— le secteur N-N-O qui donne des vents secs favorisant l'évaporation,

— le secteur S-E qui donne des vents humides apportant les pluies. Venant de la mer, ils sont généralement chargés d'embruns,

2.1.4. Synthèse climatique.

Le régime pluviométrique est de type méditerranéen. Sur 16 années, nous avons observé des tendances continentales (maximum des pluies en été) pour une année à Sète, deux à Fréjorgues et une à Aigues-Mortes. Le calcul du quotient pluviothermique d'EMBERGER et de l'indice de sécheresse estivale (Tabl. III) nous amène à classer les quatre stations (Fig. 2) dans les formes subhumides à hiver tempéré (Sète) ou à hiver frais (Fréjorgues, Aigues-Mortes, Tour du Valat). Que l'on s'écarte de Fréjorgues vers l'ouest ou vers l'est, le climat devient plus aride et plus chaud.

TABLEAU III

Valeurs moyennes du quotient pluviothermique Q_2 ⁽¹⁾ d'Emberger, de l'indice de sécheresse estivale P_E/M ⁽²⁾, des températures minimales du mois le plus froid (m) et maximales du mois le plus chaud (M), exprimées en °C

	Q_2	P_E/M	m	M
Sète sémaphore	99,09	3,03	+ 3,6°	+ 27,0°
Fréjorgues	94,5	3,53	+ 0,6°	+ 28,2°
Aigues Mortes	78,7	3,00	+ 1,85°	+ 27,5°
Tour du Valat	76,9	2,95	+ 1,70°	+ 28,26°

(1) Q_2 est l'appellation donnée par SAUVAGE (1961) au quotient d'Emberger calculé selon la formule :

$$Q_2 = \frac{P}{(M - m) \frac{M + m}{2}} \times 1000$$

P est la hauteur annuelle des pluies exprimée en millimètres, M et m sont les températures maximales du mois le plus chaud et minimales du mois le plus froid, exprimées en degrés Kelvin.

(2) L'indice de sécheresse estivale P_E/M de GIACOBBE est le rapport du total des pluies estivales (juin, juillet, août), exprimées en mm, sur la moyenne des températures, exprimées en °C, du mois le plus chaud.

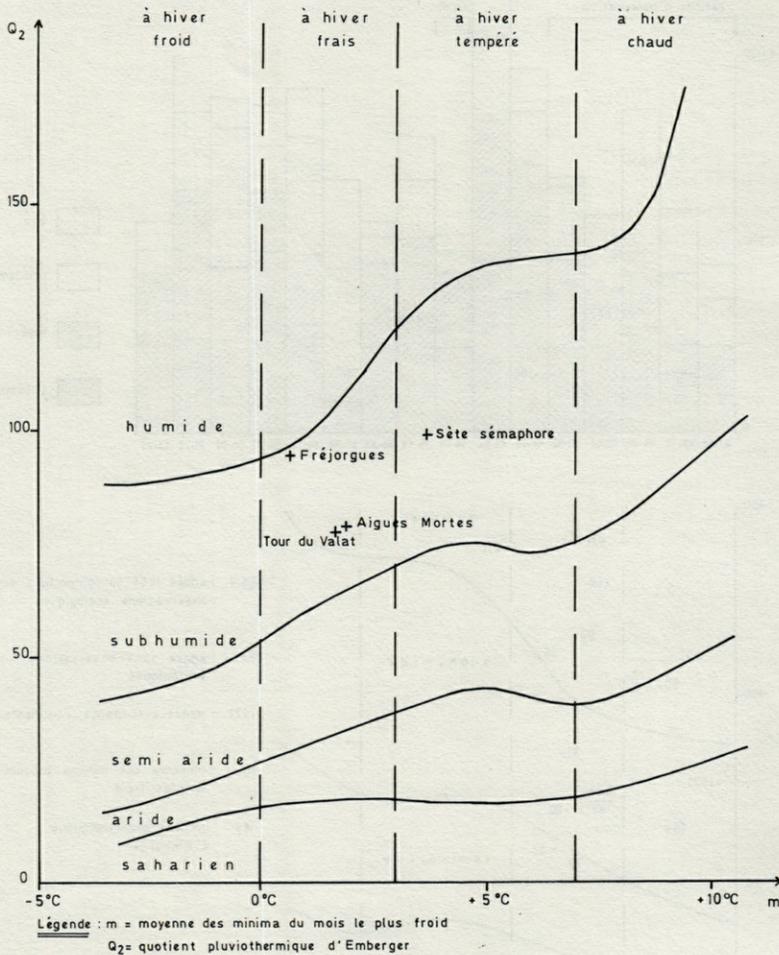


FIG. 2. — Situation climatique du littoral languedocien et de Camargue sur le climagramme de Sauvage ; moyenne des années 1957-58 à 1972-73.

Ces constatations ont été établies sur des moyennes. En fait les caractéristiques climatiques présentent une grande variabilité annuelle (BAUDIÈRE et EMBERGER, 1959). Sur les figures 3 a, b, c et d, nous avons précisé, pour chacune des stations météorologiques, sa position, année par année, dans le climagramme de SAUVAGE (1961), ainsi que les valeurs saisonnières et annuelles des précipitations, afin de mieux situer les conditions climatiques dans lesquelles ont été faites les observations écologiques.

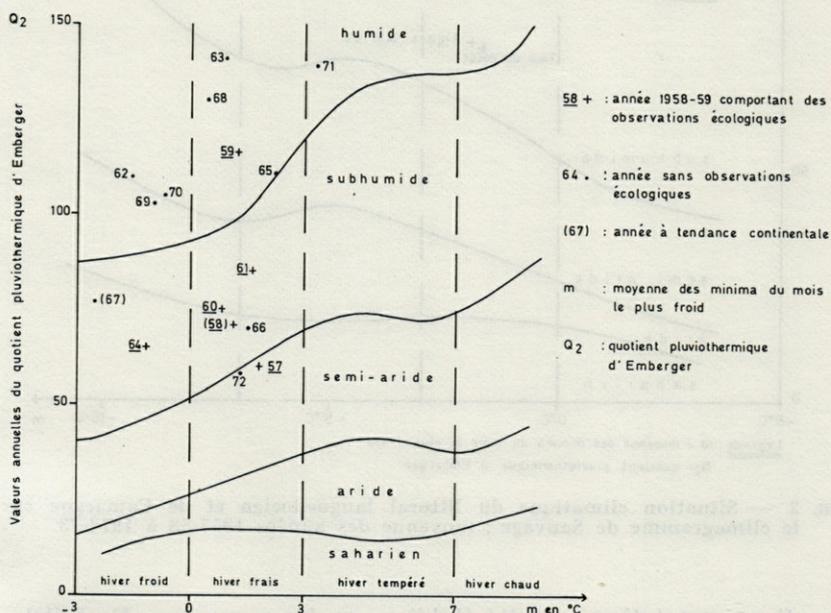
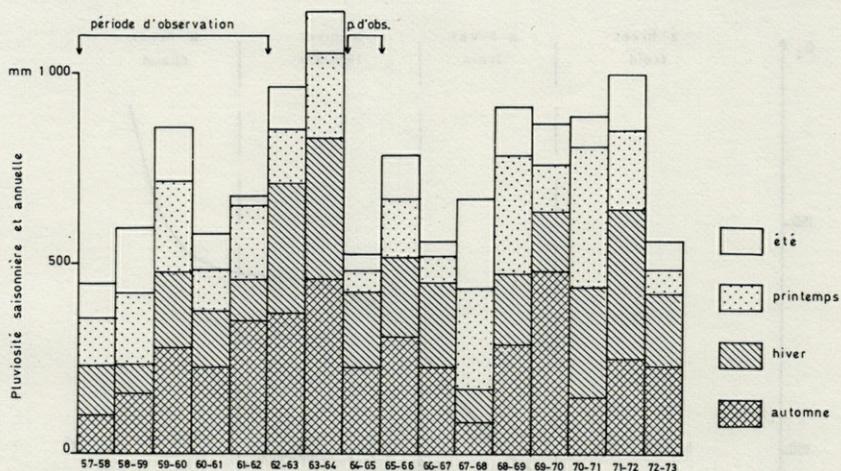


Fig. 3a. — Conditions climatiques durant la période 1957-1973 (Fréjorgues).

2.2. CONDITIONS SÉDIMENTOLOGIQUES.

2.2.1. Origine des matériaux.

Les principaux épisodes de la construction et de l'évolution de la plaine basse du littoral languedocien et de Camargue se con-

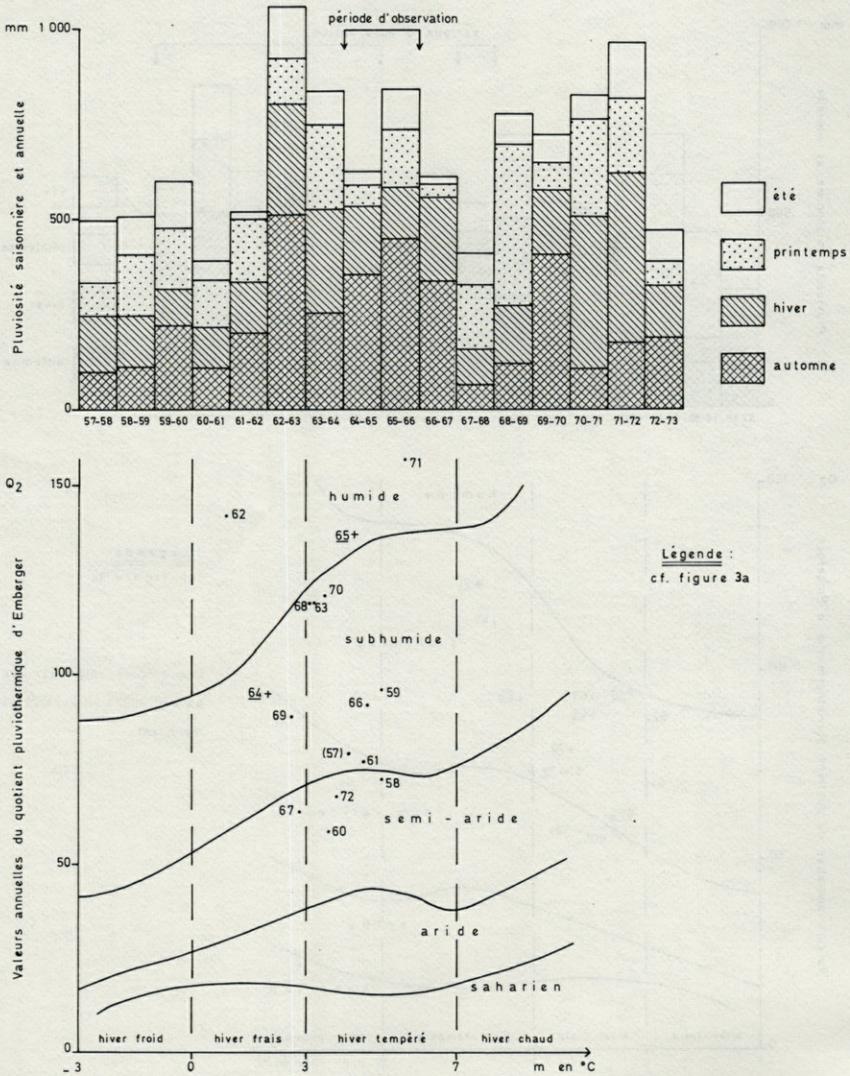


Fig. 3b. — Conditions climatiques durant la période 1957-1973 (Sète-sémaphore).

fondent avec l'histoire du Quaternaire. Des travaux récents : DU-BOUL RAZAVET (1956), HEURTEAUX (1969), ASTIER et coll. (1970) pour la Camargue ; BOUTEYRE (1964) ARNAL (1965) et LAPORTERIE (1968) en Languedoc ; GALTIER (1958) pour l'ensemble du Golfe du Lion, ont beaucoup contribué à la connaissance de la structure sédimentaire de cette région.

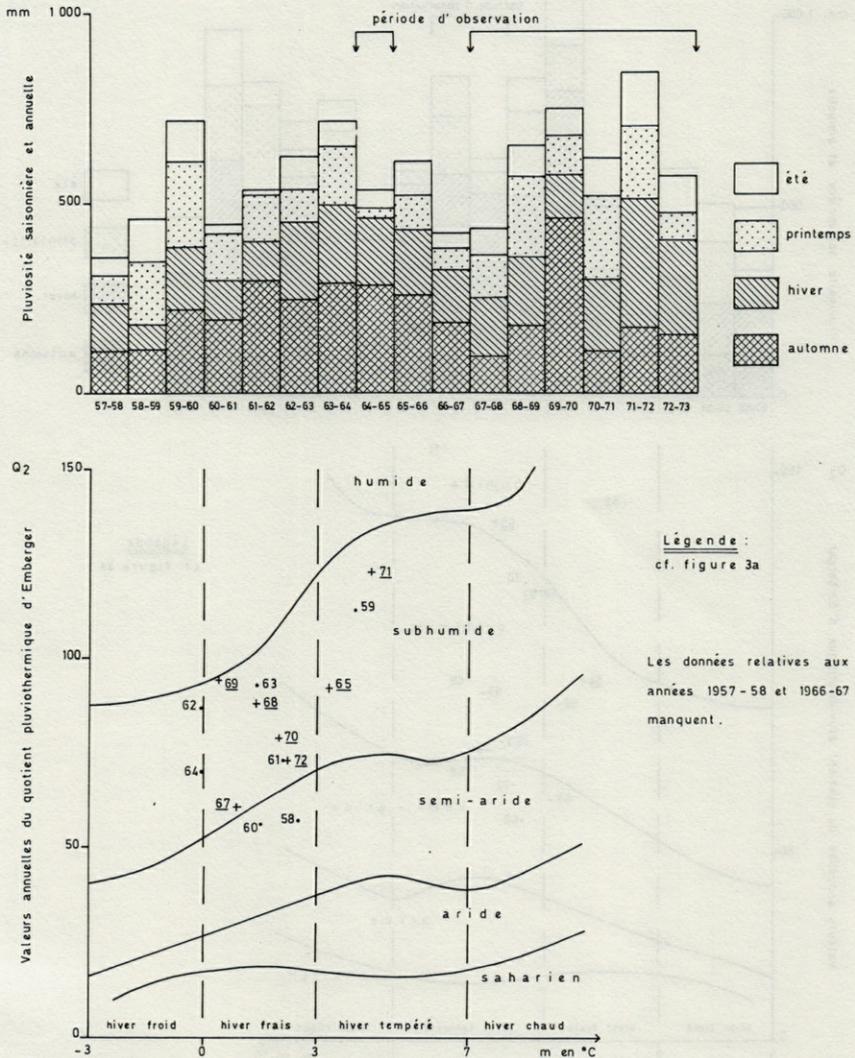


Fig. 3c. — Conditions climatiques durant la période 1957-1973 (Aigues-Mortes).

En Camargue, les transgressions marines du Quaternaire récent aboutissent à l'édification d'une série de lidos qui isolent de la mer une zone au relief complexe, constituée de cailloutis du Pléistocène moyen et supérieur. Il s'ensuit la formation d'étangs profonds du type de l'étang de Berre. Progressivement ces étangs sont comblés par apport d'alluvions venant de la mer au sud et du Rhône au nord. Dans une première phase les apports se font en milieu

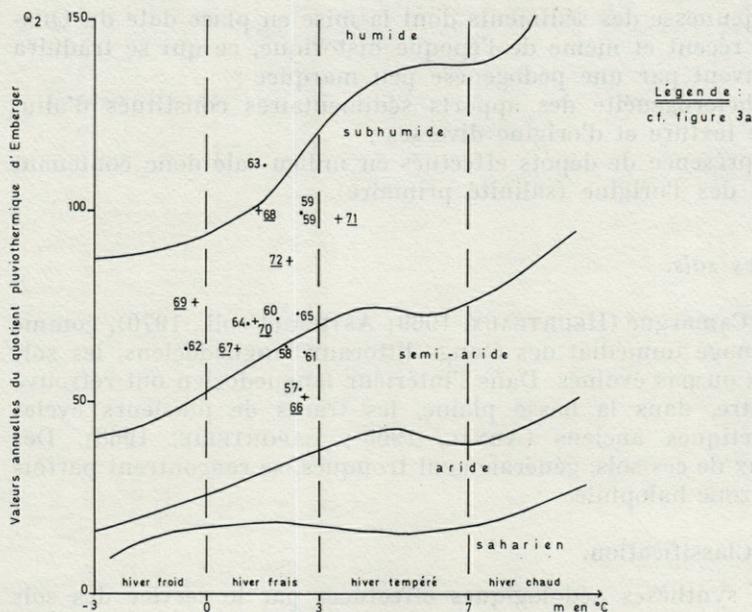
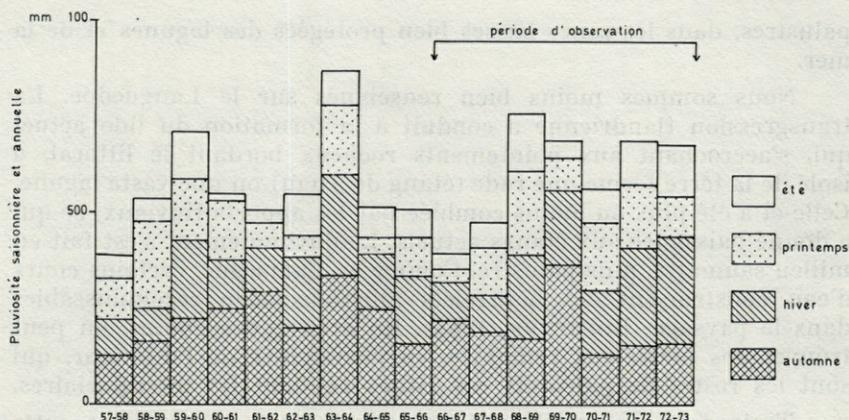


Fig. 3d. — Conditions climatiques durant la période 1957-1973 (La Tour du Valat).

salé ainsi qu'en témoigne la faune. Cette phase est associée à une sédimentation éolienne de type dunaire. La fin du comblement des étangs se caractérise par des dépôts fluviaux sous forme de bourrelets marquant l'emplacement des anciens cours du fleuve. Ces dépôts s'accompagnent souvent d'un remaniement des sédiments antérieurs. Entre le lacis de ces bourrelets se situent des dépôts

palustres, dans les zones basses bien protégées des lagunes et de la mer.

Nous sommes moins bien renseignés sur le Languedoc. La transgression flandrienne a conduit à la formation du lido actuel qui, s'accrochant aux pointements rocheux bordant le littoral, a isolé de la terre ferme une rade (étang de Thau) ou une vaste lagune. Celle-ci a été plus ou moins comblée par les apports fluviaux, ce qui a donné naissance aux étangs actuels. L'alluvionnement s'est fait en milieu saumâtre, puis palustre. Comme en Camargue, certains cours d'eau construisent des bourrelets alluviaux bien reconnaissables dans le paysage (BOUTEYRE, 1964). En arrière des étangs, on peut trouver des matériaux remaniés, en provenance de l'intérieur, qui sont les restes de paléosols constitués pendant les interglaciaires.

Trois faits essentiels doivent être retenus concernant cette sédimentation :

- jeunesse des sédiments dont la mise en place date du Quaternaire récent et même de l'époque historique, ce qui se traduira bien souvent par une pédogenèse peu marquée ;
- hétérogénéité des apports sédimentaires constitués d'alluvions de texture et d'origine diverses ;
- présence de dépôts effectués en milieu salé donc contenant des sels dès l'origine (salinité primaire).

2.2.2. Les sols.

En Camargue (HEURTEAUX, 1969; ASTIER et coll., 1970), comme au voisinage immédiat des étangs littoraux languedociens, les sols sont peu ou pas évolués. Dans l'intérieur languedocien on retrouve par contre, dans la basse plaine, les traces de plusieurs cycles pédogénétiques anciens (ARNAL, 1965 ; LAPORTERIE, 1968). Des lambeaux de ces sols, généralement tronqués, se rencontrent parfois dans la zone halophile.

2.2.2.1. Classification.

Les synthèses pédologiques effectuées par le service des sols de la « Compagnie nationale d'aménagement de la région du Bas-Rhône et du Languedoc » (ARNAL, 1972 et *in* ASTIER, 1970) ont permis de distinguer, dans la plaine littorale languedocienne et en Camargue, les types suivants :

- des sols minéraux bruts, non climatiques
 - d'érosion,
 - d'apport anthropique,
 - de sables marins,
 - de sables éoliens ;

- des sols peu évolués non climatiques, sols légèrement brunifiés
 - d'apport alluvial,
 - d'apport alluvio-colluvial,
 - d'apport colluvial;
- des sols calcimagnésiques
 - carbonatés
bruns calcaires,
bruns calcaires : de sols fersiallitiques à accumulation calcaire,
 - saturés
bruns calciques,
bruns calciques : de sols fersiallitiques tronqués à accumulation calcaire ;
- des sols brunifiés des climats humides
 - bruns,
 - lessivés;
- des sols à sesquioxydes de fer et de manganèse, fersiallitiques
 - à réserve calcique ;
- des sols hydromorphes, minéraux ou peu humifères
 - minéraux à pseudogley,
 - minéraux « noirs »,
 - minéraux à redistribution du calcaire ;
- des sols sodiques, à structure non dégradée
 - salins.

Les sols ne concernent pas uniquement la frange littorale salée. Nous aurons surtout à nous préoccuper des sols sodiques et des sols hydromorphes dont une étude a été menée par SERVANT (1975). Les autres types de sol ne sont soumis qu'accidentellement à la présence de sels.

2.2.2.2. Caractéristiques retenues pour l'étude des relations sol-végétation.

Pour établir la relation entre les sols et la végétation, les principaux caractères que nous avons retenus concernent la salinité, le pH, le calcaire, les conditions hydriques.

2.2.2.2.1. Salinité.

Les sels solubles sont dosés à partir d'extraits de pâte saturée ou d'extraits 1/5 lorsque la première méthode ne peut être mise en œuvre.

Pour effectuer une pâte saturée (RICHARDS et coll., 1954), on délaie avec de l'eau distillée une certaine quantité de sol broyé et tamisé à 2 mm. Le point de saturation est atteint lorsque la pâte brille comme

un miroir, coule légèrement lorsqu'on incline le récipient qui la contient et glisse librement de la spatule, sauf si le sol est très argileux.

L'extraction de la solution saline se fait par filtration sous vide après un temps de repos de 4 à 16 h.

La méthode présente l'avantage de donner des solutions dont la concentration est proportionnelle à celle qui serait extraite à la capacité au champ, ce qui permet d'établir une relation avec les conditions réellement rencontrées par le végétal. Malheureusement la méthode n'est pas applicable pour les sols à texture grossière.

La méthode des extraits 1/5 consiste à mettre en suspension une partie du sol broyé et tamisé à 2 mm dans 5 parties d'eau distillée. Elle est applicable dans tous les cas et fournit des indications sur la réserve en sels solubles du sol.

Les salinités que nous avons rencontrées sont variées. Elles peuvent dépasser, en été, 120 g/l d'extrait à saturation pour les horizons superficiels, 80 g/l pour les horizons sous-jacents. Il s'agit en majeure partie de chlorure de sodium.

Lorsque la salinité est élevée, on observe souvent dans le profil des cristaux de gypse ou de calcite correspondant à des précipitations salines. Des accumulations de sels cristallins s'observent

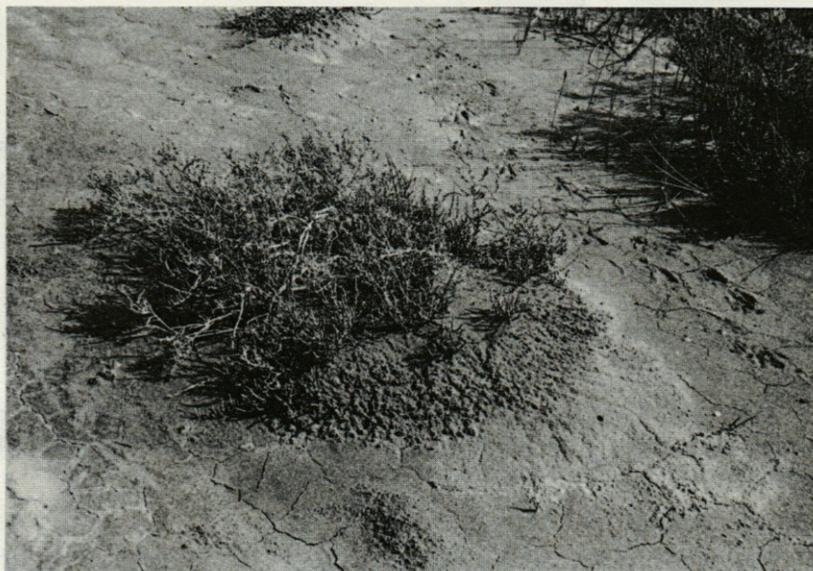


FIG. 4. — Effet de la déflation éolienne sur les pseudosables. Les particules de l'horizon superficiel du sol sont enlevées par le vent et vont s'accumuler dans la végétation. Sur la photo on voit nettement la formation d'une microdune-girouette dans une touffe d'*Arthrocnemum glaucum*. La pluie rend à ces particules leur cohésion et le ruissellement provoque des sillons à sa surface.

également en surface. Elles concernent essentiellement les sels les plus solubles et, en particulier, les chlorures qui peuvent former des croûtes de quelques millimètres d'épaisseur (ASTIER et coll., 1970) ou des structures de pseudo-sable (SERVANT, 1974) qui, déplacées par le vent, arrivent à former des microdunes (Fig. 4).

Nous avons vu que le mouvement des sels s'accompagne de phénomènes d'échange entre la solution du sol et le complexe adsorbant. S'il y a accumulation de sodium, on parle d'« alcalisation » (4). Un sol est dit à alcalis lorsque le taux de sodium dans le complexe adsorbant atteint ou dépasse 15 %. La méthode qui permet de déterminer ce pourcentage est difficile à mettre en œuvre sur sols calcaires et donne souvent des résultats incertains (le calcaire étant soluble dans la solution qui sert à extraire les cations du complexe adsorbant). Les quelques analyses que nous possédons sur nos relevés et celles effectuées par la C.N.A.R.B.R.L. montrent qu'un assez grand nombre des sols salés de la région seraient aussi à alcalis.

2.2.2.2. Composition chimique des sels solubles.

Nous avons vu, ci-dessus, que les végétaux pouvaient être influencés par la composition chimique des solutions du sol, aussi avons-nous réalisé des bilans ioniques (sur extrait 1/5), comportant le dosage de Cl^- , SO_4^{--} , HCO_3^- , CO_3^{--} , Na^+ , K^+ , Ca^{++} et Mg^{++} . Ces analyses sont assez longues. Avant de les réaliser en série, nous avons cherché les liaisons éventuelles des rapports ioniques avec la salinité totale. Nous avons effectué cette vérification avec les rapports $\text{Cl}^-/\text{SO}_4^{--}$, Na^+/K^+ , somme des cations monovalents/somme des cations divalents. Ils se sont révélés significativement liés à la valeur de la salinité. Dans ces conditions il devient difficile de faire la part entre le rôle joué par la salinité totale et la composition chimique des sels solubles ; aussi nous n'avons procédé, en série, qu'aux analyses de salinité.

2.2.2.3. Calcaire.

Les sols que nous avons rencontrés en Languedoc sont en général riches en calcaire, comme ceux de Camargue. Les valeurs les plus fréquentes se situent entre 30 et 50 %. Cependant nous avons rencontré quelques stations pauvres en calcaire < 10 % ou au contraire très riches > 70 %.

2.2.2.4. pH.

Les pH de la pâte se situent entre 6,5 et 8,5, ce qui correspond à des milieux basiques ou proches de la neutralité.

(4) Cf. note (3).

2.2.2.2.5. Conditions hydriques.

Trois critères seront retenus pour apprécier les conditions hydriques du sol :

- le drainage externe
- le drainage interne
- le pourcentage d'eau à saturation.

En ce qui concerne les deux premiers, nous avons suivi les définitions du code du C.E.P.E. (GODRON et coll., 1968).

Pour le *drainage externe*, les sols sont divisés en trois groupes : ceux pour lequel il est nul, moyen ou bon.

« *nul* : l'eau accumulée en surface ne s'évacue pas. Le ruissellement est nul, l'infiltration est minimale, seule l'évaporation intervient pour éliminer l'eau ».

« *lent* : l'eau accumulée en surface s'évacue lentement. Le ruissellement est faible; l'eau stagne un temps à la surface ou pénètre immédiatement dans le sol ; une partie peut s'éliminer encore par ruissellement ».

« *moyen* : l'eau accumulée en surface s'évacue en partie par ruissellement, en partie par infiltration ».

Pour le *drainage interne* nous avons retenu cinq catégories :

— *très mauvais* :

Le gley s'observe dans tout le profil. Il y a engorgement permanent du sol avec une nappe proche de la surface pendant toute l'année.

Exemple : sol sous scirpaie

0 - 8 cm : Marbrures brun-gris, très foncées (2,5 Y 3/2) (5) et noires (2,5 Y 2/1) ; texture limoneuse.

8 - 63 cm : Horizon plus clair, avec des taches brun-jaune (10 Y 5/6) et grises (2,5 Y 6/0) ; texture limono-argileuse à argilo-limoneuse. La nappe est à 80 cm en juillet.

— *mauvais* :

La « rouille » s'observe à partir de l'horizon humifère. La nappe fluctue saisonnièrement dans tout le profil.

Exemple : sol sous « engane » (6) à *Salicornia fruticosa*

0 - 5 cm : Horizon brun très foncé (10 YR 2/2) ; texture limono-sableuse, à sable fin.

5 - 15 cm : Horizon gris (5 Y 5/1) de texture limono-sableuse.

(5) Les références des couleurs sont extraites du Munsell Soil Color Charts, 1954.

(6) D'après MOLINIER et TALLON (1965) : « le terme désigne, au sens strict, les *Salicornia*, *Suaeda*, *Salsola*, *Kochia* ; par extension, il peut désigner toute la végétation dominée par des Salicornes et le paysage lui-même où dominent les Salicornes ».

15 - 45 cm : Horizon présentant des taches grises très foncées (5 Y 3/1), gris-olive (5 Y 5/2) ou un peu rougeâtres. La texture est sableuse.

au-delà de 45 cm : Horizon sableux, de teinte gris très foncé (2,5 Y 3/0).

La nappe est à 45 cm en août.

— *imparfait* :

La « rouille » s'observe entre 0,40 et 0,80 m. La nappe fluctue dans la plus grande partie du profil, à l'exception des horizons superficiels.

Exemple : sol sous un pré salé à *Agropyrum acutum*

0 - 65 cm : Horizon brun-gris à brun-olive clair (2,5 Y 5/3), texture limono-sableuse.

65 - 100 cm : Horizon brun-gris (2,5 Y 5/2) avec taches de « rouille », texture limoneuse.

au-delà de 110 cm : Horizon gris (2,5 Y 5/0), texture sablo-limoneuse.

A 220 cm croûte dure non pénétrable à la sonde. Pas de nappe dans le profil au moment des observations (août).

— *moyen* :

Entre 0,80 m et 1,20 m on remarque des taches de « rouille » ou de gley. La nappe fluctue dans une partie du profil pendant une période de l'année.

Exemple : sol sous un pré salé à *Trifolium maritimum* et *Alopecurus bulbosus*.

0 - 90 cm : Horizon brun-jaune foncé (10 Y 4/4) de texture limono-sableuse, à sables fins.

90 - 140 cm : Horizon de même texture présentant des marbrures grises (2,5 Y 5/0) et brun franc (7,5 YR 5/6).

au-delà de 140 cm : Horizon gris à brun (5 Y 5/1) avec une texture sablo-limoneuse, à sables fins.

La nappe est à 145 cm en août.

— *bon* :

Le profil ne présente pas d'horizon « rouille » entre la surface et 1,20 m de profondeur.

Exemple : sol sous un pré salé à *Agropyrum acutum*.

0 - 10 cm : Horizon brun-gris foncé (2,5 Y 4/2) à texture limono-sableuse (sables fins).

10 - 170 cm : Horizon brun-olive clair (2,5 Y 5/4) de même texture.

au-delà de 170 cm : Horizon de teinte olive foncé (5 Y 4/3), de texture limoneuse.

La nappe est au-delà de 2 m en août.

Le pourcentage d'eau à saturation correspond à la quantité d'eau nécessaire pour constituer une pâte saturée selon la méthode de RICHARDS et coll. (1954), à partir de 100 g de sol.

Les valeurs obtenues sont intéressantes du point de vue biologique puisque le pourcentage à saturation est égal à environ 4 fois le pourcentage d'eau à la tension de 15 atmosphères, c'est-à-dire au point de flétrissement. Ces valeurs sont en relation avec la texture. Aussi le pourcentage d'eau à la tension de 15 atmosphères a été utilisé par RICHARDS et coll. (1954) pour diviser les sols en trois groupes de texture :

de 2,0 à 6,5 % sols à texture grossière,

de 6,6 à 15 % sols à texture moyenne,

plus de 15,1 % sols à texture fine,

ce qui correspond à des pourcentages à saturation d'environ 8 à 26 %, 27 à 60 % et plus de 60 %.

En arrière des étangs, les pourcentages d'eau à saturation varient entre 40 et 150 % pour les horizons de surface et de 30 à 110 % pour les horizons inférieurs, ce qui correspond dans l'échelle ci-dessus à des sols de texture moyenne ou fine.

Entre les étangs et la mer, par suite de la plus grande abondance de sables, les sols ont en général une texture grossière.

2.3. CONDITIONS HYDROGÉOLOGIQUES.

La plaine littorale du Golfe du Lion est caractérisée par la présence d'une nappe dont le niveau et la salinité varient aussi bien dans le temps que dans l'espace. En Camargue, l'étude en a été entreprise à plusieurs échelles par HEURTEAUX (1969) et par ASTIER et coll. (1970). Leurs conclusions, en ce qui nous concerne, sont extrapolables à la région languedocienne et peuvent servir de base à la définition de paramètres nécessaires à l'étude de la végétation.

Nous avons fait porter notre attention plus particulièrement sur les niveaux superficiels du sol, compris entre 0,2 et 2m, étant donné leur importance pour la rhizosphère.

2.3.1. Variations du niveau phréatique.

Les fluctuations de niveau intéressent la végétation par leur influence sur les mouvements de sels, ainsi que par les conditions d'hydromorphie qu'elles provoquent. C'est dans cette double optique que l'étude des nappes doit être entreprise et que nous devons choisir les paramètres qui les caractériseront.

2.3.1.1. Rôle des conditions climatiques.

Pendant l'hiver, la nappe se tient à faible distance sous la surface du sol, ou le submerge. Ces hauts niveaux se maintiennent tant que les pluies assurent une bonne alimentation des eaux souterraines.

A partir du mois d'avril jusque vers la fin septembre, le déficit des pluies par rapport à l'évaporation provoque un abaissement du plan d'eau. La vitesse de descente est de 1 à 1,5 cm/j en moyenne, mais il nous a été donné d'observer une vitesse de 2,6 cm/jour à Salin de Badon entre le 31 juillet et le 28 août 1969.

En été, seules les pluies importantes peuvent avoir une influence sur le niveau en ralentissant sa descente. Après ces pluies l'évaporation s'exerce aux dépens de l'eau infiltrée et non de la frange capillaire issue de la nappe. Si la quantité d'eau précipitée est suffisante pour percoler jusqu'à la nappe, le mouvement de descente peut être temporairement ou définitivement inversé. Le niveau le plus bas dépend beaucoup des pluies estivales.

En fin d'été ou en automne, les pluies qui tombent en abondance percolent jusqu'à la nappe et la font remonter. Ce mouvement est en général très brusque. La régularité de ce cycle peut être perturbée par l'action des vents ou des apports d'eau non météorique.

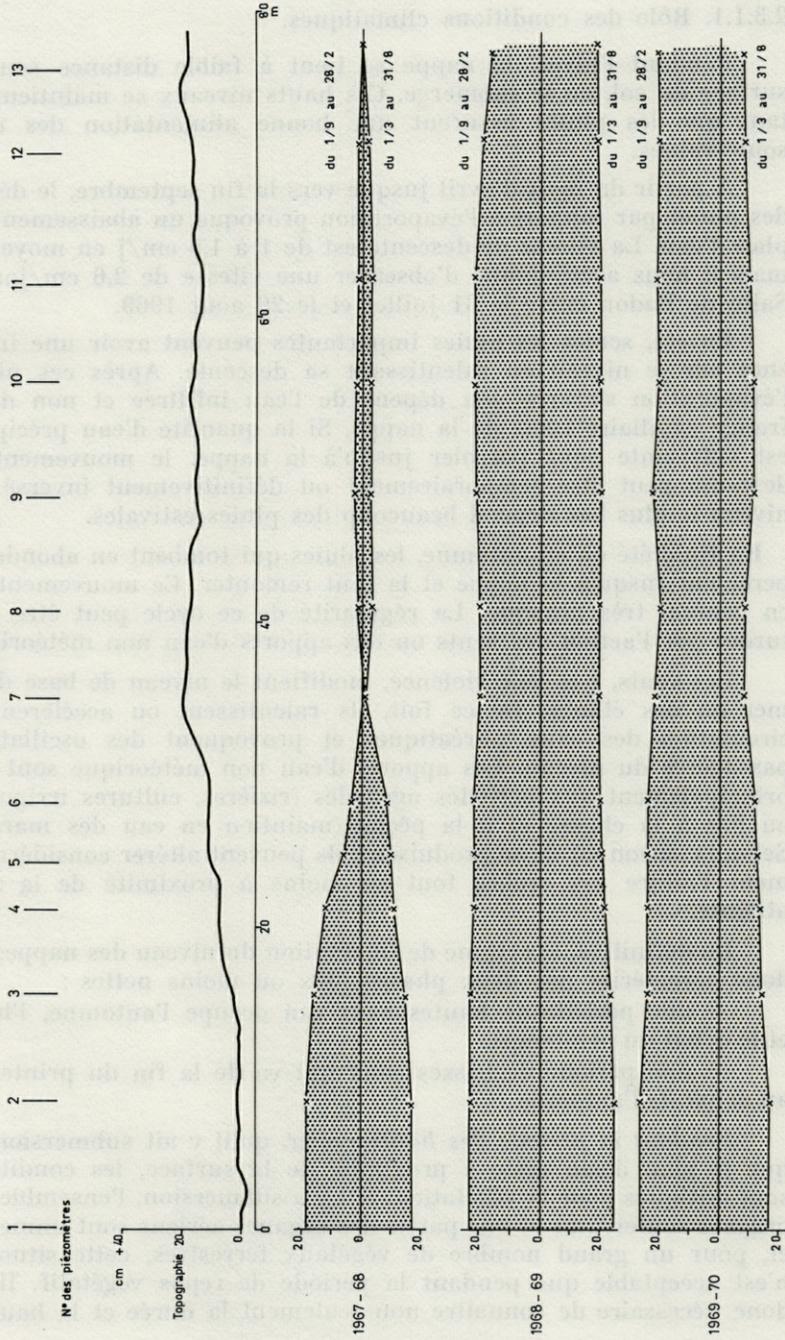
Les vents, par leur violence, modifient le niveau de base de la mer ou des étangs. De ce fait, ils ralentissent ou accélèrent la circulation des eaux phréatiques et provoquent des oscillations passagères du niveau. Les apports d'eau non météorique sont dus principalement aux activités agricoles (rizières, cultures irriguées) ou liés à la chasse et à la pêche (maintien en eau des marais). Selon la saison où ils se produisent, ils peuvent altérer considérablement l'allure des cycles, tout au moins à proximité de la zone atteinte.

En définitive, le rythme de fluctuation du niveau des nappes est donc caractérisé par deux phases plus ou moins nettes :

— une période de hautes eaux qui occupe l'automne, l'hiver et le début du printemps,

— une période de basses eaux qui va de la fin du printemps au début de l'automne.

Pendant la période des hautes eaux, qu'il y ait submersion ou que le plan d'eau reste à proximité de la surface, les conditions sont critiques pour la végétation. S'il y a submersion, l'ensemble des organes souterrains et une partie des organes aériens sont immergés et, pour un grand nombre de végétaux terrestres, cette situation n'est acceptable que pendant la période de repos végétatif. Il est donc nécessaire de connaître non seulement la durée et la hauteur



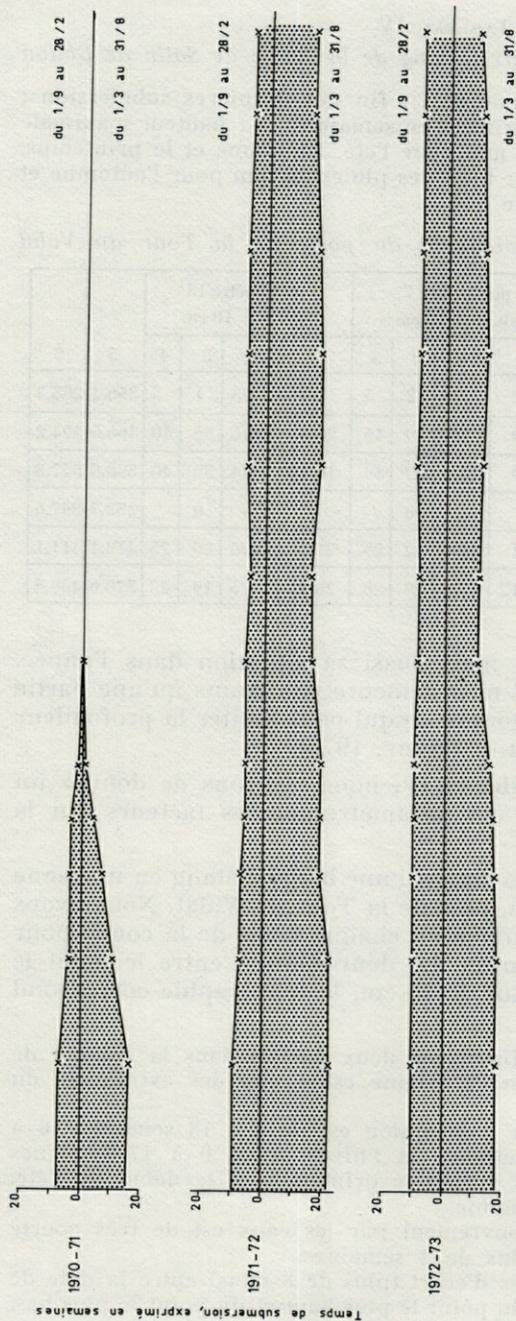


Fig. 5. — Répartition des temps de submersion en fonction de la topographie, pendant 6 cycles annuels (Salin de Badon).

TABLEAU IV

Caractéristiques des hautes eaux le long de la coupe de Salin de Badon

1 : date des premières submersions; 2 : fin des dernières submersions; 3 : durée des submersions, exprimées en semaines ; 4 : hauteur maximale en cm ; 5 : total des pluies en mm pour l'été, l'automne et le printemps, l'année commençant le 1/6 ; 6 : total des pluies en mm pour l'automne et l'hiver, l'année commençant le 1/6.

Les données climatiques proviennent du poste de la Tour du Valat

	piézomètre 1 alt. 0				piézomètre 7 alt. = + 16 cm				piézomètre 13 alt. = + 18 cm				5	6
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4		
1967-68	30/11	27/6	37	20	29/2	7/3	2	5	7/3	14/3	1	5	356,4	285,3
1968-69	19/9	14/8	48	65	26/9	3/7	39	45	26/9	26/6	35	40	466,5	394,2
1969-70	18/9	18/6	41	62	18/9	16/4	29	43	16/10	16/4	28	40	598,8	557,3
1970-71	23/12	10/6	22	18	/	/	0	/	/	/	0	/	353,7	297,6
1971-72	30/12	27/7	31	46	20/1	22/6	22	29	27/1	22/6	20	25	413,1	411,1
1972-73	7/12	28/6	28	45	28/12	17/2	20	28	28/12	3/5	19	23	378,6	439,4

atteinte par la submersion, mais aussi sa situation dans l'année. S'il n'y a pas submersion, il n'en demeure pas moins qu'une partie des horizons du sol sont engorgés, ce qui peut limiter la profondeur d'enracinement (NICHABOURI et CORRE, 1970).

Sur la figure 5 et le tableau IV, nous essayons de donner un aperçu de la variabilité de ces paramètres et des facteurs qui la conditionnent.

La figure 5 représente la coupe d'une berge d'étang en moyenne Camargue, à Salin de Badon, près de la Tour du Valat. Nous avons indiqué les temps de submersion en chaque point de la coupe pour 6 cycles saisonniers consécutifs. La dénivellation entre le point le plus bas et le plus élevé étant de 20 cm, la topographie correspond à un microrelief.

— *En 1967-68* on peut distinguer deux parties dans la coupe : de 0 à 35 m et au-delà de 35 m. (L'origine est à une des extrémités du transect).

De 0 à 35 m la durée de submersion est de 0 à 18 semaines (0 à 4,5 mois) réparties entre l'automne et l'hiver et de 0 à 17 semaines (0 à un peu plus de 4 mois) durant le printemps et le début de l'été. Elle est fonction de la topographie.

Au-delà de 35 m, le recouvrement par les eaux est de très courte durée, ne dépassant guère plus de 4 semaines.

Au total il y a 35 semaines d'écart (plus de 8 mois) entre la date de fin de submersion au niveau du point le plus haut et du point le plus bas.

— *En 1968-69*, la submersion est de plus longue durée. La relation avec la topographie est peu nette. L'écart entre le point le plus haut et le point le plus bas est de 12 semaines (3 mois).

— *En 1969-70*, la situation est similaire à celle de l'année précédente, mais le recouvrement par les eaux est de moins longue durée au printemps. Au total le point le plus bas est immergé pendant 14 semaines (3 mois 1/2) de plus que le point le plus haut.

— *En 1970-71*, la topographie permet de différencier les stations comme en 1967-68, mais la durée de submersion est plus courte. Entre le point le plus haut et le point le plus bas, il y a 23 semaines d'écart (6 mois).

— *En 1971-72*, la submersion est tardive mais brusque, consécutive à une remontée rapide et importante de la nappe. Elle se prolonge jusqu'au cœur de l'été. L'écart dû à la topographie est de 11 semaines (un peu moins de 3 mois).

— *1972-73* ressemble beaucoup à l'année précédente. L'écart dû à la topographie est de 9 semaines (un peu plus de 2 mois).

La variabilité dans le temps des conditions de submersion est avant tout le fait des différences climatiques d'une année sur l'autre. La meilleure corrélation (7) entre la durée de submersion et la pluviosité est obtenue avec le total des pluies d'été, d'automne et de printemps (Tabl. IV), le début de l'année étant, pour ce calcul, placé au 1^{er} juin. Les pluies d'automne et d'hiver interviennent pour déterminer la hauteur maximale des eaux (8). Lorsqu'elle est peu importante (années 1967-68 et 1970-71 par exemple), la micro-topographie permet de différencier les stations selon leur durée de submersion. En effet les eaux se retirent, mettant à sec les stations, à une période où la vitesse de descente de la nappe est faible. Si l'émersion s'amorce plus tard, la hauteur maximale des eaux ayant été plus élevée, la descente de la nappe est rapide, ce qui entraîne une mise hors d'eau à peu près simultanée des stations.

La période des basses eaux correspond à l'été et empiète certaines années sur l'automne. Ses caractéristiques sont un des facteurs déterminant les conditions d'aération du sol et l'alimentation en eau pendant la majeure partie de la période végétative.

Il est difficile d'en préciser la durée faute de critères permettant d'en marquer de façon objective le début et la fin. On peut la borner par l'époque où commence la phase de descente rapide de la nappe et la date de sa remontée ou considérer la durée pendant laquelle elle se trouve au-dessous d'une profondeur choisie arbitrairement, ce qui n'est pas gênant dans la mesure où les mouvements sont réguliers et où on se contente de faire des comparaisons entre saisons.

(7) $r = +0,6242$ pour $ddl = 4$. La corrélation n'est pas significative.

(8) $r = +0,8138$ pour $ddl = 4$. La corrélation est significative au seuil 95 %.

TABLEAU V
 Caractéristiques des « basses eaux » à Salin de Badon

1 : temps, exprimé en semaines, pendant lequel la nappe est à plus de 1 m de la surface ; 2 : idem 1, nappe à plus de 1,50 m ; 3 : profondeur maximale atteinte (en cm) ; 4 : total des pluies d'été (en mm) ; 5 : total des pluies de printemps et d'été (en mm).

Les données climatiques proviennent du poste de la Tour du Valat.

	piézomètre 1 alt. 0			piézomètre 7 alt. = + 16 cm			piézomètre 13 alt. = + 18 cm			4	5
	1	2	3	1	2	3	1	2	3		
1967-68	2	0	-107	7	0	-145	4	0	-100	66,5	193
1968-69	0	0	- 10	0	0	- 89	0	0	- 70	148,7	368,5
1969-70	9	1	>-157	18	10	>-170	12	3	>-155	44,6	132,5
1970-71	5	0	-131	12	6	>-160	13	3	-152	89,5	265,8
1971-72	0	0	- 58	0	0	- 93	0	0	- 94	114,2	279,7
1972-73	3	0	-110	5	1	-168	9	0	-143	133,7	239,4

En un même lieu, la durée de cette période ainsi que la profondeur maximale atteinte peuvent varier d'une année à l'autre. Elles sont fonction pour une large part de la hauteur totale des pluies de printemps et d'été (Tabl. V).

2.3.1.2. Rôle des conditions stationnelles.

Parmi les éléments stationnels qui déterminent la profondeur de la nappe et ses variations de niveau interviennent :

- la topographie et en particulier l'altitude par rapport au niveau hydrologique de base,
- la position de la station dans le contexte géomorphologique régional,
- la nature des sédiments dans lesquels la nappe circule.

Grâce à des données recueillies par NICHABOURI (1967) nous avons comparé quatre stations situées dans des ensembles géomorphologiques différents. La première est sur la plage sableuse de l'Espiguette (alt. 0,4 m), la seconde dans la Crique de l'Angle (alt. 0,4 m) au bord de l'étang de Thau, lui-même en rapport avec la mer par un grau (9) permanent. Les deux dernières sont situées dans le marais de la Grande Palude (alt. 1,5 m), à l'est de Fron-

(9) Grau : ouverture dans le lido sableux, mettant en communication les étangs et la mer.

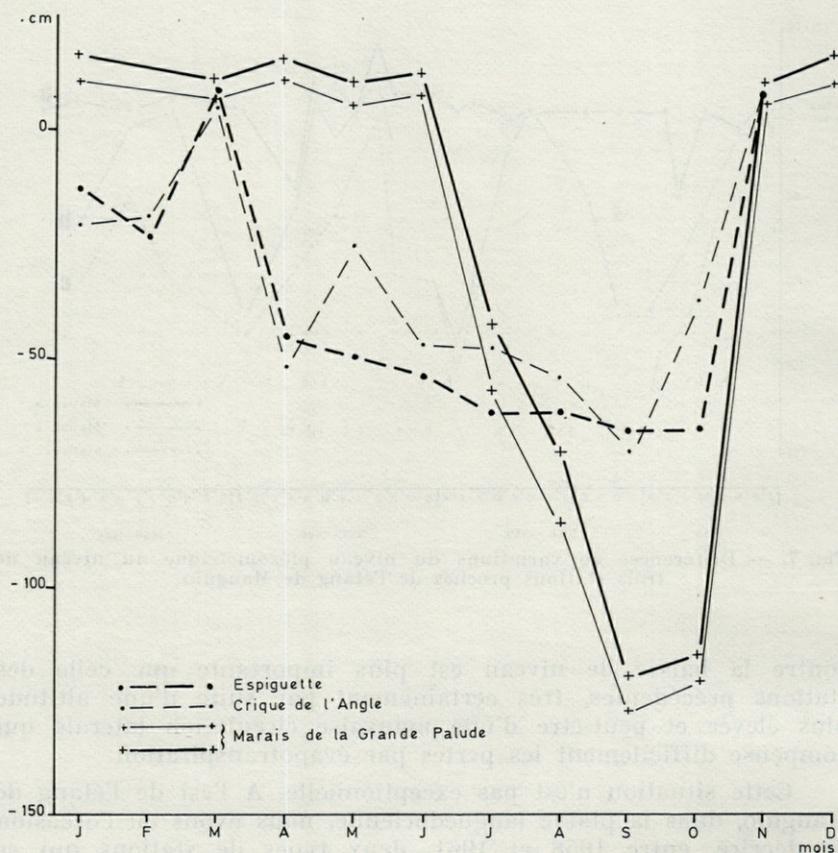


FIG. 6. — Analyse d'un cycle piézométrique en différents points du littoral.

tignan. Leurs relations avec la mer se font par l'intermédiaire d'étangs temporaires et de l'étang d'Ingril.

La nature du substrat diffère d'une station à l'autre. A l'Espiguette on rencontre des sables purs, à la Crique de l'Angle des limons fins argileux, à la Grande Palude des limons fins. Pour les trois stations, la période d'observations est la même : décembre 1966 à novembre 1967.

En ce qui concerne les régimes hydriques, deux groupes se dessinent nettement (Fig. 6). A l'Espiguette et à la Crique de l'Angle la baisse de niveau est précoce, mais ses fluctuations sont de faible amplitude. Dans le marais de la Grande Palude où la communication avec la mer et les étangs inférieurs est plus lointaine, la submersion se prolonge jusqu'au début de l'été. Par

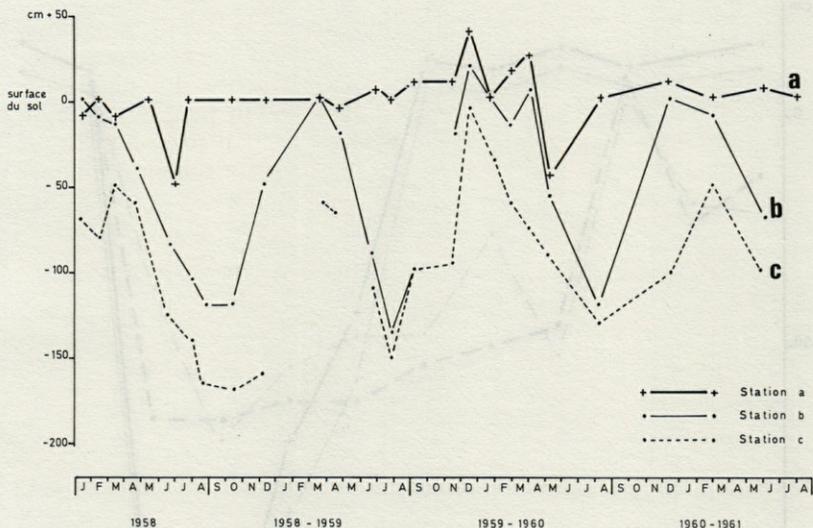


FIG. 7. — Différences de variations du niveau piézométrique au niveau de trois stations proches de l'étang de Mauguio.

contre la baisse de niveau est plus importante que celle des stations précédentes, très certainement par suite d'une altitude plus élevée et peut-être d'une mauvaise circulation latérale qui compense difficilement les pertes par évapotranspiration.

Cette situation n'est pas exceptionnelle. A l'est de l'étang de Mauguio, dans la plaine languedocienne, nous avons eu l'occasion de décrire, entre 1958 et 1961, deux types de stations qui se distinguaient également par l'amplitude de variations du niveau phréatique (CORRE, 1962). La première (Fig. 7, station a) est à l'altitude + 0,20 m, à proximité immédiate de l'étang. La nappe reste presque constamment près de la surface du sol, avec un battement maximum de 90 cm. Les secondes (stations b et c) plus vers l'intérieur se trouvent à l'altitude + 1,50 m environ, au centre de parcelles cernées par des fossés de drainage. La nappe y présente des fluctuations de plus de 1,5 m.

Dans le tableau V qui représente les variations de niveau à Salin de Badon, les différences entre les profondeurs maximales atteintes par la nappe au niveau des piézomètres 1,7 et 13 ne peuvent être entièrement expliquées par la topographie. Par exemple en 1967-68, pour une différence d'altitude de 16 cm entre les piézomètres 1 et 7, la dénivellation du plan d'eau est de 38 cm; entre les piézomètres 7 et 13, pour un dénivelé topographique de 1 cm, elle est de 45 cm.

Sur la figure 8 nous avons représenté la relation entre le profil des textures et les variations de niveau de la nappe, aussi bien dans sa phase de remontée que de descente. Le diagramme (a) donne la répartition des types de texture. On peut y distinguer un niveau superficiel de 0 à 100 cm et un niveau profond, au-delà de 100 cm. Dans le niveau superficiel on rencontre schématiquement

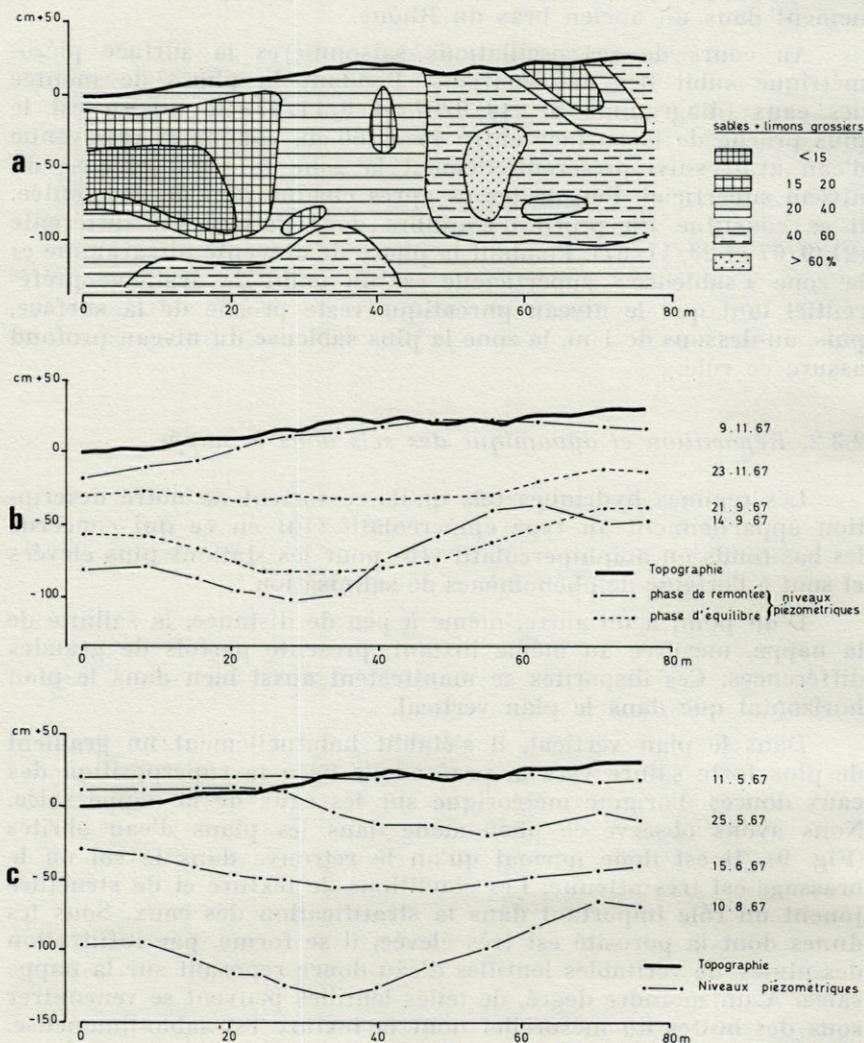


FIG. 8. — Relation entre texture et niveau du plan d'eau le long de la coupe de Salin de Badon.

3 zones, définies sur le plan horizontal. De 0 à 25 m les limons fins et l'argile sont abondants : de 45 à 70 m le sol est relativement riche en sables fins et limons grossiers : de 25 à 45 m se situe une zone intermédiaire. Dans le niveau profond on observe de 5 à 45 m une zone où limons grossiers et sables fins sont relativement abondants, encadrant deux zones de texture plus fine. Cette hétérogénéité texturale est due à des différences d'alluvionnement dans un ancien bras du Rhône.

Au cours de ses oscillations saisonnières la surface piézométrique subit des déformations. Pendant la phase de montée des eaux (diagramme b) (14/9/67 et 9/11/67) le niveau est le plus proche de la surface entre 45 et 60 m, comme si une venue d'eau avait suivi préférentiellement la zone la plus sableuse du niveau superficiel. Peu de temps après chaque période de montée, il se constitue un profil d'équilibre dont l'allure est différente (21/9/67 et 23/11/67). Pendant la phase de descente (diagramme c) la zone « sableuse » superficielle est un point de drainage préférentiel tant que le niveau phréatique reste proche de la surface, puis, au-dessous de 1 m, la zone la plus sableuse du niveau profond assure ce rôle.

2.3.2. Répartition et dynamique des sels dans la nappe.

Les régimes hydriques tels qu'ils ressortent de notre description appartiennent au type épipercolatif (10) en ce qui concerne les bas-fonds ou amphipercolatif (10) pour les stations plus élevées et sont à l'origine de phénomènes de salinisation.

D'un point à un autre, même à peu de distance, la salinité de la nappe, mesurée au même instant, présente parfois de grandes différences. Ces disparités se manifestent aussi bien dans le plan horizontal que dans le plan vertical.

Dans le plan vertical, il s'établit habituellement un gradient de plus forte salure vers la profondeur lié à la superposition des eaux douces d'origine météorique sur les eaux de la nappe salée. Nous avons observé ce phénomène dans les plans d'eau abrités (Fig. 9). Il est donc normal qu'on le retrouve dans le sol où le brassage est très atténué. Les conditions de texture et de structure jouent un rôle important dans la stratification des eaux. Sous les dunes dont la porosité est très élevée, il se forme, par infiltration des pluies, de véritables lentilles d'eau douce reposant sur la nappe salée. A un moindre degré, de telles lentilles peuvent se rencontrer sous des buttes du méso-relief dont la texture est sablo-limoneuse.

(10) Au sens où l'entend YAALON (1963), cf. p. 187.

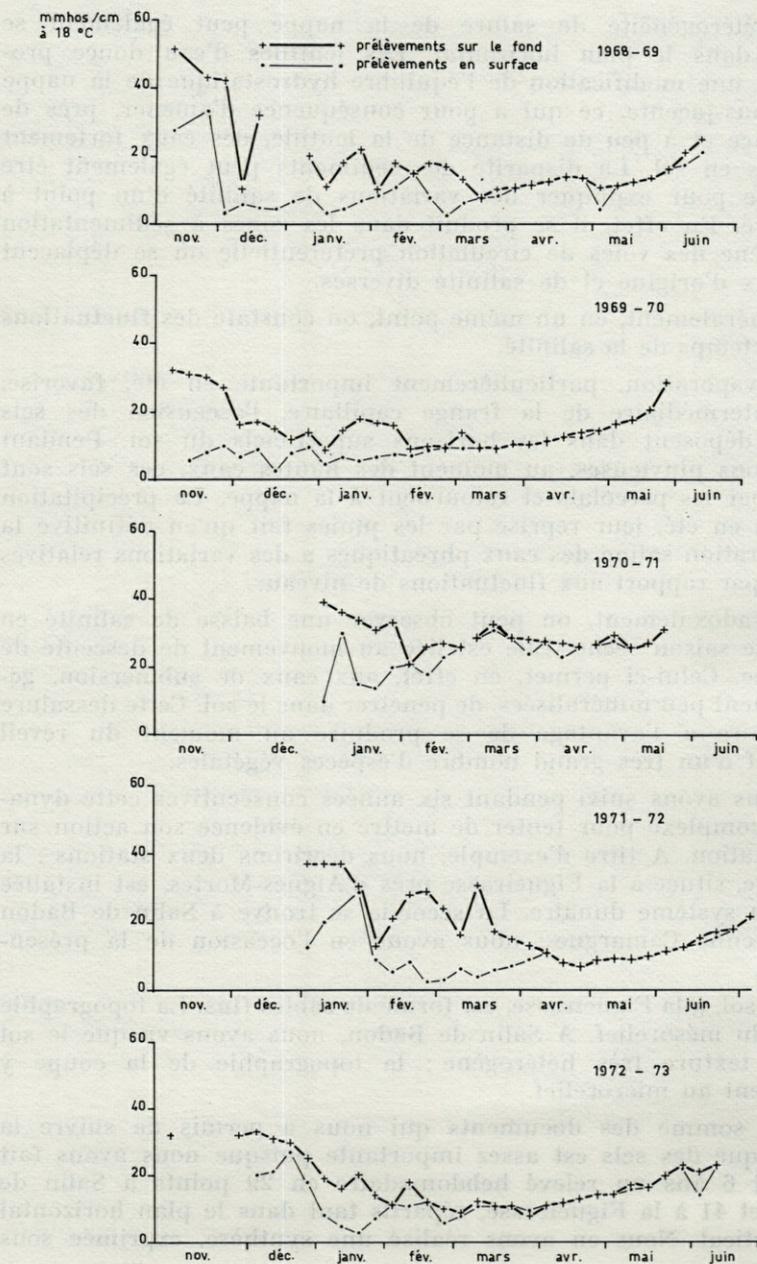


FIG. 9. — Variations de salinité en surface et en profondeur dans un plan d'eau temporaire abrité (Salin de Badon).

L'hétérogénéité de salure de la nappe peut également se révéler dans le plan horizontal. Les lentilles d'eau douce provoquent une modification de l'équilibre hydrostatique de la nappe salée sous-jacente, ce qui a pour conséquence d'amener, près de la surface et à peu de distance de la lentille, des eaux fortement chargées en sel. La disparité des sédiments peut également être invoquée pour expliquer des variations de salinité d'un point à un autre. En effet, il se produit dans les zones à sédimentation hétérogène des voies de circulation préférentielle où se déplacent des eaux d'origine et de salinité diverses.

Généralement, en un même point, on constate des fluctuations dans le temps de la salinité.

L'évaporation, particulièrement importante en été, favorise, par l'intermédiaire de la frange capillaire, l'ascension des sels qui se déposent dans les horizons superficiels du sol. Pendant les saisons pluvieuses, au moment des hautes eaux, ces sels sont repris par les percolats et retournent à la nappe. La précipitation des sels en été, leur reprise par les pluies fait qu'en définitive la concentration saline des eaux phréatiques a des variations relatives faibles par rapport aux fluctuations de niveau.

Paradoxalement, on peut observer une baisse de salinité en début de saison sèche. Elle est liée au mouvement de descente de la nappe. Celui-ci permet, en effet, aux eaux de submersion, généralement peu minéralisées, de pénétrer dans le sol. Cette dessalure temporaire a l'avantage de se produire au moment du réveil végétatif d'un très grand nombre d'espèces végétales.

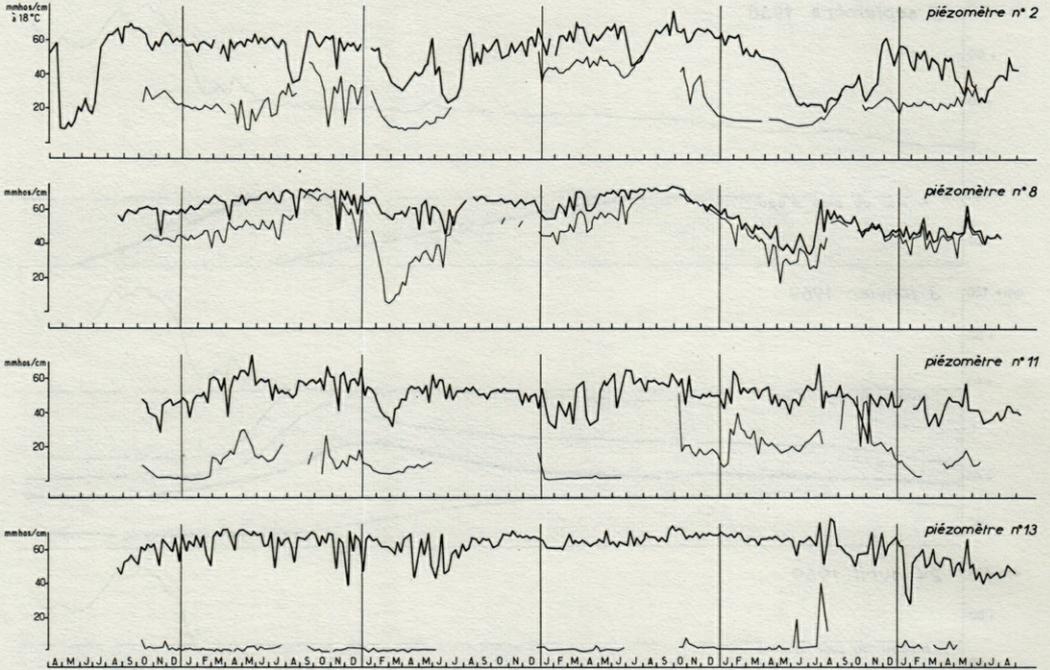
Nous avons suivi pendant six années consécutives cette dynamique complexe pour tenter de mettre en évidence son action sur la végétation. A titre d'exemple, nous décrivons deux stations : la première, située à la Figueirasse près d'Aigues-Mortes, est installée dans un système dunaire. La seconde se trouve à Salin de Badon en moyenne Camargue ; nous avons eu l'occasion de la présenter (11).

Le sol, à la Figueirasse, est formé de sables fins. La topographie relève du mésorelief. A Salin de Badon, nous avons vu que le sol est de texture très hétérogène ; la topographie de la coupe y appartient au microrelief.

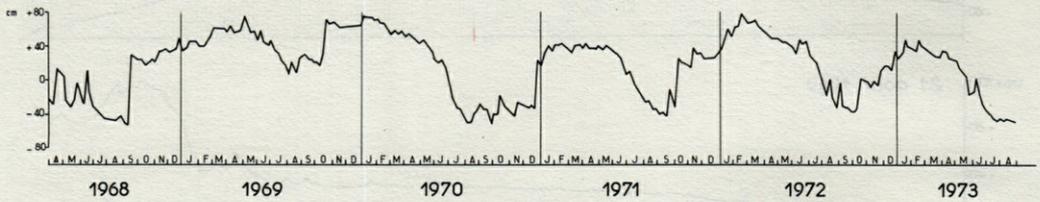
La somme des documents qui nous a permis de suivre la dynamique des sels est assez importante puisque nous avons fait pendant 6 ans un relevé hebdomadaire en 29 points à Salin de Badon et 41 à la Figueirasse, répartis tant dans le plan horizontal que vertical. Nous en avons réalisé une synthèse, exprimée sous

(11) Cf. p. 205 et suivantes.

a. Variations de salinité de la nappe



b. Variations du niveau du plan d'eau



Remarque : le 0 topographique est arbitraire, il correspond au point bas de la coupe (cf. figure 8a)
la salinité est exprimée en mmhos/cm à 18 °C (cf. annexe 1)

— salinité entre 0 et 20 cm
— salinité à 80 cm

FIG. 10. — Variations hebdomadaires de la salinité de la nappe, en surface et en profondeur, en fonction des variations de niveau du plan d'eau. (La Figueirasse).

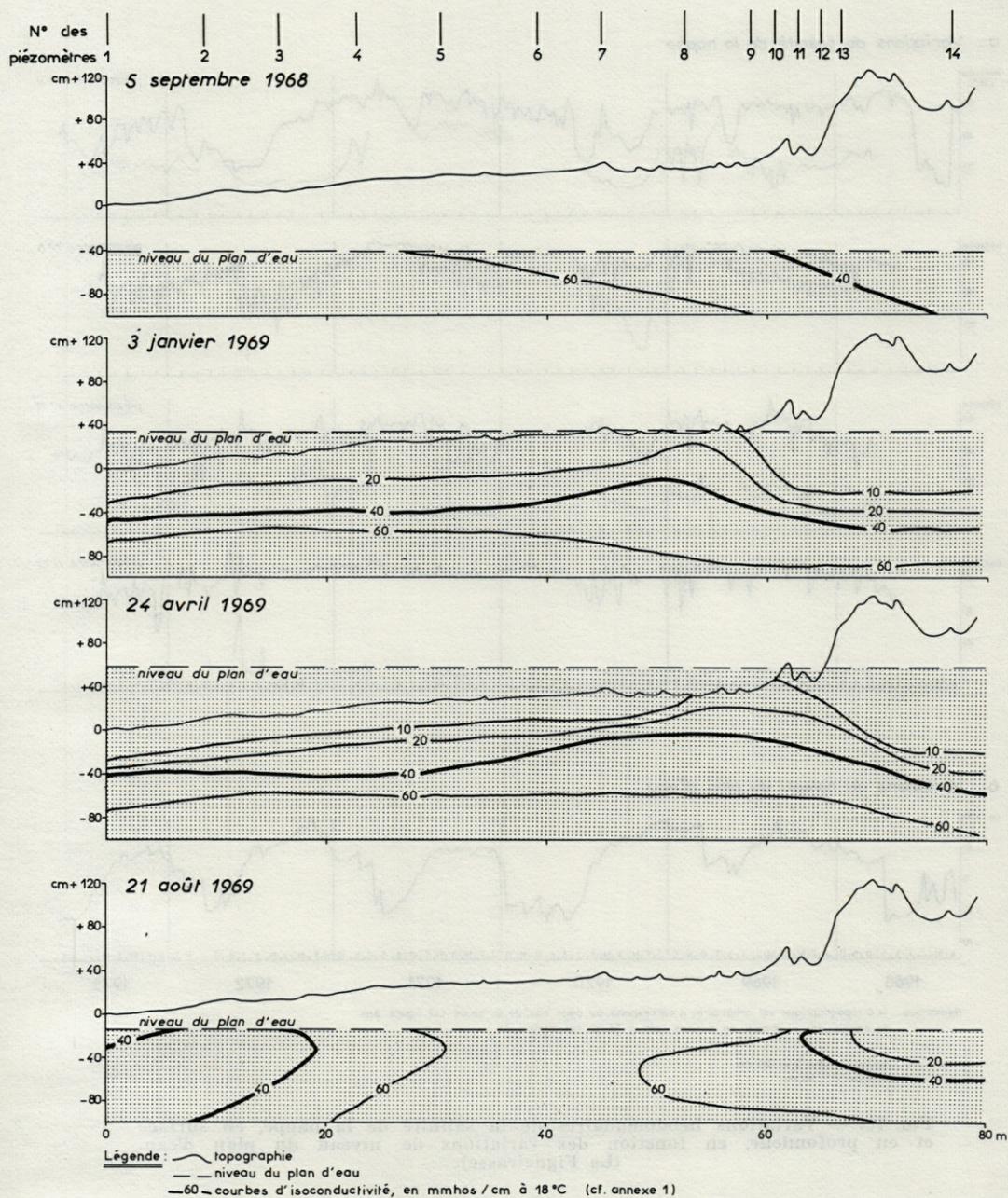


FIG. 11a. — Variations de répartition des sels dans la nappe en fonction du temps, dans un milieu dunaire. Cycle saisonnier 1968-1969 (La Figuerasse).

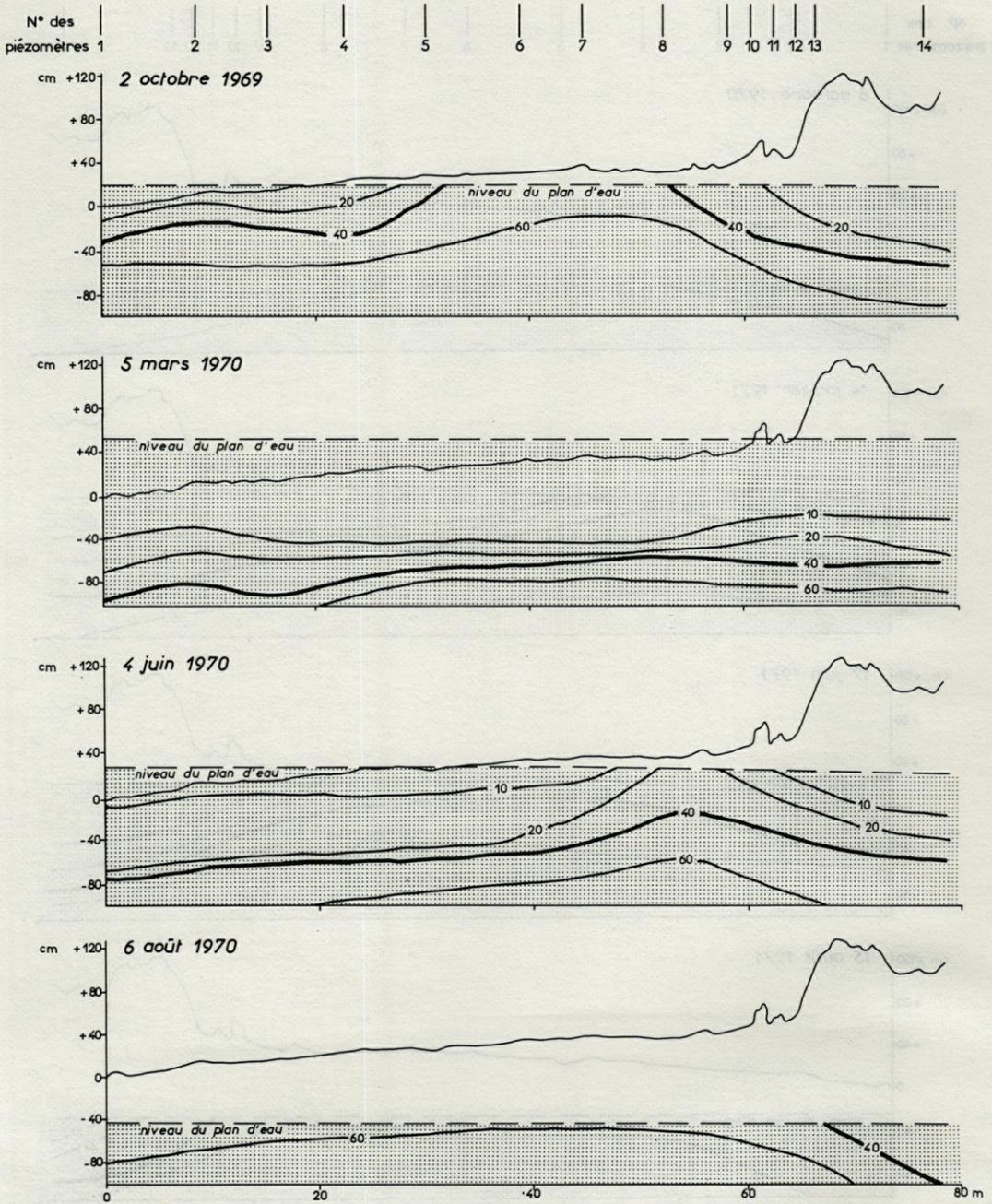


FIG. 11b. — Cycle saisonnier 1969-1970 (cf. Figure 11a).

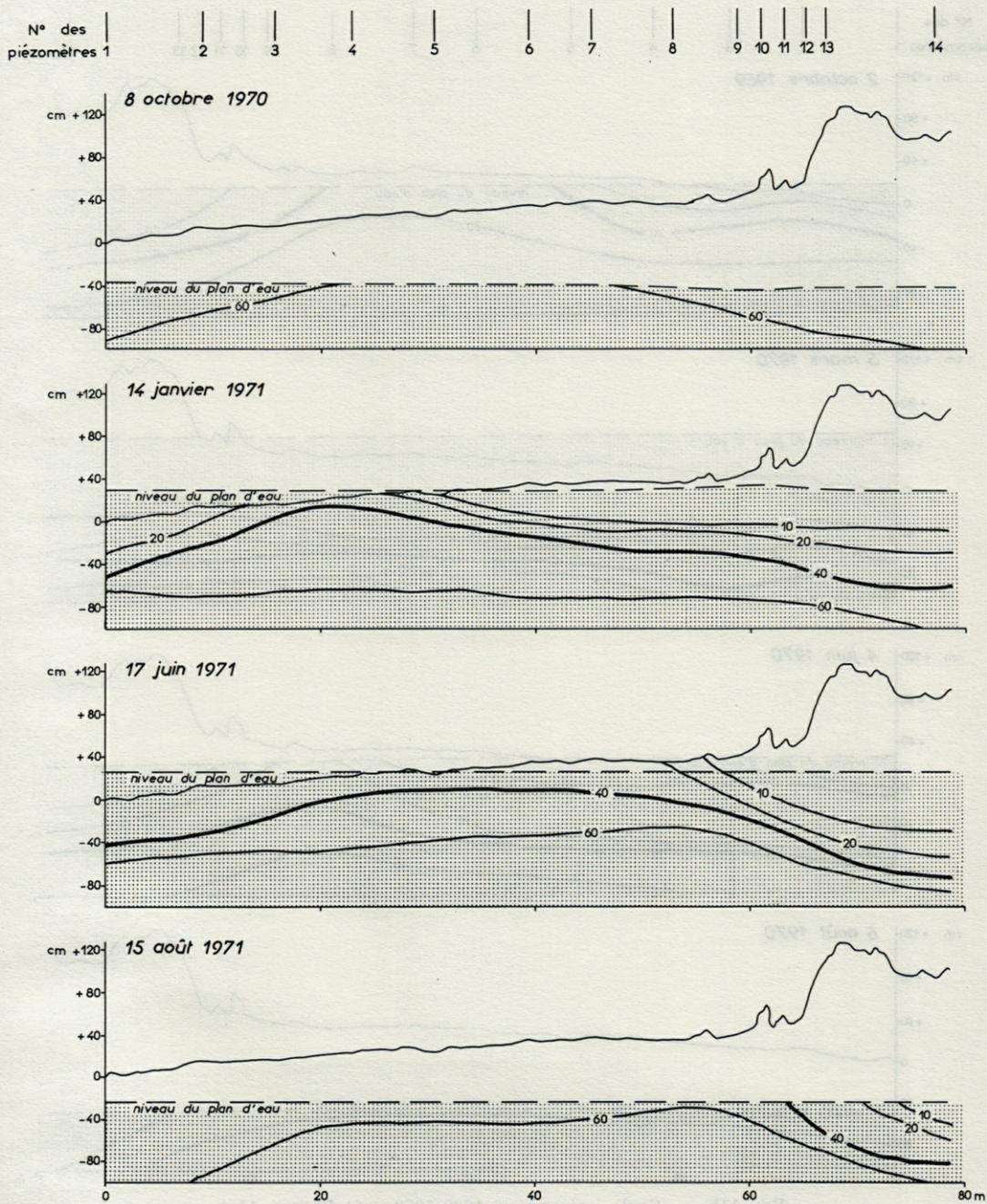


FIG. 11c. — Cycle saisonnier 1970-1971 (cf. Figure 11a).

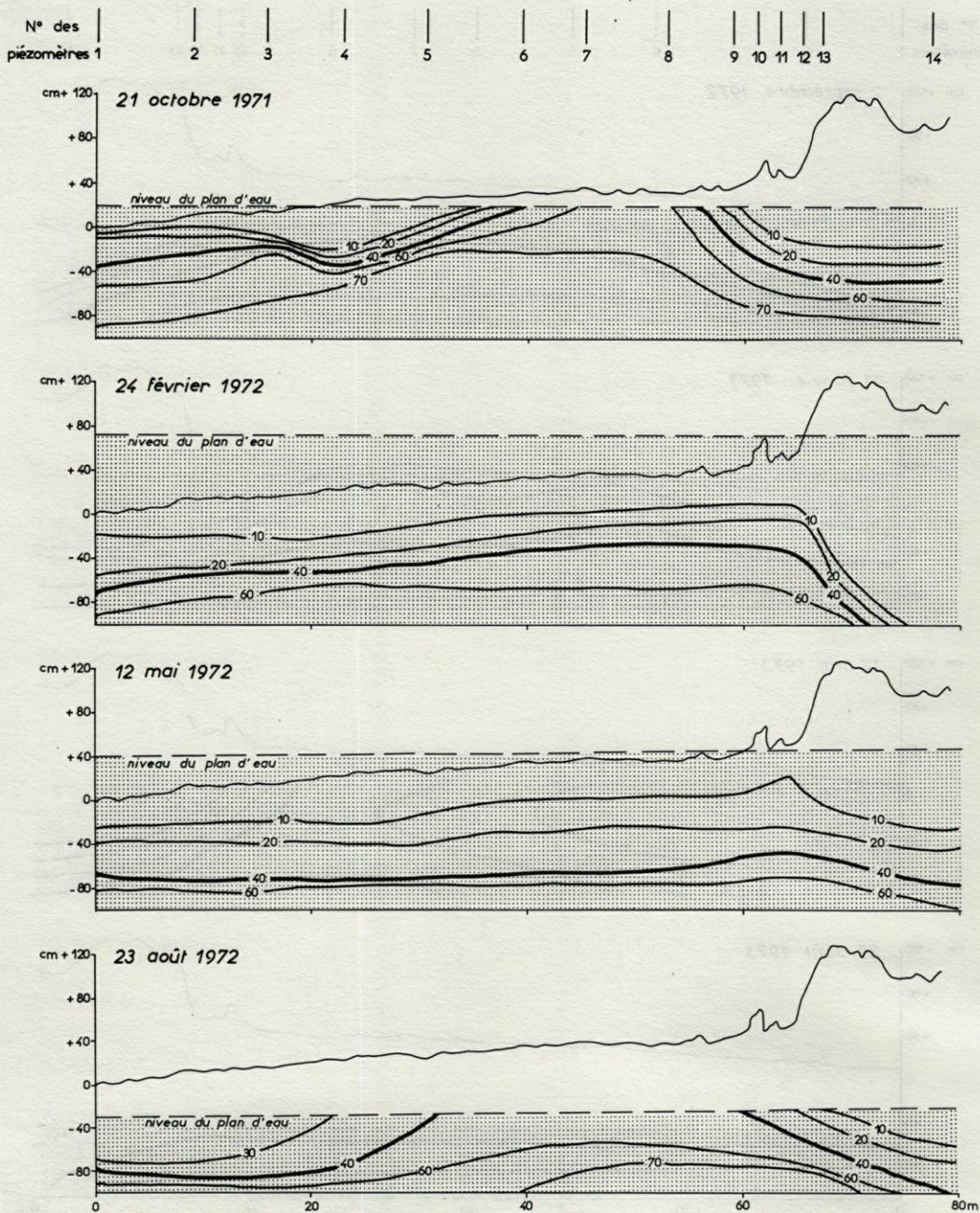


FIG. 11d. — Cycle saisonnier 1971-1972 (cf. Figure 11a).

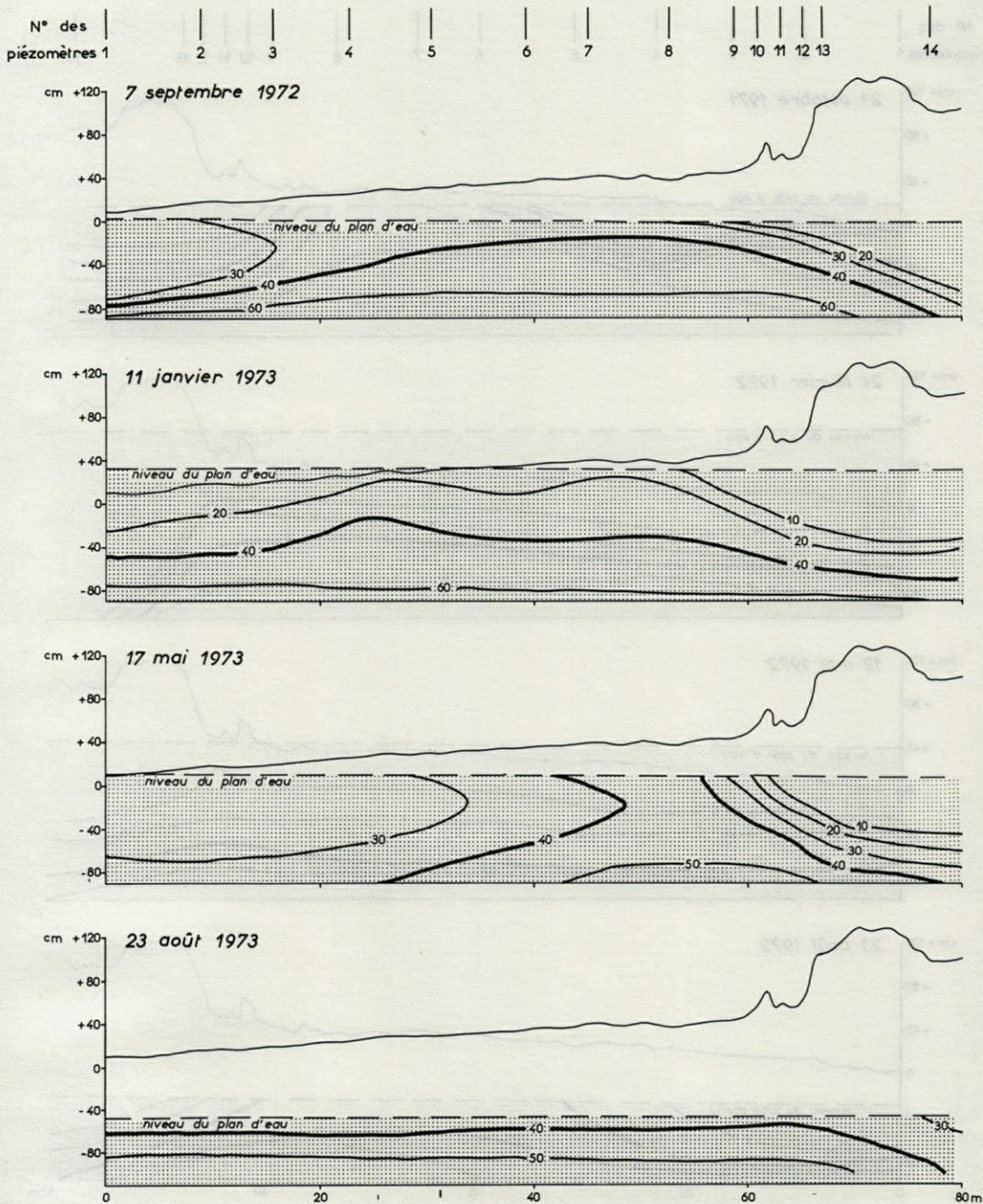


FIG. 11e. — Cycle saisonnier 1972-1973 (cf Figure 11a).

forme de graphiques donnant la répartition des sels dans la nappe à chaque période de prélèvements. Il n'est malheureusement pas possible de publier les documents obtenus, dans leur intégralité. Aussi ne présenterons-nous que quelques étapes de l'évolution de la salinité (Fig. 11 et 13). La continuité du phénomène sera évoquée par des courbes de variations hebdomadaires au niveau de certains points de prélèvements (Fig. 10 et 15).

2.3.2.1. Répartition et évolution de la salinité à la Figueirasse (sol à texture sableuse).

— *Année 1968-69* (Fig. 11 a).

Septembre : On observe un gradient de salinité croissante de la dune vers le centre de la « baisse » (12).

Janvier : Le niveau du plan d'eau remonte. Il s'établit un nouveau gradient de salinité qui croît avec la profondeur. La forme des courbes d'isoconductivité met en évidence une lentille d'eau mésohaline (13) très nette sous la dune, immédiatement suivie vers la dépression par une remontée d'eau plus salée. L'origine différente des eaux de la lentille sous-dunaire et des eaux salées profondes se vérifie lorsqu'on compare leur chimisme (Fig. 12). En profondeur, dans la nappe salée, les eaux sont, selon la classification de SCHÖELLER, de type chloruré fort, oligo-sulfaté, carbonaté normal. Le diagramme qui représente leur composition chimique est proche de celui de l'eau de mer quoique plus riche en bicarbonates. Dans la lentille les eaux sont de type chloruré, sulfaté et bicarbonaté normal.

Avril : La répartition des sels observée en janvier se maintient avec quelques ajustements de détail.

Août : La baisse est à sec. Sous la dune la lentille d'eau mésohaline s'amenuise sans disparaître. Sur les berges de la baisse des infiltrations d'eaux de surface provoquent une baisse de salinité.

Le niveau du plan d'eau étant peu profond, l'évaporation provoque dans les niveaux les plus superficiels de la nappe une concentration des eaux, ce qui inverse localement le gradient de salinité.

— *Année 1969-70* (Fig. 11 b).

En octobre, peu après les premières pluies d'automne, deux lentilles d'eaux mésohalines réapparaissent : l'une sous la dune, l'autre sous la baisse.

En mars, après être passées par un maximum de hauteur, les eaux commencent à se retirer. La salinité de la nappe baisse, les deux lentilles se rejoignent et les courbes d'isoconductivité sont subhorizontales.

En juin, le niveau continue à baisser. Une partie de la plage d'étang est à découvert. L'évaporation favorise la réapparition de l'intumescence d'eau plus salée qui isole les deux lentilles.

(12) Baisse : Etang temporaire de la région littorale, alimenté par les pluies et les incursions marines. Dans l'exemple cité les eaux de surface sont peu minéralisées et leur conductivité varie de 1 à 20 mmhos/cm pendant la majeure partie de l'année. En été elle peut atteindre 50 mmhos/cm dans certaines flaques résiduelles.

(13) Cf. annexe 1.

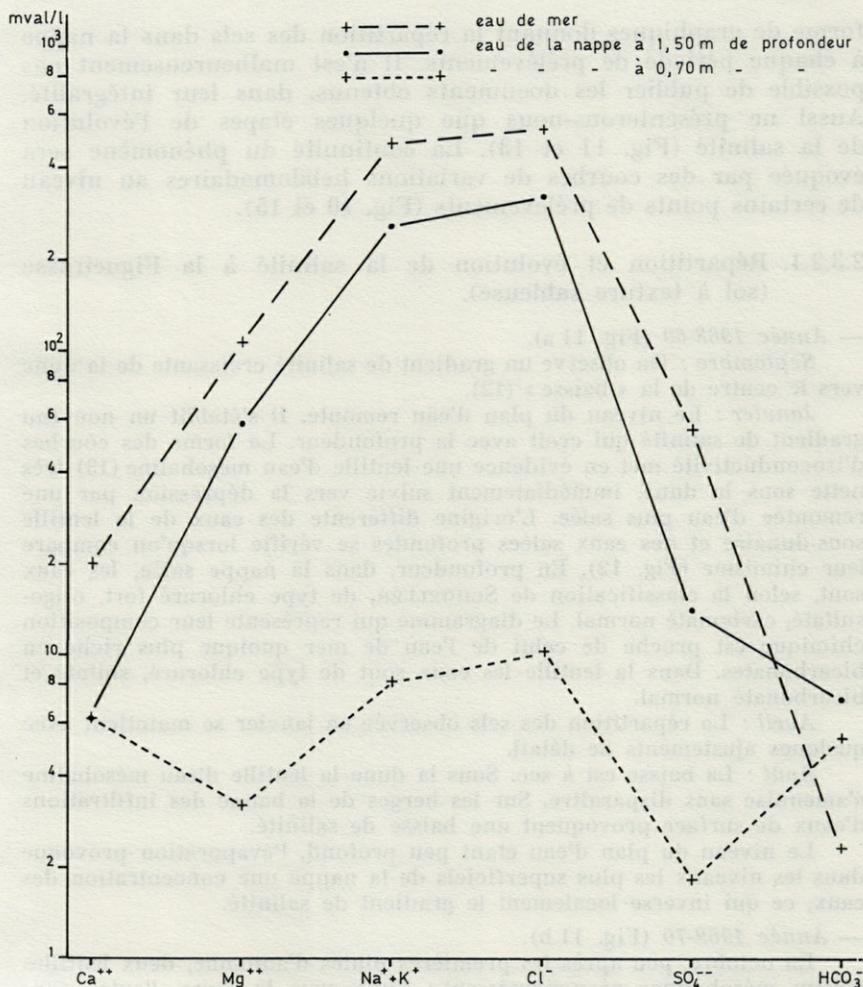


Fig. 12. — Composition ionique des eaux sous une dune, en comparaison avec l'eau de mer (La Figueirasse).

En août, la nappe a atteint son niveau le plus bas, les eaux mésohalines ont disparu laissant place à des eaux polyhalines ou hyperhalines (14). Même sous la dune leur degré de minéralisation est élevé.

— Année 1970-71 (Fig. 11 c).

En octobre, la situation est assez semblable à celle du mois d'août précédent, si ce n'est que la concentration des eaux s'est encore accrue.

(14) Le terme d'hyperhaline n'est pas prévu dans la nomenclature du Symposium de Venise sur les eaux saumâtres (1959). Nous l'employons pour désigner les eaux dont la salinité est supérieure à 43 g/l (51 mmhos/cm, à 18°C) de sels solubles totaux.

En janvier, avec la remontée du plan d'eau, la lentille d'eau mésohaline s'est reformée et déborde largement le pied de la dune, en direction de la « baisse ».

En juin, il s'est établi un nouvel équilibre entre la lentille de la « baisse » et la lentille sous-dunaire. En conséquence l'intumescence d'eau plus salée se rapproche du pied de la dune.

En août, la lentille sous-dunaire s'amenuise. Sous la « baisse » la salinité en profondeur est moins élevée qu'en juin. Cette situation résulte des infiltrations d'eau douce qui se sont produites en juillet. Le phénomène se remarque sur la figure 10 par la diminution de salinité au niveau de la station piézométrique n° 2 entre juin et juillet.

— *Année 1971-72* (Fig. 11 d).

Octobre : La remontée du plan d'eau est plus précoce que l'année précédente. Les deux lentilles, séparées par l'intumescence d'eau plus salée, réapparaissent. Sous la baisse, le contact avec l'eau salée de type polyhalin à euhalin est très net, ce qui se traduit par un resserrement des courbes d'isoconductivité.

Février : A la suite des pluies importantes des mois de janvier et février le niveau des eaux atteint une valeur record. La lentille de la « baisse » se développe largement en surface. Par contre celle de la dune se resserre dans le sens horizontal et se développe considérablement dans le sens vertical. Cette structure entraîne une baisse de la salinité moyenne tout le long de la coupe.

Mai : Le niveau des eaux baisse, l'équilibre hydrostatique se modifie et les courbes d'isoconductivité tendent vers l'horizontale. La baisse de salinité générale qui s'était manifestée en février se poursuit.

Août : Le niveau phréatique s'abaisse et les deux lentilles s'individualisent. Dans le même temps la salinité moyenne s'élève.

— *Année 1972-73* Fig. 11 e).

Septembre : La nappe est encore en régime de basses eaux, mais de petites pluies assurent sa remontée passagère. La proximité de la surface provoque une concentration des eaux au niveau des points bas, ce que traduit la courbe d'isoconductivité 30 mmhos/cm.

Janvier : La pluviosité ayant été peu importante, la nappe reste à un niveau relativement bas. Les deux lentilles d'eau mésohaline sont séparées par une zone plus salée, de grande amplitude.

Mai : La nappe s'enfonce. Ce mouvement s'accompagne d'une infiltration d'eaux peu salées. Le niveau phréatique étant peu profond, elles se concentrent en surface.

Août : Les eaux peu salées (méso- à polyhalines) disparaissent. Il n'en reste plus qu'une mince lentille sous la dune.

Le long de cette coupe la salinité n'est pas uniforme dans le plan vertical. Il s'établit un gradient décroissant de la profondeur vers la surface, lié à des apports d'eaux douces. L'importance de ceux-ci dépend des conditions climatiques et de la topographie. La « baisse » et la dune favorisent la formation de lentilles d'eaux peu salées de type mésohalin à oligohalin. Entre les lentilles, des remontées de la nappe salée dont les eaux sont de type polyhalin à hyperhalin rétablissent l'équilibre hydrostatique. En dehors des

périodes de submersion, lorsque le niveau de la nappe est proche de la surface, l'évaporation favorise la concentration superficielle des eaux avec apparition d'un gradient inverse de salinité. Les phénomènes de salinisation sont intensifiés au niveau de l'intumescence d'eau salée puisque l'évaporation s'y exerce à partir de solutions initialement concentrées. Les lentilles d'eaux peu salées prennent une extension qui peut varier ; aussi l'intumescence salée balaye l'espace compris entre le pied de la dune et l'étang déterminant un milieu euryhalin.

En résumé, cette analyse met en évidence l'interdépendance qui lie le milieu dunaire et les dépressions environnantes, le lien étant constitué par des processus hydrodynamiques.

2.3.2.2. Répartition et évolution de la salinité à Salin de Badon (sol à texture hétérogène de type limono-argileux).

— *Année 1968-69* (Fig. 13 a).

Août : La salinité croît avec la profondeur. Dans le plan horizontal deux zones de moindre salinité (5-15 m et au-delà de 60 m) se différencient.

Septembre : Au cours de la remontée du plan d'eau, la structure précédente s'accroît par accumulation d'eau peu salée. Entre 25 et 35 m une nouvelle lentille d'eau peu salée se forme. Elle s'accompagne d'une remontée d'eau fortement salée qui se situe aux environs de 20 m.

Janvier, avril : L'ensemble du transect est recouvert par des eaux faiblement salées (8 mmhos/cm). Les zones de faible salinité s'étendent latéralement.

Août : La nappe phréatique descend. Les eaux superficielles peu salées s'enfoncent, mais leur niveau reste proche de la surface. Le gradient de plus forte salinité s'inverse localement traduisant ainsi les effets de l'évaporation.

— *Année 1969-70* (Fig. 13 b).

Octobre : On retrouve les trois zones de faible salinité décrites en septembre 1968. Celle comprise entre 25 et 35 m est peu accusée.

Janvier : Avec la remontée des eaux, cette dernière zone se dessine beaucoup plus nettement.

Avril : Son contour est irrégulier, présentant des digitations. Les eaux se retirent. Dans la partie amont de la coupe, au-delà de 60 m, l'infiltration d'eau douce amène un abaissement de la salinité. Le niveau de la nappe affleure la surface du sol sur une grande partie de la coupe. L'évaporation produit un accroissement superficiel de la concentration, ce que traduisent les courbes d'iso-conductivité.

Juillet : La veine d'eau peu salée comprise entre 25 et 35 m s'est épuisée. Par contre une venue d'eau mésohaline se manifeste en profondeur, concrétisée par la courbe d'isoconductivité 10 mmhos/cm.

— *Année 1970-71* (Fig. 13 c).

Le diagramme correspondant au mois d'octobre montre la réapparition de la zone de faible salure située entre 25 et 35 m. Celle-ci prend

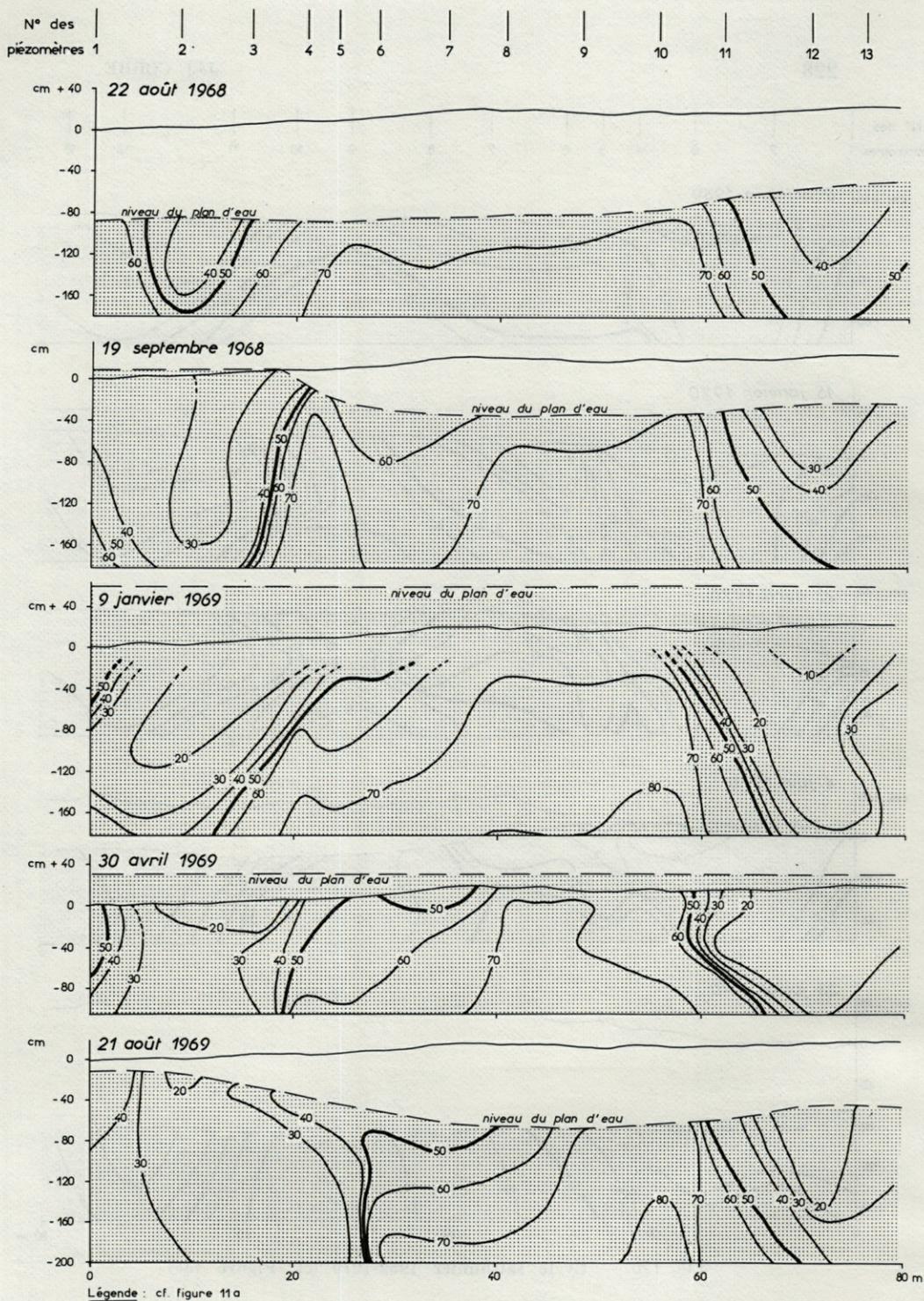


FIG. 13a. — Variations de la répartition des sels dans la nappe, en fonction du temps, au bord d'un étang temporaire sur sol à texture complexe. Cycle saisonnier 1968-1969 (Salin de Badon).

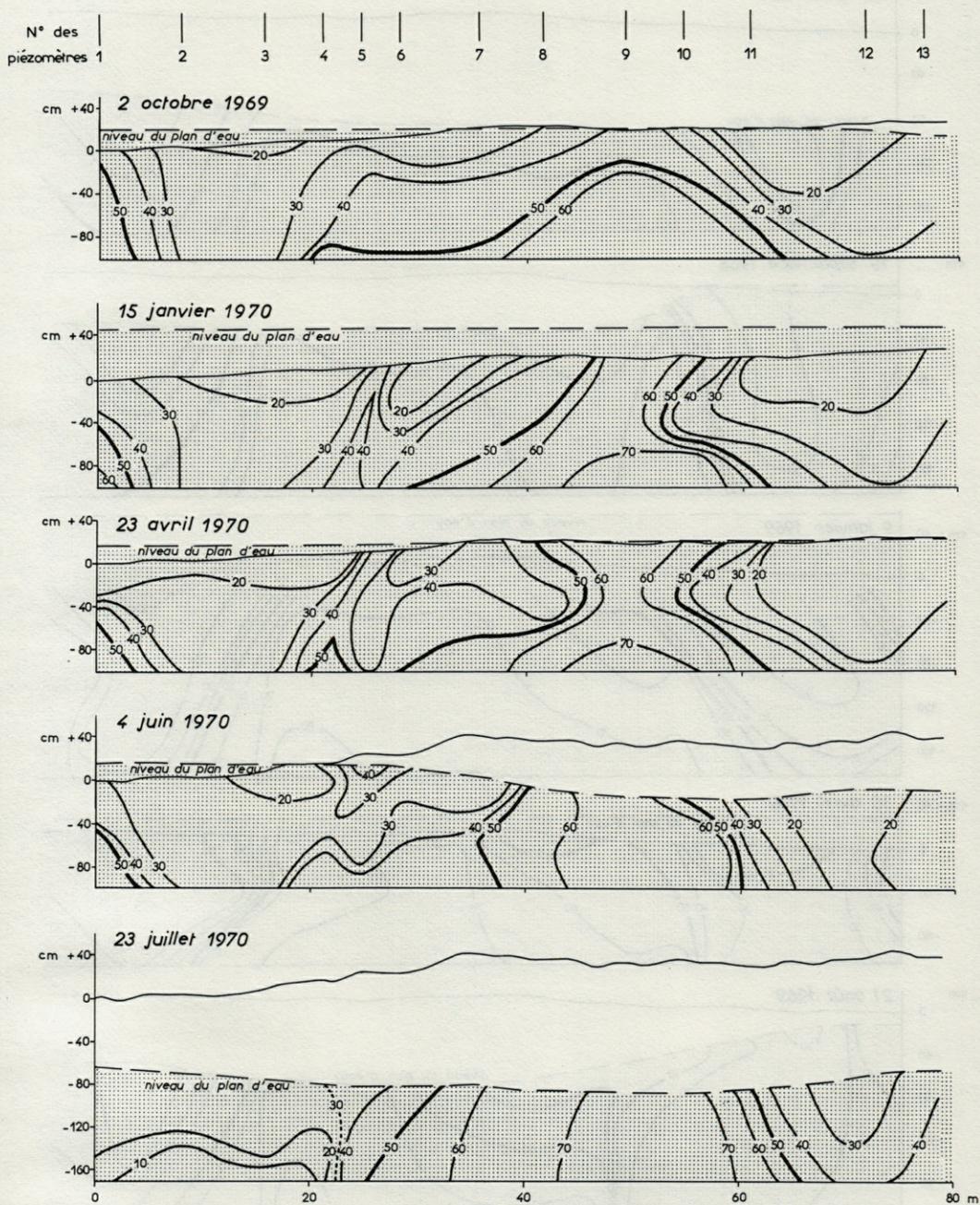


FIG. 13b. — Cycle saisonnier 1969-1970 (cf. Figure 13a).

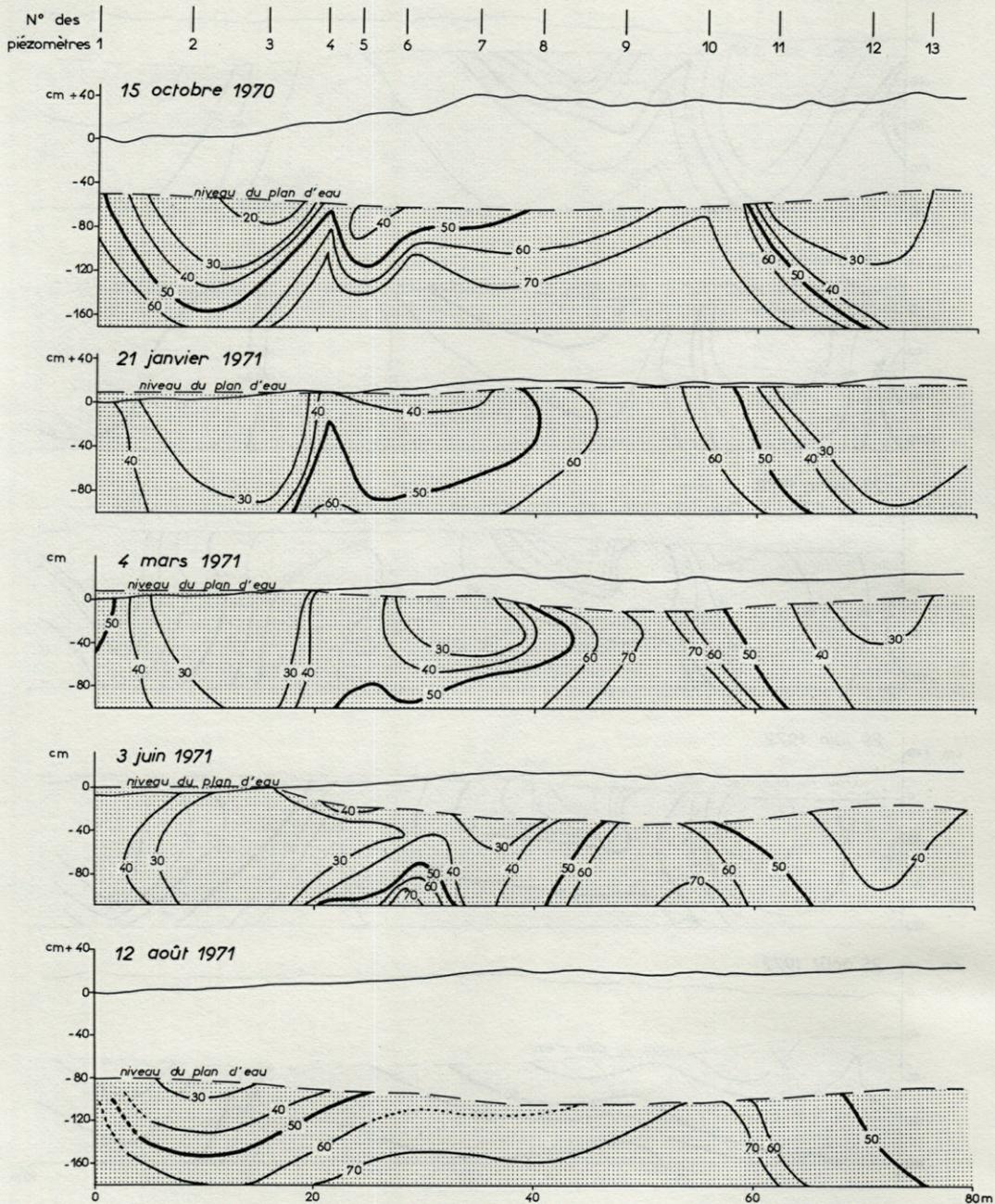


FIG. 13c. — Cycle saisonnier 1970-1971 (cf. Figure 13a).

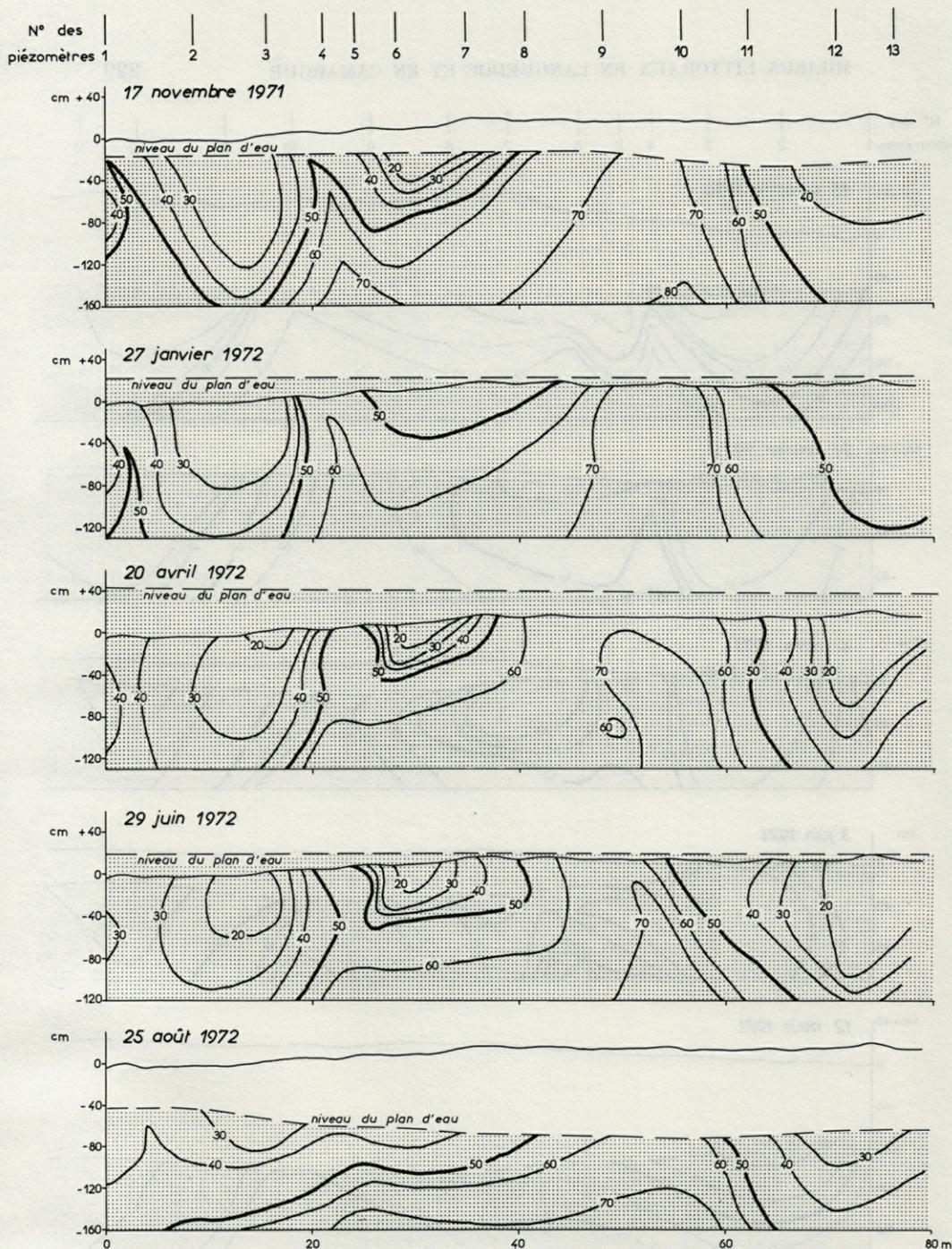


FIG. 13d. — Cycle saisonnier 1971-1972 (cf. Figure 13a).

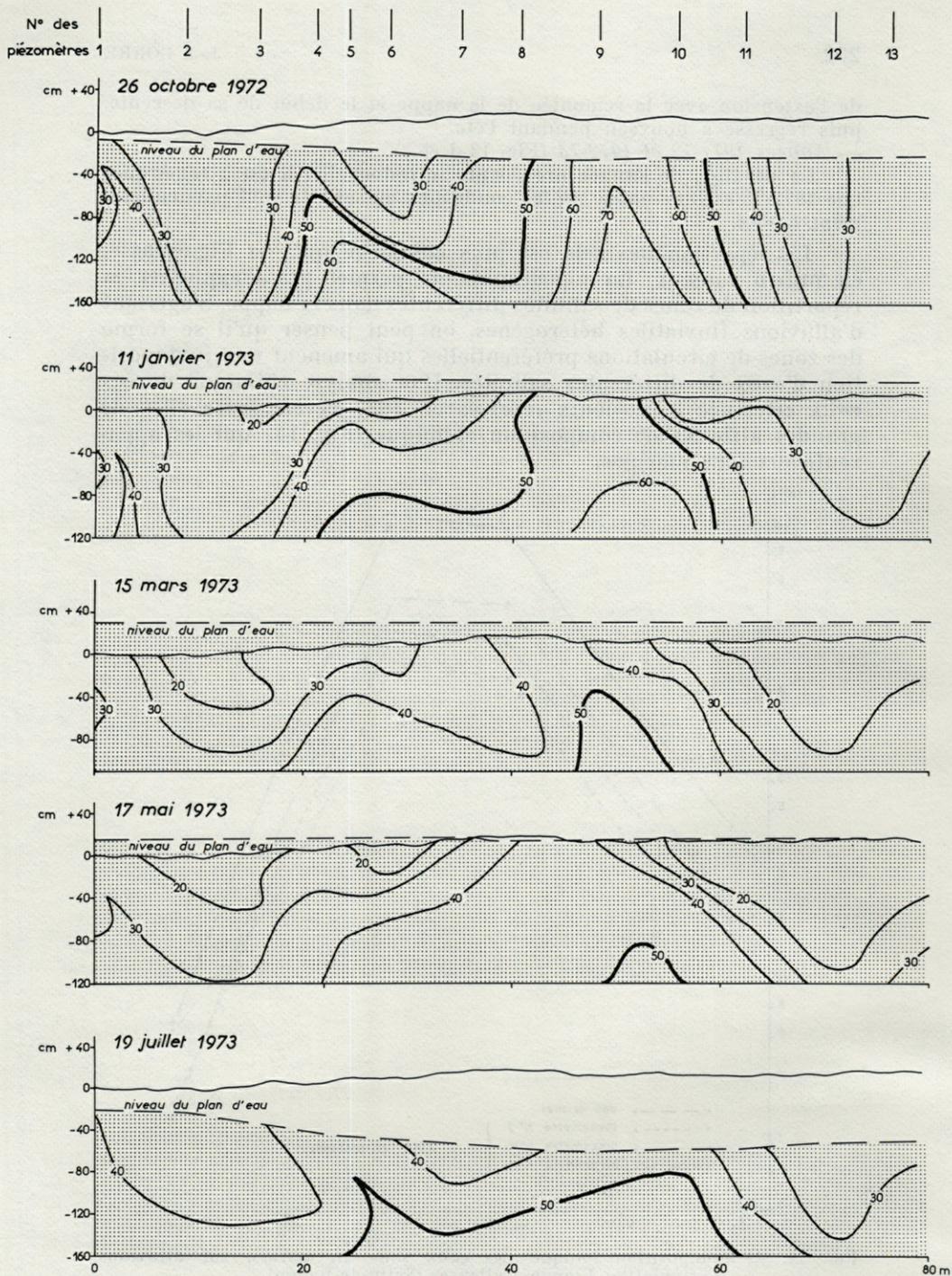


FIG. 13e. — Cycle saisonnier 1972-1973 (cf. Figure 13a).

de l'extension avec la remontée de la nappe et le début de sa descente, puis régresse à nouveau pendant l'été.

— *Années 1971-72 et 1972-73* (Fig. 13 d et e).

La situation de l'année précédente se renouvelle. Il est à remarquer que 1972-73 est une année où les conditions de salinité sont particulièrement basses.

La répartition des sels est plus complexe qu'à la Figueirasse, en milieu sableux. La topographie ne permet pas d'expliquer la répartition de zones de salinités différentes dans la nappe. S'agissant d'alluvions fluviales hétérogènes, on peut penser qu'il se forme des zones de circulations préférentielles qui amènent une juxtaposition d'eaux de différentes salinités. Une analyse chimique de ces eaux effectuée à plusieurs reprises en 1967 révèle entre elles de grandes affinités de composition chimique (Fig. 14) qui les apparente aux eaux marines.

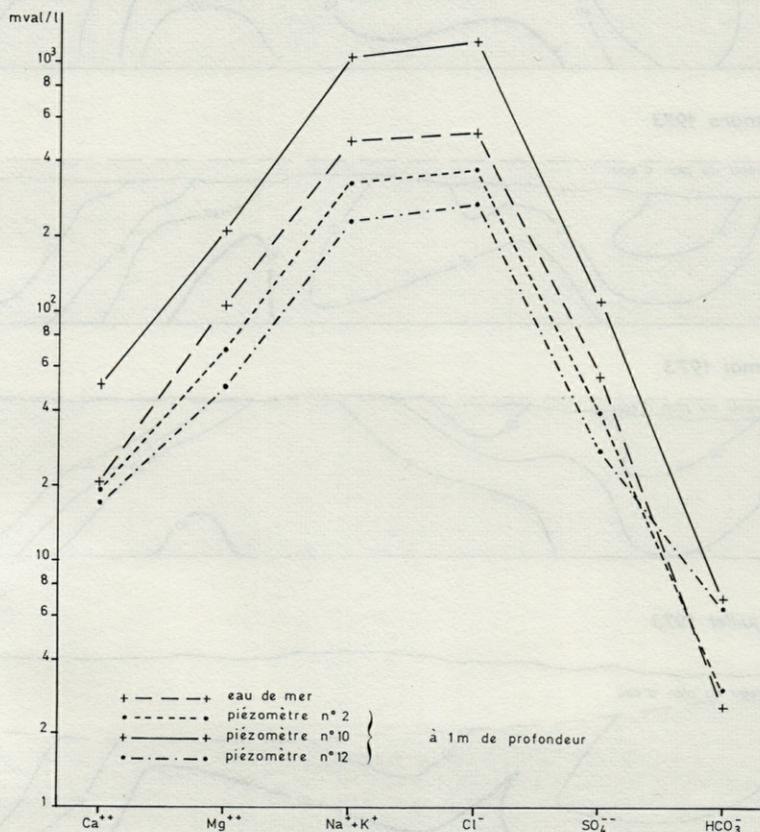
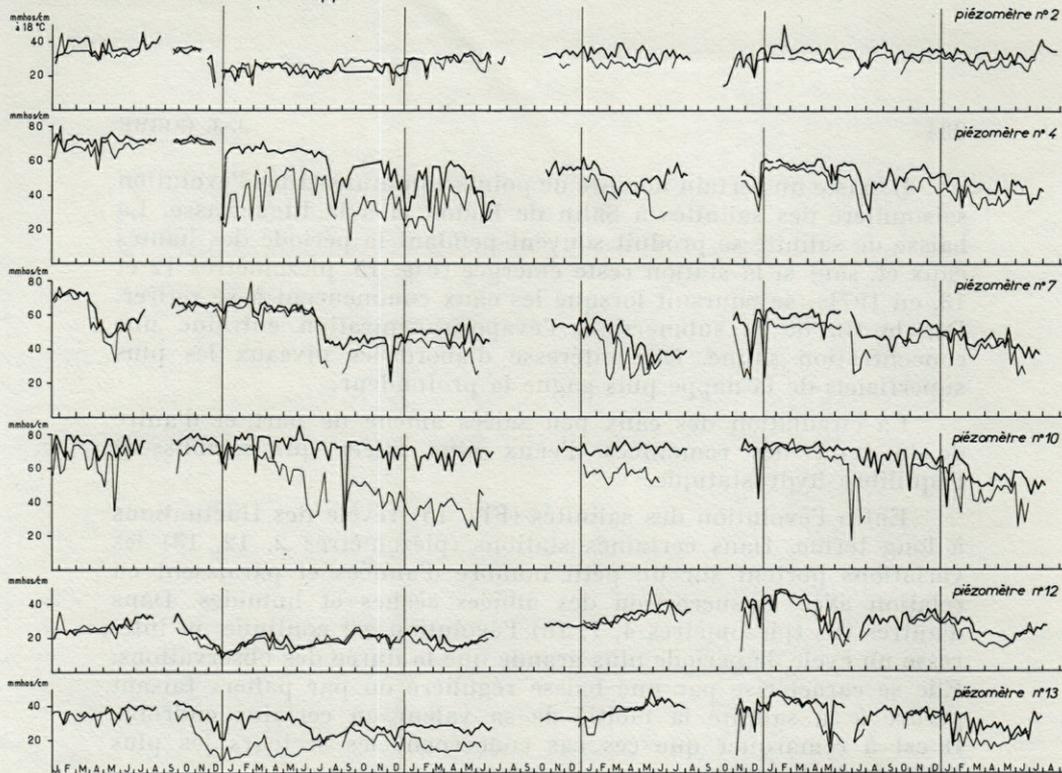
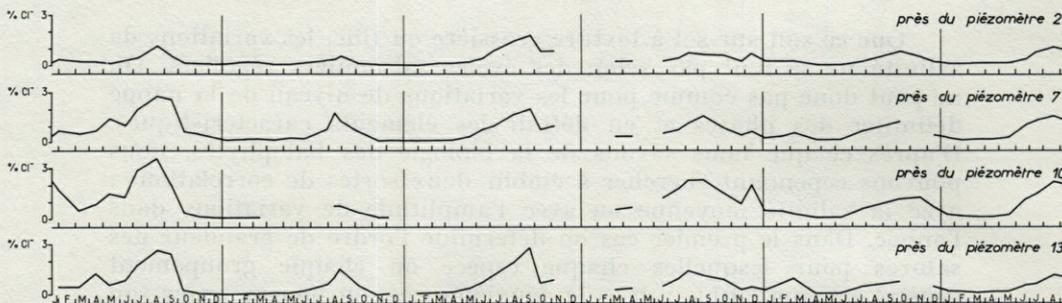


FIG. 14. — Composition ionique des eaux sous un marais, sur alluvions limono-argileuses (Salin-de-Badon).

a - Variations de salinité de la nappe



b - Variations des teneurs en Cl^- du sol, entre 5 et 10 cm de profondeur



c - Variations du niveau du plan d'eau

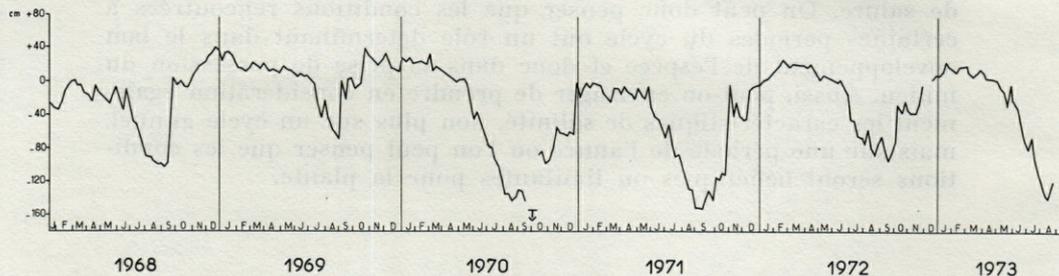


FIG. 15. — Variations hebdomadaires de la salinité de la nappe à - 50 cm (—) et - 100 cm (---) de profondeur en fonction des variations de niveau du plan d'eau. Relations avec la salinité superficielle du sol (Salin de Badon).

Il existe un certain nombre de points communs entre l'évolution saisonnière des salinités à Salin de Badon et à la Figueirasse. La baisse de salinité se produit souvent pendant la période des hautes eaux et, sauf si la station reste émergée (Fig. 15, piézomètres 12 et 13, en 1971), se poursuit lorsque les eaux commencent à se retirer. Dès la fin de la submersion, l'évapo-transpiration entraîne une concentration saline. Elle intéresse d'abord les niveaux les plus superficiels de la nappe puis gagne la profondeur.

La circulation des eaux peu salées amène de part et d'autre de la veine des remontées d'eaux plus salées qui rétablissent l'équilibre hydrostatique.

Enfin l'évolution des salinités (Fig. 15) révèle des fluctuations à long terme. Dans certaines stations (piézomètres 2, 12, 13) les variations portent sur un petit nombre d'années et paraissent en relation avec la succession des années sèches et humides. Dans d'autres cas (piézomètres 4, 7, 10) l'évolution est continue ou intéresse un cycle de période plus grande que la durée des observations. Elle se caractérise par une baisse régulière ou par paliers faisant perdre à la salinité la moitié de sa valeur en certains endroits. Il est à remarquer que ces cas concernent les secteurs les plus salés de la nappe.

Conclusions.

Que ce soit sur sol à texture grossière ou fine, les variations de salinité ne se font pas selon des cycles saisonniers réguliers. On ne peut donc pas comme pour les variations de niveau de la nappe délimiter des phases et en définir les éléments caractéristiques. D'après ce que nous savons de la biologie des halophytes, nous pouvons cependant chercher à établir deux sortes de corrélations : avec la salinité moyenne ou avec l'amplitude de variations dans l'année. Dans le premier cas on détermine l'ordre de grandeur des salures pour lesquelles chaque espèce ou chaque groupement végétal est compatible ; dans le deuxième cas, on pourra tester son caractère sténohalin ou euryhalin.

D'après le comportement des germinations, CHAPMAN (1954) a montré que les halophytes tiraient bénéfice d'une chute saisonnière de salure. On peut donc penser que les conditions rencontrées à certaines périodes du cycle ont un rôle déterminant dans le bon développement de l'espèce et donc dans sa prise de possession du milieu. Aussi, peut-on envisager de prendre en considération également les caractéristiques de salinité, non plus sur un cycle annuel, mais sur une période de l'année où l'on peut penser que les conditions seront bénéfiques ou limitantes pour la plante.

Un grand nombre de facteurs interfèrent sur le déterminisme de la salinité phréatique, ce qui rend très aléatoire l'extrapolation des résultats, aussi est-il nécessaire de faire des prélèvements pour chaque station étudiée.

Enfin, en raison de la stratification verticale des eaux, il est préférable de faire des prélèvements au toit de la nappe, dans la zone qui alimente la frange capillaire.

2.3.3. Relation entre salinité du sol et de la nappe.

L'intérêt de la relation entre salinité de la nappe et comportement des halophytes est controversé par CHAPMAN (1960) puisque les racines ne sont pas en contact direct avec la nappe. On ne peut cependant négliger le fait que dans nos régions la frange capillaire qui en est issue baigne bien souvent une plus ou moins grande partie de la rhizosphère et véhicule depuis la nappe les sels qui vont s'y accumuler.

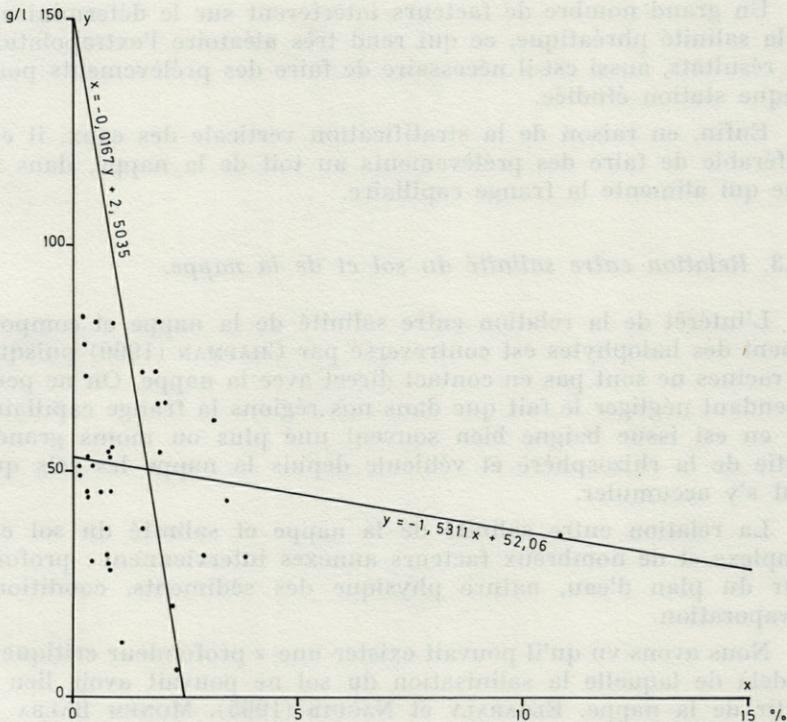
La relation entre salinité de la nappe et salinité du sol est complexe et de nombreux facteurs annexes interviennent : profondeur du plan d'eau, nature physique des sédiments, conditions d'évaporation.

Nous avons vu qu'il pouvait exister une « profondeur critique » au-delà de laquelle la salinisation du sol ne pouvait avoir lieu à partir de la nappe. ELGABALY et NAGUIB (1965), MONEM BALBA et SOLIMAN (1969) ont démontré expérimentalement l'existence d'une relation entre salinité du sol, salinité et profondeur de la nappe. En Camargue, HEURTEAUX (1969) donne des exemples d'une telle relation. Sur 95 observations faites en Languedoc pendant les mois de juillet et août, sur des sols dont le pourcentage d'eau à saturation varie de 45 à 145 %, nous avons étudié, en été, la corrélation entre salinité du sol en surface (z), salinité (x) et profondeur (y) de la nappe. Elle est significative à un seuil supérieur à 99,9 % ($r=0,6372$ pour $ddl = 92$). La droite de régression de z en x, y est de la forme :

$$z = 0,0348 x - 10,5298 \log y + 21,782$$

Si on étudie plus en détail cette corrélation et qu'en particulier on essaie de voir la liaison entre salinité du sol et de la nappe pour différentes classes de profondeur du plan d'eau, on remarque que cette liaison n'est plus significative pour des profondeurs supérieures à 1 m (Fig. 16 $r = -0,1622$ pour $ddl = 34$).

La texture et la structure du sol agissent également par le biais de la frange capillaire. La vitesse d'ascension de l'eau dépend des caractéristiques physiques du sol (texture, structure) et, dans le cas d'un sol à texture hétérogène, de l'ordre de superposition



Remarque : Les % de sels solubles dans le sol ont été calculés à partir des salinités de l'extrait de pâte saturée.

FIG. 16. — Relation entre la salinité de la nappe en g/l (y) et la salinité de l'horizon superficiel du sol en % (x), en juillet et août pour une profondeur de nappe supérieure à 100 cm.

des strates (MASSOUMY, 1968 ; MONEM BALBA et SOLIMAN, 1969). En Camargue, ASTIER et coll. (1970) décrivent des salants en bandes provoqués par des changements de texture et des salants de chemins dus au tassement du sol, ce qui entraîne un changement dans la hauteur de la frange capillaire.

La quantité de sels accumulés dans les horizons superficiels du sol est fonction du temps pendant lequel l'évaporation s'exerce aux dépens de la frange capillaire (MONEM BALBA et SOLIMAN, 1969). Grâce à des observations faites à Salin de Badon par HELWANI de 1968 à 1970 et poursuivies jusqu'en 1973, nous avons vérifié sur le terrain l'incidence de ce facteur. Dans cette station, la salinité du sol varie dans le temps (Fig. 15) en présentant des cycles saisonniers. En hiver le sol est uniformément peu salé. Dès qu'il s'exonde au printemps, la salinité augmente. Elle atteint un maximum, en été,

qui est fonction du lieu et de l'année d'observation. On peut mettre alors en évidence une corrélation significative au seuil 99 % entre teneur en Cl^- (z), salinité de la nappe (x) et temps d'émerision (t) exprimé en semaines pour la période comprise entre le 1^{er} mars et le 31 août.

$$z = 0,0089 x + 0,0530 t + 0,4765$$

$$r = + 0,6776 \text{ pour } ddl = 16.$$

En conclusion, on ne peut nier l'existence d'une liaison, au moins sous certaines conditions, entre salinité du sol au niveau de la rhizosphère et salinité de la nappe. Elle est complexe de par l'interférence de nombreux paramètres.

CONCLUSIONS

Définir les conditions de salinité et d'humidité auxquelles est soumise la végétation reste une entreprise difficile en raison de la variabilité dans le temps de ces deux facteurs.

Une approche possible consiste à déterminer pour la région étudiée les éléments du cycle des sels et de l'eau. La mise en évidence de conditions remarquables dans ce cycle et des facteurs qui le déterminent vont servir à la définition des biotopes.

C'est ainsi que nous nous attacherons plus particulièrement :

- parmi les caractéristiques chimiques :
 - aux conditions de salinité du sol et de la nappe pendant les mois d'été ;
- parmi les caractéristiques d'humidité :
 - à la durée de submersion et d'engorgement du sol,
 - à la profondeur de la nappe, en été,
 - aux conditions de drainage externe et interne ;
- parmi les caractéristiques physiques du sol :
 - à la topographie,
 - au pourcentage d'eau à saturation ;
- parmi les facteurs climatiques :
 - aux valeurs successives de la pluviosité saisonnière.

RÉSUMÉ

Dans le but de définir les conditions qui interviennent dans la répartition de la végétation le long du littoral du Languedoc et de Camargue (France), une étude du cycle des sels et de l'eau a été entreprise.

Les conditions les plus critiques pour la végétation et les principaux éléments qui conditionnent les cycles ont été mis en évidence. Ils permettront de caractériser les biotopes.

ZUSAMMENFASSUNG

Salz-und Wasserzyklus wurden in der vorliegenden Studie untersucht, deren Ziel es ist, die Bedingungen zu definieren, die in der Vegetationsverteilung entlang der Küste des Languedoc und der Camargue von Bedeutung sind.

Die für die Vegetation vor allem kritischen Bedingungen und die hauptsächlichlichen Voraussetzungen für die Zyklen werden aufgezeigt. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, die Biotope genau zu charakterisieren.

BIBLIOGRAPHIE

- ADRIANI, M.J., 1934. Recherches sur la synécologie de quelques associations halophiles méditerranéennes. S.I.G.M.A., Comm. 32, Montpellier : 9-32.
- ADRIANI, M.J., 1945. Sur la phytosociologie, la synécologie et le bilan d'eau des halophytes de la région néerlandaise méridionale, ainsi que de la Méditerranée française. *Volters*, 5 : 1-217.
- ARNAL, H., 1965. Les sols à l'est de Mauguio. C.N.A.R.B.R.L., Nîmes : 5 p. ronéo.
- ARNAL, H., 1972. Carte des sols au 1/5 000. Basses plaines du Vidourle. Caractéristiques principales et classement pédogénétique. C.N.A.R.B.R.L., Nîmes : 7 cartes.
- ASTIER, A. & coll., 1970. Camargue. Etude hydrogéologique, pédologique et de salinité. Rapport général. Direction départementale de l'agriculture (B.-du-Rhône) : 352 p. offset, Astier éd.

- BAUDIÈRE, A. & L. EMBERGER, 1959. Sur la notion de climat de transition en particulier dans le domaine du climat méditerranéen. *Bull. Serv. carte phytogéogr.*, série B, 4 (2) : 95-118.
- BAUDIÈRE, A., J. SIMONNEAU & P. SIMONNEAU, 1973. Contribution à l'étude de la végétation halophile de la plaine du Roussillon. Labo. de Bot. méditerranéenne et pyrénéo-alpine, Perpignan : 162 p.
- BERNSTEIN, E. & H.E. HAYWARD, 1958. Physiology of salt tolerance. *A. Rev. Pl. Physiol.*, 9 : 25-47.
- BINET, P., 1961. Les phanérogames du bord de mer. *Pennar Bed*, 3 (25) : 33-41.
- BOUCAUD, J., 1972. Caractéristiques éco-physiologiques et aspects particuliers du métabolisme azoté de deux écotypes de *Suaeda maritima* (L.) Dum. (*S. m. macrocarpa*, Moq. et *S. m. flexilis*, Focke) en relation avec leur halophilie. *Thèse Doc. Etat, Caen*, A.O. 6563 : 207 p.
- BOUTEYRE, G., 1964. Les basses plaines de Marsillargues de part et d'autre de l'ancien lit du Vidourle (de Tamariguière au Pont du Lièvre). Etude pédologique de détail. Note de présentation. C.N.A.R.B.R.L., Nîmes : 11 p. ronéo.
- BRAUN-BLANQUET, J. & Cl. de RAMM, 1957. Les prés salés du Languedoc méditerranéen. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 27 : 5-43.
- BRAUN-BLANQUET, J., N. ROUSSINE & R. NÈGRE, 1952. Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. C.N.R.S., Paris : 297 p.
- CHAPMAN, V.J., 1954. The influence of salts upon terrestrial halophytes. 8^e congrès international de Botanique, Paris, sect. 7 : 194-200.
- CHAPMAN, V.J., 1960. Salt marshes and salt deserts of the world. Leonard Hill (Books) Lond. : 292 p.
- CHAPMAN, V.J., 1974. Salt marshes and salt deserts of the world. 2^e éd. Verlag von J. Cramer : 392 p.
- CORRE, J.-J., 1961 et 1962. Une zone de terrains salés en bordure de l'étang de Manguio. Etude du milieu et de la végétation. *Bull. Serv. carte phytogéogr.*, série B, 6 (2) : 105-151 et 7 (1) : 9-48.
- CORRE, J.-J., 1971 (paru en 1976). Etude d'un massif dunaire le long du littoral méditerranéen. Structure et dynamique du milieu et de la végétation. Coll. phytosocio. I. Dunes. Paris 1971. Cramer éd. : 201-224.
- CORRE, J.-J. & J.-A. RIOUX, 1969. Recherches phytoécologiques sur les milieux psammiques du littoral méditerranéen français. *Oecol. Plant.*, 4 (2) : 177-194.
- DUBOUL-RAZAVET, Ch., 1956. Contribution à l'étude géologique et sédimentologique du delta du Rhône. *Thèse de doctorat d'Etat, Paris*, 234 p.
- DUVIGNEAUD, J., 1967. Flore et végétation halophiles de la Lorraine orientale (dépt. Moselle, France). *Mém. Soc. r. bot. Belg.*, 3, 122 p.
- ELGABALY, M.M. & N.M. NAGUIB, 1965. Effect of depth and salt concentration of ground water on salinization of soil. *Agrokém. Talajt.*, suppl. 14 : 369-376.

- ERIKSSON, E., 1958. Le climat chimique et les sols salins dans la zone aride. Recherches sur la zone aride. Climatologie. Compte rendu de recherches. U.N.E.S.C.O., Paris : 163-198.
- FLAHAULT, Ch. & P. COMBRES, 1894. Sur la flore de la Camargue et des alluvions du Rhône. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 41 : 37-58.
- GALTIER, G., 1958. La côte sableuse du Golfe du Lion. *Bull. Soc. languedoc. Géogr.*, 29 : 149-416.
- GODRON, M., Ph. DAGET, L. EMBERGER, G. LONG, E. LE FLOC'H, J. POISSONET, Ch. SAUVAGE & J.P. WACQUANT, 1968. Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. C.N.R.S., Paris, 292 p.
- GOUNOT, M., 1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson et Cie, Paris, 314 p.
- GREENWAY, H., 1962 (a). Plant response to saline substrate. I. Growth and ion uptake of several varieties of *Hordeum* during and after sodium chloride treatment. *Aust. J. biol. Sci.*, 15 (1) : 16-38.
- GREENWAY, H., 1962 (b). Plant response to saline substrate. II. Chloride sodium and potassium uptake and translocation in young plants of *Hordeum vulgare* during and after a short sodium chloride treatment. *Aust. J. biol. Sci.*, 15 (1) : 39-57.
- HAYON, J.C., 1968. Recherches phytocéologiques sur les marais salés de la Lorraine. *Thèse Doctorat Etat, Nancy*, 210 p.
- HEKKING, W.H.A., 1960. Un inventaire phytosociologique des dunes de la côte méditerranéenne française entre Carnon et le Grau-du-Roi. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, série C, 62 (5) : 518-532.
- HELWANI, H., 1971. Contribution à l'étude de l'activité biologique des sols salés littoraux. *Thèse Docteur-Ingénieur, Montpellier*, C.N.R.S. n° A.O. 5930 : 89 p.
- HEURTEAUX, P., 1969. Recherches sur les rapports des eaux souterraines avec les eaux de surface (étangs, marais, rizières), les sols halomorphes et la végétation en Camargue. *Thèse Doctorat Etat, Montpellier*, 226 p. ronéo.
- HEURTEAUX, P., 1971. Etude expérimentale de l'évaporation en Camargue. 1^{re} partie : L'évaporation des surfaces d'eau libre. Centre d'écologie de Camargue (Le Sambuc) : 20 p. ronéo.
- JALIS, A., 1965. Etude d'écologie dynamique, spécialement de l'enracinement, de quelques espèces halophiles et psammophiles des dunes maritimes du littoral languedocien. *Thèse spécialité, Montpellier*, 111 p. ronéo.
- JOFFE, S.J., 1949. Pedology. Pedology publications. New Brunswick, 2^e édit., 662 p.
- KOVDA, V.A., 1961. Principles of the theory and practice of reclamation and utilization of saline soils in the arid zones. Les problèmes de la salinité dans les régions arides. Actes du colloque de Téhéran. U.N.E.S.C.O., Paris : 201-213.
- KOVDA, V.A., V.V. EGOROV & N.S. HILLS, 1967. Landscapes in relation to irrigation, drainage and salinity. In International source-book on irrigation and drainage of arid lands in relation to salinity and alkalinity. F.A.O./U.N.E.S.C.O., draft edition : 218-245.

- KUHNHOLTZ-LORDAT, G., 1929. Essai de géographie botanique sur les dunes du Golfe du Lion. Les Presses Universitaires de France, Paris, 307 p.
- LAPORTERIE, J.M., 1968. Etude des quarts de mappe « Cabane de Salaison » 1 et 3 (13-27 n 1 et 3) et « La Castellone » (13-27 b 1). C.N.A.R.B.R.L., Nîmes : 9 p. ronéo.
- MARGAT, J., 1961. Les eaux salées au Maroc. Les problèmes de la salinité dans les régions arides. Actes du colloque de Téhéran. U.N.E.S.C.O., Paris : 91-104.
- MASSOUMY, A.M., 1968. Etude expérimentale sur le mécanisme du mouvement capillaire de l'eau et des sels solubles dans le sol (Influence des rapports cationiques des solutions et des textures sur le processus d'alcalisation). *Thèse Docteur-Ingénieur, Paris*, 120 p. ronéo.
- MEIRI, A. & J. SHALHEVET, 1973. Pepper plant response to irrigation water quality and timing of leaching. Physical aspects of soil water and salts in ecosystems. Ecological studies 4. Hadas A. et coll. édit. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York : 421-430.
- MOLINIER, R. & G. TALLON, 1965. Etudes botaniques en Camargue. I. La Camargue pays de dunes. II. Vers la forêt en Camargue. *Terre Vie*, 1965 (1-2) : 1-192.
- MOLINIER, R. & G. TALLON, 1968. Friches et prairies de Camargue. *Terre Vie*, 1968 (4) : 423-457.
- MOLINIER, R. & G. TALLON, 1970. Prodrôme des unités phytosociologiques observées en Camargue. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 30 : 5-110.
- MOLINIER, R., J. VIANO, C. LEFORESTIER & J.P. DEVAUX, 1964. Etudes phytosociologiques et écologiques en Camargue et sur le plan du Bourg. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 36 : 1-100.
- MONEM BALBA, A. & M.F. SOLIMAN, 1969. Salinization of homogeneous and layered soil columns due to upward movement of saline ground water and its evaporation. *Agrochimica*, 13 (6) : 542-550.
- Munsell Color Company, Inc, 1954. Munsell Soil Color Charts. Baltimore 18, Maryland, U.S.A.
- NICHABOURI, A., 1967. Recherches écologiques sur les *Arthrocnemum* de France et en particulier sur leur appareil racinaire. *Thèse Docteur-Ingénieur, Montpellier*, 247 p. offset.
- NICHABOURI, A. & J.-J. CORRE, 1970. Comportement de l'appareil racinaire d'*Arthrocnemum fruticosum* (L.) Moq. et *A. glaucum* (Del.) Ung. Stern. en relation avec les conditions du milieu halomorphe littoral. *Oecol. Plant.*, 5 (1) : 69-86.
- PIGNATTI, S., 1959. Développement du sol et de la végétation sur la plage de Carnon (Languedoc). *Delpinoa*, 12 : 69-98.
- RAHEJA, P.C., 1966. Aridity and salinity (A survey of soils and land use). In Salinity and Aridity. New approaches to old problems. Boyko H. édit., Dr W. Junk publishers. La Haye : 43-130.
- RAINS, D.W. & E. EPSTEIN, 1965. Transport of sodium in plant tissue. *Science, U.S.A.*, 148 (3677) : 1611.
- REPP, G., 1964. L'écophysologie des halophytes au niveau cellulaire. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, 10 (4) : 209-226.

- RICHARDS, L.A. & coll., 1954. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. U.S. Dept of Agric., Handbook n° 60, 160 p., Richards éd.
- SAUVAGE, Ch., 1961. Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines. *Trav. Inst. scient. chérifien*, série Bot., **21**, Rabat, 462 p.
- SAUVAGE, Ch., 1964. Le quotient pluviothermique d'Emberger, son utilisation et la représentation géographique de ses variations au Maroc. *Annls Serv. Phys. Globe Mét., Casabl.*, **20** : 11-23.
- SCHOELLER, H., 1962. Les eaux souterraines. Masson et Cie, Paris, 642 p.
- SERVANT, J., 1974. Sur le rôle des cristaux de chlorure de sodium dans la genèse d'une structure poudreuse à la surface de certains sols salés. *C.r. hebd. Séance Acad. Sci. Paris*, **278**, D : 589-591.
- SERVANT, J., 1975. Contribution à l'étude pédologique des terrains halomorphes. L'exemple des sols salés du Sud et Sud-Ouest de la France. *Thèse doctorat Etat, Montpellier*. C.N.R.S. n° A.O. 10856.
- SERVANT, J. & T. CHOHAN, 1971. Sur les sols sodiques de Camargue. Variations saisonnières de la salinité des sols et des nappes : premiers résultats. *Bull. Ass. fr. Etude Sols*, **1971** (6) : 23-31.
- SERVANT, J. & E. SERVAT, 1966. Introduction à l'étude des sols salés littoraux du Languedoc-Roussillon. *Annls agron.*, **17** (1) : 53-73.
- SIGMOND, A.A.J. de, 1928. The classification of alkali and salty soils. *First intern. Cong. soil Sci. Proc.*, **1927** (1) : 330-344.
- SIMONNEAU, P., 1966. La teneur en sel de l'atmosphère marine sur le littoral languedocien. Influence sur les résineux. 9 p. dactylo.
- SIMONNEAU, P., 1966. Les niveaux écologiques. Observations de la campagne 1965-1966. Entente interdépartementale pour la démoustication. 8 p. ronéo.
- STROGONOV, B.P., 1962. Physiological basis of salt tolerance of plants (as affected by various types of salinity). *Akad Nauk S.S.S.R.* Traduit du russe : Israël Progr. Sci. Transl., Jerusalem, 1964, 279 p.
- TALLON, G., 1930 à 1959. Observations botaniques. Actes de la Réserve de Camargue.
- STOCKER, O., 1928. Das Halophytenproblem. *Ergebn. Biol.*, **3** : 265-353.
- WASEL, Y., 1972. Biology of halophytes. Academic Press, New-York and London, 395 p.
- WARMING, E. & M. VAHL, 1909. Oecology of plants. Clarendon Press, Oxford, 422 p.
- YAALON, D.H., 1963. On the origin and accumulation of salts in ground water and in soils of Israel. *Bull. Res. Coun. Israel*, **11 G** : 105-131.
- ZARZYCKI, K., 1961. Etude sur la végétation des dunes anciennes en Petite Camargue. *Acta Soc. Bot. Pol.*, **30** : 577-610.
- ZITTI, R., 1938. Recherches sociologiques sur le *Molinietum mediterraneum* de la plaine languedocienne. Comm. 66, S.I.G.M.A., Montpellier, 49 p.

Reçu le 9 décembre 1976

ANNEXE I

Tableau des correspondances entre les valeurs de la conductivité à diverses températures et la salinité exprimée en sels solubles totaux

Conductivité en mmhos/cm			Salinité en g/l	Classification des eaux saumâtres
à 18°C	à 20°C	à 25°C		
1	0,9	0,9	0,5	eau douce 0,6 g/l
4	3,8	3,4	2	oligohaline
8	7,6	6,9	5	5,8 g/l
10	9,6	8,6	7	β mésohaline 9,7 g/l
20	19,1	17,2	15	α mésohaline 19,5 g/l
30	28,7	25,8	23	polyhaline
40	38,2	34,4	32	32 g/l
50	47,8	43,1	41	euhaline 43 g/l
60	57,4	51,7	51	
70	66,9	60,3	61	
80	76,5	68,9	71	
90	86,0	77,5	81	
100	95,6	86,1	91	
110	105,2	94,7	102	hyperphaline
120	114,7	103,3	112	
130	124,3	110,0	123	
140	133,8	120,6	134	
150	143,4	129,2	145	

Remarque. — La correspondance entre salinité et conductivité électrique des solutions a été établie à partir de mesures simultanées de salinité et de conductivité dans différentes stations : $\log(\text{conductivité à } 18^\circ\text{C}) = 0,8798 \log(\text{salinité g/l}) + 0,2752$; $r = 0,9927$ pour $ddl = 70$, elle varie selon la nature des sels en solution, aussi les indications de ce tableau doivent être considérées comme des ordres de grandeur. La classification des eaux saumâtres s'inspire des recommandations du Symposium sur les eaux saumâtres (1959).

PLANCHE I

*Vue générale de la coupe de Salin de Badon
lors d'un hiver particulièrement sec.*

On distingue les batteries de tubes piézométriques permettant de prélever des échantillons d'eau à différentes profondeurs. La clôture délimite la zone où seront faites les mesures sur la végétation. A l'arrière plan, un limnigraphe permet d'enregistrer en continu les variations du niveau de la nappe.

Du premier plan, à l'arrière plan, l'enclos traverse le faciès à *Aeluropus littoralis*, puis le faciès à *Arthrocnemum glaucum*, du groupement à *Salicornia radicans*. Les autres faciès ne sont pas perceptibles.

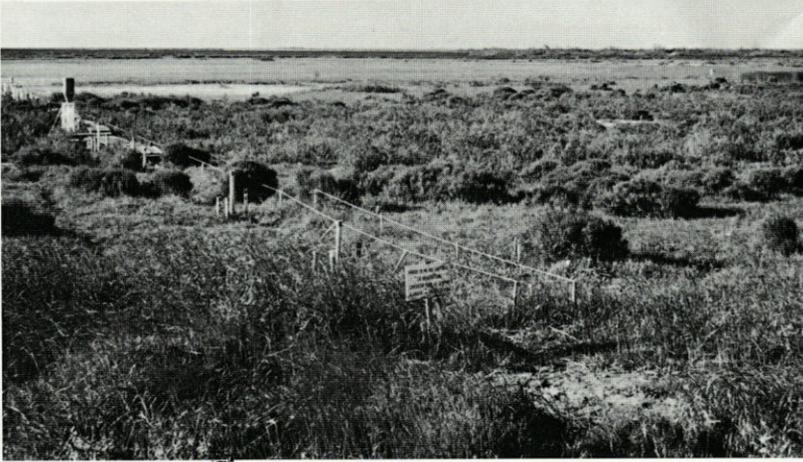
PLANCHE II

*Vue partielle de la station de la Figueirasse,
prise depuis le sommet de la dune.*

Le plan d'installation est similaire à celui de Salin de Badon. On distingue les batteries de tubes piézométriques, l'enclos pour l'étude linéaire de la végétation et, à l'arrière plan, le limnigraphe. Les caisses disposées parallèlement à la station servent à des études conjointes sur l'entomofaune.

Au premier plan : le *Crucianelletum maritimi*, faciès sec; en contrebas, marqué par des touffes plus sombres de *Juncus acutus*, on distingue le *Schoeneto-Plantaginetum crassifoliae*. Plus loin, la végétation clairsemée correspond au *Salicornietum radicans*.

La photo ayant été prise en juin 1970, la baisse est à sec.





***HEMISEMIDALIS PALLIDA* Withycombe**
***CONIOPTERYX ATLASENSIS* Meinander**
DOS NUEVOS NEUROPTEROS
PARA LA FAUNA EUROPEA (PLANIPENNIA)

por Victor V. MONSERRAT

Departamento de Zoología, Facultad de Biológicas,
Universidad Complutense, Madrid 3, España

ABSTRACT

This paper gives the first report of the species *Hemisemidalis pallida* (Withycombe, 1924) and *Coniopteryx atlansis* Meinander 1963 in Europe (Insecta, *Planipennia*, Coniopterygidae). A study of the geographical distribution is also given.

La distribución geográfica de muchas de las especies de coniopterígididos, presenta frecuentemente grandes lagunas, debido principalmente a que estos insectos no son fáciles de coleccionar y en ocasiones faltan aún muchas zonas por muestrear e ir de este modo rellenando los espacios en blanco que aparecen sobre sus mapas de distribución geográfica.

Entre los coniopterígididos que he coleccionado últimamente, he encontrado algunos ejemplares pertenecientes a dos especies no encontradas hasta el momento en Europa. Se trata de *Hemisemidalis pallida* (Withycombe 1924) y *Coniopteryx atlasensis* Meinander 1963.

Ambas especies presentan una distribución geográfica que acompaña a las zonas desérticas que sirven de límite meridional

de la región paleártica: Norte de Africa, Asia Menor y Asia Central. Estas dos especies se han capturado en diferentes localidades de la zona central de la Península Ibérica, caracterizadas por su climatología extremadamente seca. Fitológicamente, las plantas que abundan en estas zonas son bosques de *Quercus ilex* y otras plantas adaptadas a la xericidad ambiental y propias de la región mediterránea.

Es probable que aparezcan nuevas capturas de estas especies en otras localidades de la Península Ibérica e incluso en otras zonas europeas de influencia mediterránea.

A continuación doy la historia de las especies citadas exponiendo su actual estado de conocimiento.

Hemisemidalis pallida fué descrita por WITHYCOMBE en 1924 basándose en un ejemplar colectado a la luz en marzo de 1923 por C. B. WILLIAMS cerca de El Cairo (Egipto). Su autor la incluyó en el género *Parasemidalis* Enderlein 1905.

Años despues, MEINANDER (1963) describe *Parasemidalis tamaricis* a partir de cinco ejemplares colectados en febrero de 1961 sobre *Tamarix*. Esta especie, resultó ser sinónima de la anterior. Este mismo autor, describe la hembra de *H. pallida*, mencionándola por error como hembra de *Parasemidalis longipennis* Tjeder 1957. Esta hembra fué colectada en abril de 1964 por Kaisila en Wadi Halfa (Sudán) y publica sus caracteres de morfología y de genitalia en 1965.

Parecía por tanto que esta especie presentaba una distribución nord-africana, hasta que ASPÖCK & ASPÖCK 1965 b la citan, incluída en el género *Parasemidalis* en Afganistán, Iran e Irak, tras haber estudiado numerosos ejemplares colectados en mayo y junio de 1963 por KASY y VARTIAN, en diferentes localidades de estos tres paises.

MEINANDER (1969) la cita también incluída en el género *Parasemidalis* en Mongolia, al estudiar el material colectado por la expedición zoológica que la Academia de Ciencias de Rusia, realizó en 1967 a la República popular de Mongolia.

Este autor en 1971 cita numerosos ejemplares colectados igualmente en Mongolia, algunos de los cuales, habían sido colectados sobre *Haloxylon*.

Igualmente MEINANDER en 1972 a, cita nuevas capturas en las zonas rusas de Kazakhstan, Uzbekistan y Mongolia, recopilando así mismo todos los datos sobre la distribución geográfica de la especie que nos ocupa, la cual es incluída en el género *Hemisemidalis* que él crea, haciéndola su especie tipo.

Este mismo año, MEINANDER (1972) en su estudio sobre los

coniopterigidos de Mongolia, da para esta especie una distribución geográfica asociada a los desiertos meridionales de la región paleártica y aporta nuevas capturas realizadas en Mongolia, algunas de las cuales se practicaron sobre *Ephedra*.

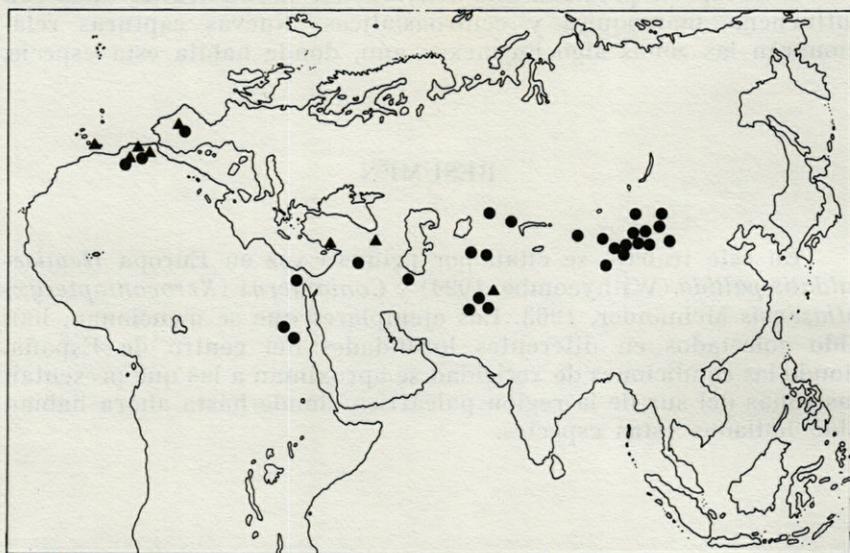
Ultimamente, ASPÖCK & ASPÖCK 1973 mencionan nuevas y abundantes capturas realizadas en Mongolia, algunas de las cuales se practicaron sobre *Ephedra*, *Caragana* y *Lasiagrostis*.

Las capturas que yo he realizado han sido efectuadas mediante trampas de luz filamento en la localidad madrileña de Alpedrete (930 m) el 28. VII. 1975 ♂ y 15. VIII. 1976 ♂. Estas capturas representan una novedad para la fauna europea, siendo probable que aparezcan nuevos datos y capturas en la Península Iberica u otras zonas xéricas del continente europeo.

Coniopteryx (*Xeroconiopteryx*) *atlasensis* fué descrita por MEINANDER (1963) a partir de ejemplares colectados en Marruecos sobre *Juniperus* y *Tamarix* en 1961.

Posteriormente ASPÖCK & ASPÖCK 1965 a, describen *Coniopteryx vartianorum*, basándose en un ejemplar colectado en 1963 por KASY y VARTIAN en Nuristan (Afganistán). Esta especie resultó ser sinónima de la primera. Estos autores en 1965 b vuelven a mencionar esta cita.

KIS en 1969 la incluye al describir el género *Aspoeckiana* en



MAPA n° 1. — Distribución geográfica aproximada de *Hemisemidalis pallida* (círculos) y *Coniopteryx atlasensis* (triángulos).

él y la menciona del norte de Africa. Así mismo incluye en este subgénero *Coniopteryx vartianorum* mencionándola de Asia Menor.

En su monografía sobre Coniopterygidae MEINANDER (1972) recopila datos y tras estudiar abundante material, la menciona en Marruecos, Afganistán y en El Gran Tarajal (Fuerteventura, Islas Canarias).

La primera cita que disminuiría en parte esta discontinuidad geográfica entre los ejemplares colectados en Canarias y Marruecos con los capturados en Afganistán, la da GEPP en 1974 al coleccionar numerosos ejemplares en Turquía, algunos sobre *Pinus sp.*

Los ejemplares que he colectado en la Península Ibérica representan las capturas más boreales y como se ha indicado, son las primeras de Europa.

Se trata de dos ejemplares colectados a la luz en Alpedrete (Madrid) el 2.VII.1975 ♂ y el 25.VII.1975 ♂ y de otros dos colectados sobre encinas (*Quercus ilex*) en Casa Quemada (Madrid, 740 m.) el 7.V.1976 y en El Pardo (Madrid, 700 m.) el 22.V.1976. Ambos también machos.

Estas son las primeras capturas que de esta especie se practican en Europa y como en la especie estudiada anteriormente, es probable que aparezcan nuevas capturas en otros puntos del sur de Europa.

Esta especie presenta una distribución circunmediterránea con influencias marroquíes y centroasiáticas. Nuevas capturas relacionarán las zonas algo inconexas aún, donde habita esta especie.

RESUMEN

En este trabajo se citan por primera vez en Europa *Hemisemidalis pallida* (Withycombe, 1924) y *Coniopteryx (Xeroconiopteryx) atlasensis* Meinander, 1963. Los ejemplares que se mencionan, han sido colectados en diferentes localidades del centro de España, donde las condiciones de xericidad se aproximan a las que presentan las zonas del sur de la región paleártica, donde hasta ahora habían sido halladas estas especies.

RÉSUMÉ

Dans ce travail, l'auteur donne la première signalisation d'*Hemisemidalis pallida* (Withycombe 1924) et de *Coniopteryx pallida* (*Xeroconiopteryx*) *atlasensis* Meinander 1963 pour la faune européenne et fait une étude de la distribution géographique de ces espèces.

BIBLIOGRAFIA

- ASPÖCK, H. & ASPÖCK, U., 1965 a. Vorläufige Mitteilung über die Coniopterygiden Vorder-Asiens (Neuroptera). *Ent. Nachr.*, **12** : 17-23.
- ASPÖCK, H. & ASPÖCK, U., 1965 b. Die Neuropteren Vorderasiens. I. Coniopterygidae. *Beitr. naturk. Forsch. Südw-Dtl.*, **24** : 159-181.
- ASPÖCK, H. & ASPÖCK, U., 1973. Untersuchungen über die Coniopterygiden der Mongolei (Insecta, Planipennia). *Reichenbachia*, **14** (NR 32) : 249-268.
- ENDERLEIN, G., 1905. Klassifikation der Neuropteren-Familie Coniopterygidae. *Zool. Anz.*, **29** : 225-227.
- GEPP, J., 1974. Beitrag zur Kenntnis der Neuropteren der Türkei. *Ent. Ber. Amst.*, **34** : 102-104.
- KIS, B., 1969. Genul *Coniopteryx* CURT. (Neuroptera) în România. *Comunle Zool.*, **11** a : 35-41.
- MEINANDER, M., 1963. Coniopterygidae (Neuroptera) from Morocco. *Notul. ent.*, **43** : 92-109.
- MEINANDER, M., 1965. Coniopterygidae (Neuroptera) from the Sudan. *Notul. ent.*, **45** : 65-72.
- MEINANDER, M., 1969. Coniopterygidae from Mongolia (Neuroptera). *Notul. ent.*, **49** : 7-10.
- MEINANDER, M., 1971. Coniopterygidae from Mongolia II (Neuroptera). *Notul. ent.*, **51** : 41-44.
- MEINANDER, M., 1972 a. A revision of the Family Coniopterygidae (Planipennia). *Acta Zool. fenn.*, **136** : 357 pp.
- MEINANDER, M., 1972 b. Coniopterygidae from Mongolia III (Neuroptera). *Notul. ent.*, **52** : 127-138.
- TJEDER, B., 1957. Neuroptera-Planipennia. The lace-wings of southern Africa. I. Introduction and families Coniopterygidae, Sisyridae and Osmylidae. *S. Afr. animal Life*, **6** : 95-188.
- WITHYCOMBE, C.L., 1924. On two new species of Coniopterygidae (Neuroptera) from Egypt. *Bull. Soc. ent. Egypte*, **16** : 140-151.

Reçu le 14 avril 1977

***PHALACROLINUS MONSERRATI* n.sp.,**
IMAGO Y LARVA.
UNA INTERESANTE MUTACION Y CITA
DE ESTAFILINIDOS (COL. STAPHYLINIDAE).

por Raimundo OUTERELO

*Catedra de Zoología de Artrópodos, Facultad de Biología, Universidad
Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria, Madrid 3, España*

ABSTRACT

Description of a new species, *Phalacrolinus monserati*, imago y larva and of a mutation, *Pragabrius* (s. str.) *fulvipes* mut. *nigripennis*, both from the Sierra de Guadarrama, Madrid (Spain). Localization in the Sierra de Gredos of *Euasthetus ruficapillus* Lac., formerly only known from the Pyrenees.

En las últimas recogidas de material, realizadas para el estudio de los Estafilínidos de la Sierra de Guadarrama y particularmente en un tronco hueco me encontré con un ejemplar de *Phalacrolinus*, que inicialmente por tratarse de una hembra la determiné como la *Ph. glaber* Grav. Pero en unas posteriores recogidas aparecieron machos que al estudiar sus edeagos, resultaron ser completamente diferentes de aquella especie considerando por tanto que debe tratarse de una buena especie, la *Phalacrolinus monserati* n. sp.

Entre ejemplares típicos de *Paragabrius* (s. str.) *fulvipes* (F.), aparecieron unos machos de élitros completamente negros, que me llamaron extraordinariamente la atención y al estudiarlos más detalladamente llegué a la conclusión de que se debe tratar de una

simple mutación, por razones que más adelante indico, la *P.* (s. str.) *fulvipes* mut. *nigripennis* nova.

Finalmente entre el material cedido por el acarólogo Prof. L. S. SUBIAS hallé una pareja, que según he podido determinar se trata de la especie, *Euasthetus ruficapillus* Lac., constituyendo por ello una cita importante para España.

PHALACROLINUS MONSERRATI n. sp., imago

Pl. I. — Fig. 1 a 4

Long. 7-7.5 mm, negro, con los élitros anaranjados con una banda oblonga negruzca a los lados del escutelo, antenas, palpos y patas rojizo-parduzco. Por encima es muy brillante. Cabeza y pronoto con una microreticulación transversal muy fina, más marcada en las sienas y los lados respectivamente, siendo extremadamente marcada en el abdomen, en mallas transversales.

Cabeza ligeramente convergente hacia delante, tan larga como ancha sin las piezas bucales. Surcos oculares bien marcados, oblicuos hacia atrás, alcanzando casi los frontales que también son bien patentes. Sienas unas dos veces el diámetro del ojo. Puntuación muy escasa, solamente existente en los lados desde los ojos hasta los ángulos temporales, los cuales son muy redondeados.

Pronoto más largo que ancho, oblongo, ligeramente estrechado detrás, y tan ancho como la cabeza. Dos series de puntos discales de 8-9 puntos, regulares y dos laterales en báculo de 8-9 puntos también regulares.

Élitros tan largos como el pronoto, ensanchándose hacia atrás, siendo en ese punto más anchos que el pronoto. Puntuación siempre formada por tres líneas bien marcadas, una sutural, una discal y la otra humeral, en toda la longitud del élitro, existiendo asociadas o entre ellas otras más pequeñas, incompletas e irregulares.

Escutelo grande, negro muy reticulado transversalmente. Borde posterior del terguito propigial con membrana blanquecina. Terguito pigial anchamente lobulado de lado a lado, en medio círculo por lo que los ángulos posteriores laterales son muy marcados. Su borde interno esta enteramente guarnecido de un peine de 80-90 espinas muy apretadas, perpendiculares a la superficie del terguito.

Edeago con parámetros bien desarrollados más o menos circulares y pubescentes. Cápsula ovoide con base apuntada, muy

desarrollada, dos veces más larga que ancha. La chapaleta muy grande, arriñonada, ocupando toda la anchura de la cápsula. Saco interno más largo que la cápsula, doblándose al final hacia la parte distal, siendo en esta zona muy fino. Al nivel de la chapaleta presenta un enrollamiento sobre sí mismo a partir del cual se engruesa enormemente, hasta el nivel del poro proximal, en donde se dobla hacia la parte inferior y haciéndose otra vez fino. Todo él está cubierto de escamas negras, pequeñas bastante apretadas, estando en la zona del poro distal dispuestas en filas oblicuas, dando aspecto de ser largas espinas. En la zona más ancha entre el poro proximal y la chapaleta, presenta una serie de cinco fuertes espinas oblicuas, no muy grandes, seguida de otra serie de unas tres decrecientes en tamaño, menos patentes.

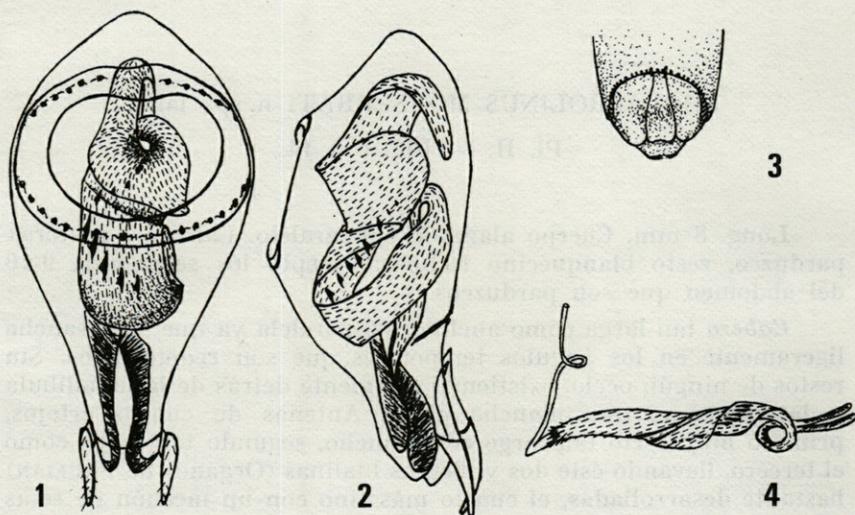


FIG. 1 y 2. — Edeago, en vista dorsal y del lado izquierdo de *Phalacrolinus monserati* n. sp.

FIG. 3. — Extremo dorsal del segmento pigdial y genital de *Phalacrolinus monserati* n.sp. ♂.

FIG. 4. — Saco interno no desinvaginado del edeago de *Ph. monserati* n.sp.

Hembra con el mismo aspecto general que el macho, con cabeza ligeramente más estrecha, pronoto más paralelo y terguito pigdial normal sin lobulación ni espinas.

La descripción de esta especie está realizada en el estudio de 15 ejemplares: 1 ♀ del 24-V-75; 2 ♂ y 3 ♀ del 7-V-76; 1 ♂ y 8 ♀ del 7-VI-76, recogidos en un fresno (*Fraxinus excelsior* L.) hueco, en San Lorenzo del Escorial en la Sierra de Guadarrama (Madrid), en un robledal-fresnedal, a unos 1100 m. de altitud.

En dicho árbol había una gran colonia de hormigas del género *Lasius fuliginosus* Latr. (F.J. Acosta det.) y una reducida de *Euponera coarctata* Mayr.

Por la forma de la cápsula del edeago y tamaño de su chapaleta se aproxima a la especie *P. laevissimus* Reitter, de Transcaucasia y se diferencia principalmente de la única especie europea occidental, la *P. glaber* Gravh. (COIFFAIT, H., 1972, p. 216), por tener el extremo basal de la cápsula apuntado, no redondeado; chapaleta muy desarrollada, arriñonada, no circular y pequeña; saco interno mucho más grueso y largo y no con dos vueltas de muelle, entre otros.

Esta especie esta dedicada al especialista en Neurópteros, el Prof. V. MONSERRAT.

PHALACROLINUS MONSERRATI n. sp., larva

Pl. II. — Fig. 5 a 14

Long. 8 mm. Cuerpo alargado subparalelo. Cabeza y protórax parduzco, resto blanquecino lechoso, excepto los segmentos 9-10 del abdomen que son parduzcos.

Cabeza tan larga como ancha, casi paralela ya que se ensancha ligeramente en los ángulos temporales que son redondeados. Sin restos de ningún ocelo, existiendo solamente detrás de la mandíbula y lateralmente, una mancha clara. Antenas de cuatro artejos, primero muy corto tan largo como ancho, segundo tan largo como el tercero, llevando éste dos vesículas hialinas (Organos de PAULIAN) bastante desarrolladas, el cuarto más fino con un mechón de setas apicales.

Mandíbulas largas, falciformes, no crenuladas en el borde interno, con un pequeñísimo artejo en la región molar.

Maxila con cardo pequeño, estipe largo, al final del cual se articula la gálea larga y delgada con tres setas en el extremo y una anteapical. Palpos de cuatro artejos, los tres primeros iguales, tercero y cuarto mucho más finos e iguales, en la base del tercero existe una apófisis, paralela y adosada al artejo. Labio con lígula cónica, estrecha, con pubescencia muy larga y fina. Palpos de tres artejos, siendo el último el más largo y el más fino.

Región frontal con un nasal muy saliente, tan largo como ancho, con once dientes anteriores, los cuatro laterales poco marcados, en conjunto formando un solo diente amplio, anteriormente

con dos largos, agudos y entre ellos uno más corto, claramente separados.

Sutura epicraneal larga, muy clara, inferiormente una gular tan larga como la epicraneal, a ambos lados de la cual y anteriormente se aprecian dos manchas oscuras que corresponden a la inserción del tentorio endocráneo.

Cuello grueso bastante largo muy marcado y lateralmente con una serie longitudinal de tres cortas sedas.

Protórax tan largo como ancho, dorsalmente dividido en dos escleritos. Inferiormente presenta un esclerito mediano triangular anteriormente, seguido de dos laterales detrás de los cuales salen las primeras patas. Setación periférica. El mesotórax y metatórax son iguales con igualmente dos escleritos dorsales y setación periférica.

Patas de cinco artejos, coxas cónicas, trocánteres cortos, fémures alargados subcilíndricos con fuertes setas en su borde interno, tibias anteriores con un peine distal externo formado por 10 espinas cortas y fuertes, todas con setación en ambos márgenes. Los tarsos largos casi rectos con dos pequeñas setas en su borde interno.

Abdomen con diez segmentos visibles, siendo el primero el más pequeño, más ancho que largo y estrangulado en su base, formados únicamente por un tergo y un esterno. Del segundo al séptimo iguales, un poco más anchos que largos. El octavo ligeramente más estrecho y más largo, noveno todavía más largo y más estrecho. Pseudópodo anal (10° segmento) muy estrecho y alargado, internamente armado con dos pares de apófisis cilíndricas cubiertas de unos cortos ganchos.

Urogonfos o cercos anales, articulados al final del octavo segmento, están formados por tres arteos, siendo el primero grande y grueso, armado con tres largas y fuertes setas apicales, el segundo muy pequeño y anular, el último muy fino 2/3 más corto que el primero y dos veces más estrecho, armado en su extremo de una larga y fuerte seta.

Descripción realizada sobre una larva muy desarrollada, que por el tamaño debe corresponder al último estadio, y otras cuatro de menor tamaño pero con idéntica configuración.

Debido a que en los tres muestreos realizados en el mismo árbol, no encontré ningún ejemplar de *Xantholininae* que no fuera el *Phalacrolinus monserratii* n. sp., no cabe duda de que estas larvas corresponden a dicha especie.

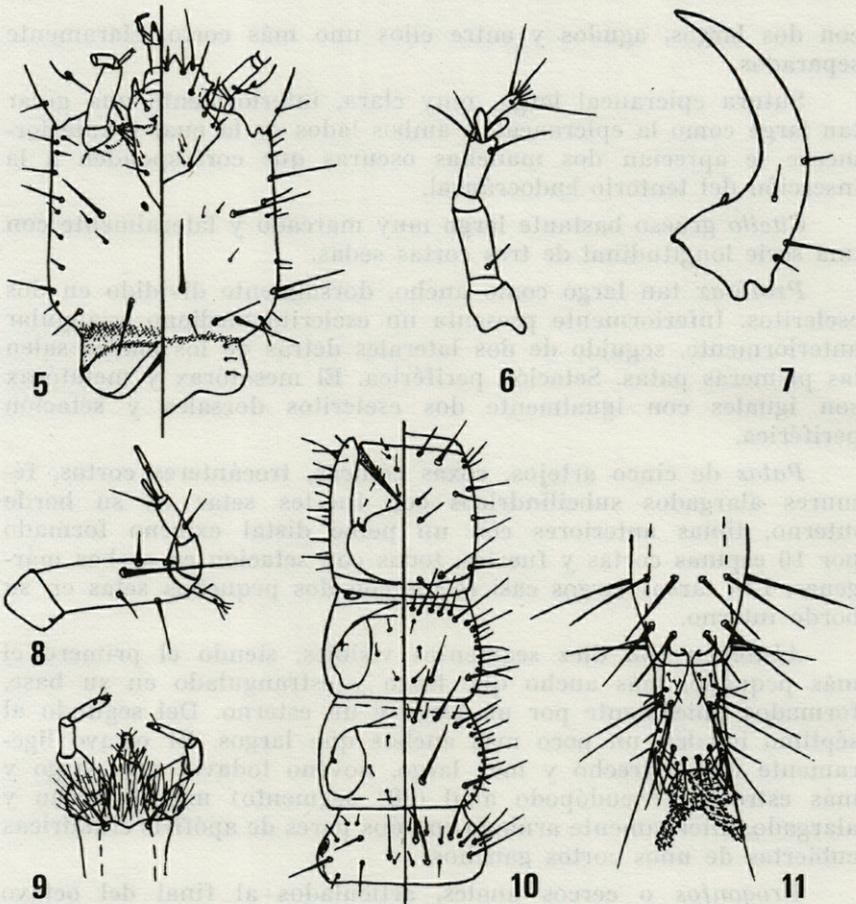


FIG. 5. — Cabeza de la larva, en la mitad derecha dorsalmente y en la izquierda ventralmente de *Ph. monserrati* n.sp.

FIG. 6, 7, 8 y 9. — Antena, mandíbula izquierda, maxila con palpo y labio de la larva de *Ph. monserrati* n.sp.

FIG. 10. — Protórax, mesotórax, metatórax y primer segmento abdominal de la larva de *Ph. monserrati* n. sp. En la mitad derecha dorsalmente y en la izquierda ventralmente.

FIG. 11. — 9º segmento abdominal, urogonfos y pseudopodo anal de la larva de *Ph. monserrati* n.sp.

PARAGABRIUS (s. str.) FULVIPES mut. NIGRIPENNIS nova

Pl. III - Fig. 15 y 16

Esta mutación presenta todos los caracteres externos y morfológicos de *Paragabrius* (s. str.) *fulvipes* var. *varipes* Mul. et Rey,

incluso en la forma del edeago, ya que superpuestos, tanto el lóbulo mediano como el parámero se aprecian únicamente pequeñas diferencias individuales dentro de una misma especie, diferenciándose solamente en el color de sus élitros que son completamente negros pez, brillantes. El material examinado es el representado en el cuadro I, de donde se destaca :

— Esta nueva mutación aparece en las cotas más elevadas, más nórdicas de la zona mejor estudiada, Sierra de Guadarrama, con mayor influencias oceánicas, como son los robledales o valles umbríos, encajados y frescos.

— Alrededor de los 1300 m. de altitud conviven las variedades de élitros rojos típica con la de élitros negros nueva, por tanto no presentan divergencias ni barreras geográficas que las separen, debiendo constituir por ello una simple variedad mutacional de élitros negros, ya que incluso geníticamente sus pequeñas diferencias son simples individualidades específicas.

Posiblemente se pueda tratar de una subespeciación altitudinal y latitudinal, por una melanización de *P. (s. str.) fulvipes* var. *varipes* Mulsant et Rey, pues por encima de las cotas donde aparece la mutación *nigripennis* nova, no se encontró la forma típica, hecho que podrá ser confirmado cuando se conozcan nuevas localizaciones o mejor se haga un estudio de segregaciones mediante crías de ejemplares.

Finalmente quiero resaltar que se tenga cuidado al utilizar las claves del género *Paragabrius* del Dr. COIFFAIT (1974, p. 88) de los

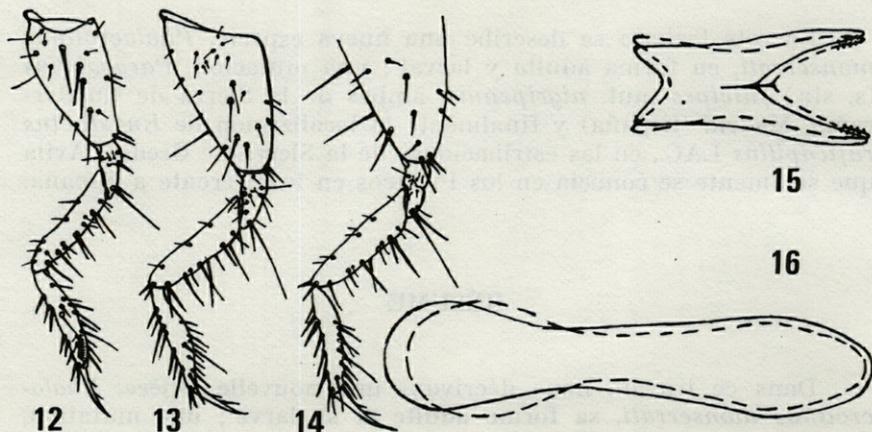


FIG. 12, 13 y 14. — Pata anterior, media y posterior de la larva de *Ph. monserati* n.sp.

FIG. 15 y 16. — Parameros y lóbulos medianos de los edeaos de las especies, *Paragabrius (s. str.) fulvipes* var. *varipes* Muls. et Rey, en línea continua y de la *P. (s. str.) fulvipes* mut. *nigripennis* nova, en línea de puntos.

caracteres morfológicos externos, pues por ellas esta mutación no encajaría en ninguna de las especies, por lo que como él mismo dice, algunas especies son tan próximas que solamente se pueden separar por el estudio del edeago, claves que se deben utilizar preferentemente.

EUASTHETUS RUFICAPILLUS Lac

Esta especie solamente estaba citada en los Altos Pirincos en el Catálogo de los Coleópteros de la Península Iberica del Rdo. D.J. M^a. de la FUENTA y MORALES, siendo localizada una pereja en un muestreo realizado en el Puerto de Tornavacas (Avila) el 21-III-76 (L. S. SUBIAS leg.), en un protosuelo en grietas de rocas graníticas a unos 1300 m. de altitud. Esta interesante localización tan meridional corresponde a las estribaciones Oeste de la Sierra de Gredos, en la Cordillera Central. Para la determinación de esta especie se utilizaron varias obras entre ellas la del Dr. PORTA (1926, p. 65).

RESUMEN

En este trabajo se describe una nueva especie, *Phalacrolinus monserrati*, en forma adulta y larval; una mutación, *Paragabrius* (s. str.) *fulvipes* mut. *nigripennis*, ambas de la Sierra de Guadarrama, Madrid (España) y finalmente la localización de *Euasthetus ruficapillus* LAC., en las estribaciones de la Sierra de Gredos, Avila que solamente se conocía en los Pirineos en lo referente a España.

RÉSUMÉ

Dans ce travail, nous décrivons une nouvelle espèce, *Phalacrolinus monserrati*, sa forme adulte et sa larve; une mutation, *Paragabrius* (s. str.) *fulvipes* mut. *nigripennis*, provenant de la Sierra de Guadarrama, Madrid (Espagne). Nous donnons également la localisation de *Euasthetus ruficapillus* Lac. : Sierra de Gredos, Avila. Cette espèce n'était connue que des Pyrénées (1300 m).

BIBLIOGRAFIA

- COIFFAIT, H., 1972. Coléoptères *Staphylinidae* de la région paléarctique occidentale. I. Généralités, sous-familles : *Kantholininae* et *Leptotyphlinae*. Suppl. *Nouv. Rev. Entomol. Toulouse*, 2 (2), 651.
- COIFFAIT, H., 1974. Coléoptères *Staphylinidae* de la région paléarctique occidentale. II. Sous-famille *Staphylininae*, tribus *Philonthini* et *Staphylinini*. Suppl. *Nouv. Rev. Entomol. Toulouse*, 4 (4), 593.
- PORTA, A., 1926. Fauna Coleopterorum Italica. II. *Staphyloidea*. Piacenza, 405 p.

Reçu le 21 juillet 1976

	<i>P. fulvipes</i> var. <i>fulvipes</i> (F.)	<i>P. fulvipes</i> var. <i>varipes</i> Muls. et Rey	<i>P. fulvipes</i> mut. <i>nigripennis</i> nova.
Ontigola 550 m. Madrid, 13-IV-75 L. Gil leg.	1 ♀		
Sierra de Cazorla Jaén, 25-VI-75, 1 300 m. R. Outerelo leg.		1 ♂	
Pant. de Jarosa 1 100 m. Madrid, 20-VII-73 L.S. Subias leg.		2 ♀	
Los Molinos 1 100 m. Madrid, 9-VI-74 R. Outerelo leg.		8 ♀	
Los Molinos 1 100 m. Madrid, 7-IX-75 R. Outerelo leg.		1 ♀	
El Paular 1 100 m. Madrid, 15-V-73 F. Novoa leg.		1 ♂, 1 ♀	
Punt. de la Cantina Segovia, 20-V-76 R. Outerelo leg. 1 300 m.		6 ♂, 6 ♀	
Punt. de la Cantina Segovia, 12-VI-76 R. Outerelo leg. 1 300 m.		1 ♂, 1 ♀	
S. Rafael 1 250 m. Segovia, 18-VI-76 R. Outerelo leg.		1 ♂, 4 ♀	
El Espinar 1 300 m. Segovia, 18-VI-76 R. Outerelo leg.		1 ♀	
S. Idelfonso 1 200 m. Segovia, 4-IX-53 C. Marin leg.		1 ♂	

	<i>P. fulvipes</i> var. <i>fulvipes</i> (F.)	<i>P. fulvipes</i> var. <i>varipes</i> Muls.et Rey	<i>P. fulvipes</i> mut. <i>nigripennis</i> nova.
La Acebeda 1300 m. Madrid, 29-VI-76 R. Outerelo leg.		2 ♂, 1 ♀	
La Acebeda 1300 m. Madrid, 13-V-75 R. Outerelo leg.		2 ♂, 3 ♀	1 ♂
Robregordo 1300 m. Madrid, 23-II-75 R. Outerelo leg.			1 ♂
Pt° de Canencia 1400 m. Madrid, 15-XI-71 F. Novoa leg.			1 ♀
B. Navacerrada 1500 m. Madrid, 28-III-76 R. Outerelo leg.			1 ♂
Punt. de la Acena 1300m. Madrid, 31-III-76 R. Outerelo leg.			1 ♀
Pt° de Cotos 1850 m. Madrid, 30-VI-77 R. Outerelo leg.			1 ♀
Pt° de Morcuera 1300 m. Madrid, 24-VI-77 R. Outerelo leg.		4 ♂, 11 ♀	
Pinar Valsain 1300 m. Segovia, 19-VII-77 R. Outerelo leg.		2 ♂	
Seoane del Caurel 300 m. Lugo, 8-VII-70 J. Vives leg.		1 ♂	

**DISTRIBUTION, ÉCOLOGIE ET NID DE LA FOURMI
CATAGLYPHIS CURSOR FONSCOLOMBE
HYMÉNOPTÈRES FORMICIDAE**

par Henri CAGNIANT

Laboratoire d'Entomologie, U.P.S., Toulouse

ABSTRACT

In France, *Cataglyphis* is a thermophilous and xerophilous ant, found in the Mediterranean region. The ecology of a type station : the « Col de La Bataille » (P. O.) is described. A description of the nest is given.

Le présent travail est consacré à l'étude sur le terrain de *Cataglyphis cursor*, dont l'étude biologique est en cours au laboratoire d'Entomologie de Toulouse.

Les références à cette fourmi dans la littérature scientifique, se ramènent pour l'essentiel à des listes de localités où elle a été trouvée ; nous débiterons donc par un résumé de la distribution géographique.

DISTRIBUTION

En France, *Cataglyphis cursor* est commune dans le Languedoc-Roussillon et en Provence occidentale.

La forme *typique* (FONSCOLOMBE, 1846) est d'Aix-en-Provence et se rencontre dans le Gard (syn. var. *pilisca* Forel, 1901), l'Est des Bouches-du-Rhône, le Var et le littoral des Alpes maritimes.

La forme *tibialis* (Bondroit, 1918) (1) peuple le Sud Ouest et s'avance jusqu'en Camargue.

Hors de France, *C. cursor* abonde dans les Provinces méditerranéennes d'Espagne (CABALLOS, 1956; Professeur A. DE HARO VERA, Docteur X. ESPADALER GELABERT, comm. person.); les exemplaires reçus de Catalogne ne diffèrent pas de ceux du Sud-Ouest de la France. *C. cursor* forme *tibialis* est signalé de Castille (SANTSCHI, 1925); COLLINGWOOD et YARROW (1969) citent l'espèce sur la côte atlantique, vers Santander.

Vers l'Est, *Cataglyphis cursor* au sens large étend son aire de distribution jusqu'aux confins de la Chine.

La forme *tancrei* (*C. cursor tancrei* Forel, 1901) a été décrite du Tukestan chinois. La forme *emeryi* peuplerait la R.S.S. du Turkménistan (*C. emeryi*, KARAWAJEW, 1909) et l'Afghanistan (COLLINGWOOD, 1960-1961).

La forme *aenescens* (*C. cursor aenescens*, NYLANDER, 1948) a pour patrie le Sud de l'Europe de l'Est : Hongrie méridionale (GALLE, 1972), Roumanie (PARACHIVESCU, 1969), Russie du Sud, Turquie d'Europe (SCHKAFF, 1924; BARONI URBANI (1964), la Plaine Aralo-caspienne (RUZSKY, 1905) et les contreforts du Tian Chan (DLUSSKY 1962).

Selon PISARSKI (1967), *Cataglyphis aenescens* serait une bonne espèce dont les diverses sous-espèces vivraient des basses plaines de l'Europe aux montagnes de l'Afghanistan (jusqu'à 3000 m) et jusqu'aux déserts de Mongolie (PISARSKY, 1969) (2).

La forme *italica* (*C. cursor italica*, EMERY, op. cit.; BARONI URBANI, op. cit, 1971) se trouve dans le Sud-Est de l'Italie; *C. cursor* sans précision de sous-espèce existe aussi en Sicile (COLLINGWOOD, 1963).

BIOTOPES DE *CATAGLYPHIS CURSOR*

Les *Cataglyphis* sont des fourmis de climats méditerranéens ou désertiques et de milieux secs et ensoleillés.

En France, *C. cursor* est une espèce de la région méditerranéenne; on la trouve depuis le littoral jusqu'à 20 ou 50 km à l'intérieur

(1) *C. cursor tibialis* se différencie par une pubescence des tibias très écartée, courte et couchée (plus dense, plus épaisse et plus redressée chez le *type*); le sillon frontal est plus net. En outre, le bord externe du scape ne porte au maximum qu'un ou deux poils dressés chez *tibialis* alors qu'il en présente 5 à 10 chez le *type*.

(2) Elle engloberait alors *tancrei* et *emeryi* (N. de l'A.).

des terres (dans le Sud-Ouest, depuis Port la Nouvelle jusqu'à Carcassonne), et jusqu'à 200 ou 300 mètres d'élévation ; sa limite coïncide avec celle de la « zone de l'olivier ». Aux altitudes plus élevées, elle se localise dans des biotopes notablement secs et chauds en été comme les corniches calcaires du Verdon (780 à 905 m ; BERNARD, 1974) ou les Crêtes de la Sainte-Baume (1000 m ; BERNARD, 1975 et obs. person.).

Les fourmières de *C. cursor* sont toujours dans des milieux ouverts. Les biotopes de prédilection sont les lieux terreux et plats, hors de l'ombre des arbres et dépourvus de végétation : chemins de terre, bords des routes, terrains vagues sans herbes, franges des champs cultivés, parkings, jardins arides, etc.

Les endroits en pente, ou caillouteux, ou recouverts d'herbacées ne sont pas colonisés même s'ils offrent un microclimat chaud et sec. Par exemple *C. cursor* est rare ou nulle dans les garrigues à *Brachypodium* du Languedoc mais abonde sur les chemins qui circulent entre les vignes. Il est probable que cette fourmi chassant à la course, préfère s'établir dans des espaces dégagés, en évitant les terrains encombrés d'herbes ou de pierres qui entraveraient ses déplacements.

DESCRIPTION D'UNE STATION TYPE :

LE COL DE LA BATAILLE (PYRÉNÉES-ORIENTALES, FRANCE)

La présence de nombreux nids de *Cataglyphis cursor* en cet endroit m'a été signalée par le Professeur A. LEDOUX (comm. person.).

Le col de la Bataille échancre largement la ligne des crêtes de direction Est-Ouest séparant l'Agly et la Têt, à 18 km à l'Ouest de Perpignan. Altitude 250 m. Substrat : chistes marneux gris. Etage du Chêne vert eu-méditerranéen.

Le climat de la localité a été déterminé (3) à partir des relevés météorologiques du poste de Millas (altitude 103 m), situé à 6 km au pied du col (voir graphique ombrothermique, Fig. 1 et Tabl. I).

(3) On peut adopter pour la Bataille les données de Millas moyennant une correction des températures en raison de la différence d'altitude. La méthode empirique employée fut la suivante :

La température est mesurée à la Bataille, puis quelques minutes plus tard à Millas. En moyenne (pour 4 relevés sur 3 ans), la différence à la Bataille par rapport à Millas est de $-1,6^{\circ}$ pour les mois de juin à novembre et de $-1,4^{\circ}$ pour le reste de l'année. Pour les pluies, on a retenu les données de Millas ; elles ne doivent guère différer de celles du col, vu la disposition géographique respective des 2 localités par rapport à la mer.

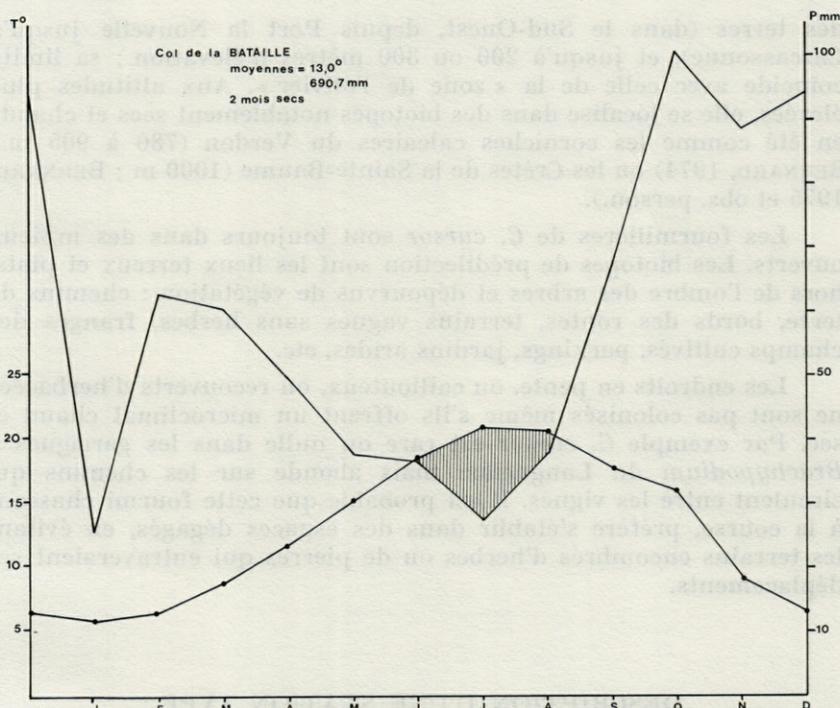


FIG. 1. — Courbe ombrothermique du col de La Bataille. Estimation (voir explications dans le texte).

La végétation est une garrigue mixte ou un maquis de chêne vert. Le maquis couvre une partie du versant Nord-Est et sur le col, devient un petit bois; une partie du versant Sud est occupée par la garrigue à chêne vert et chêne kermès. Partout la vigne a été plantée sur de larges espaces.

a) *Le maquis.*

Formation plus ou moins claire (% d'ombrage : 40 à 55) de chêne vert et genévrier oxcèdre, avec *Rhamnus alaternus*, *Ulex parviflorus*, *Daphné gnidium*, et quelques Kermès, Oliviers et Bruyères arborées. Strate herbacée assez dense (*Helichysum*, *Brachypodium*, *Smilax*...). Sol brun méditerranéen avec nombreuses pierres et rochers affleurants.

Des relevés de fourmis selon la méthode des carrés (BERNARD, 1964 ; 1972 ; GAGNIANT, 1972 ; 1973) ont révélé une faune de milieu

TABLEAU I

Estimation des conditions climatiques au col de la Bataille.

Température annuelle moyenne : 13°
 Moyenne des minima des mois les plus froids : + 1°
 Moyenne des maxima des mois les plus chauds : 28°
 Pluviosité annuelle moyenne : 690,7

Indice d'aridité de DEMARTONE : annuel : 30 (donc moins aride que Paris : 28) de juillet : 10,5.
 Quotient pluviothermique corrigé d'EMBERGER : 89,75 (étage méditerranéen sub humide à hiver frais).
 Températures modérées avec minima en janvier ou février, rarement en décembre; les minima absolus peuvent atteindre — 8 et — 10°; des températures négatives jusqu'à — 2 ou — 5° sont assez fréquentes avec les gelées matinales et le vent. Neige exceptionnelle et ne durant pas.
 Maxima en juillet et en août; maxima absolus de l'ordre de 37 à 39°, des valeurs de 34 à 37° n'étant pas rares.
 Pluviosité mois par mois très variable d'une année sur l'autre; le maximum de précipitation pouvant, sur une année, intervenir aussi bien au printemps, qu'en automne ou en hiver.

forestier méditerranéen dégradé, avec :

— espèces terricoles (4) (nids sous les pierres et dans les fentes des schistes) :

<i>Leptothorax parvulus</i> (Schenck)	20 %
<i>Lasius flavus</i> (Fab.)	18 %
<i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latr.)	14 %
<i>Pheidole pallidula</i> (Nyl.)	12 %
<i>Camponotus lateralis</i> (Ol.)	9 %
<i>Solenopsis fugax banyulensis</i> (Bernard)	7 %
<i>Temnothorax recedens</i> (Nyl.)	5 %
<i>Camponotus sylvaticus</i> (Ol.)	5 %
<i>Formica rufa</i> (L.)	2 %
<i>Tetramorium semilaeve</i> (Andre)	2 %
<i>Camponotus merula</i> (Losana)	1 %
<i>Lasius alienus</i> (Foerster)	1 %
<i>Aphaenogaster gibbosa</i> (Latr.)	1 %
<i>Aphaenogaster subterranea</i> (Latr.)	1 %
<i>Lasius niger</i> (L.)	1 %
<i>Messor sanctus</i> (For.)	1 %

(4) Les chiffres indiqués (%) son ramenés à 100 nids. Pour *Lasius flavus*, le pourcentage n'est qu'une estimation car cette espèce forme des nids diffus, s'étendant largement (SAAD, 1976); dans le maquis du chêne vert du col de la Bataille, *L. flavus* colonise 10 à 50 % des pierres.

— espèces arboricoles (nids dans les branches mortes)

Acrocoelia scutellaris (Ol.)

Leptothorax rabaudi (Bondroit)

Remarque : Un nid de *Tetramorium hispanicum* (Em.), fourmi nouvelle pour la faune française, a été trouvé en bordure de la garrigue du versant Sud.

b) *Bordure du vignoble.*

Bande de terrain découvert entre les vignes du Château de Caladroy et le bois de chênes. Sol de type AC avec quelques pierres. Végétation herbacée basse et éparse (Graminées, Crucifères, Composées).

Un relevé de 50 nids sur environ 500 m² donne :

<i>Cataglyphis cursor</i> (forme <i>tibialis</i>) (Fonsc., Bondroit)	38 %
<i>Pheidole pallidula</i>	30 %
<i>Messor sanctus</i>	12 %
<i>Tetramorium semilaeve</i>	6 %
<i>Solenopsis fugax banyulensis</i>	4 %
<i>Camponotus aethiops</i> (Latr.)	4 %
<i>Tapinoma nigerrimum</i> (Nyl.)	4 %
<i>Camponotus sylvaticus</i>	2 %

DESCRIPTION DU NID DE *CATAGLYPHIS CURSOR*

Dans la grande majorité des cas (46 cas sur 48 nids observés) (5), les fourmilières de *C. cursor* s'ouvrent directement à l'extérieur, par un discret orifice de 0,5 à 1 cm de diamètre. Les ouvrières vont déposer la terre qu'elles remontent, assez loin de l'ouverture; si bien qu'il n'y a pas autour de l'entrée, le cratère de déblais circulaire ou en demi lune qui caractérise les nids de *Cataglyphis* nord africains (DELYE, 1968 ; GAGNIANT, 1973).

Le nid de *C. cursor* est « profond et étroit » (Bernard, 1968). Après en avoir fouillé une cinquantaine, je peux en donner la description « synthétique » suivante (voir aussi Fig. 2).

On trouve d'abord quelques chambres superficielles à fleur de terre (ou sous la pierre lorsqu'une pierre couvre l'entrée); ces chambres peuvent s'étendre sur un rayon de 30 à 50 centimètres

(5) Dans les deux autres cas, le nid débouchait sous une pierre.

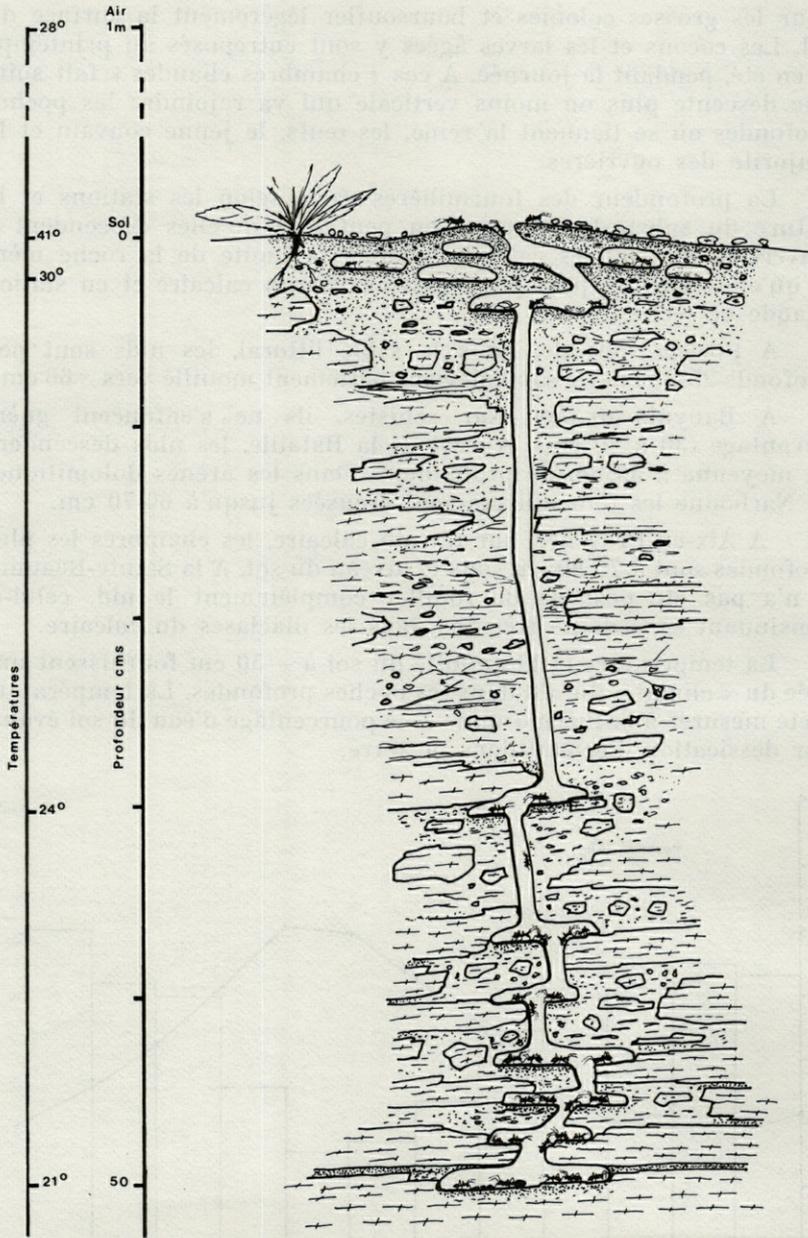


Fig. 2. — Coupe du nid de *Cataglyphis cursor* d'après un relevé effectué le 5 juin 1975

pour les grosses colonies et boursouffler légèrement la surface du sol. Les cocons et les larves âgées y sont entreposés au printemps et en été, pendant la journée. A ces « chambres chaudes » fait suite une descente plus ou moins verticale qui va rejoindre les poches profondes où se tiennent la reine, les œufs, le jeune couvain et la majorité des ouvrières.

La profondeur des fourmilières varie selon les stations et la nature du substrat ; en gros, on peut dire qu'elles descendent à travers la terre et les cailloux jusqu'à la limite de la roche mère et qu'elles sont les plus profondes en terrain calcaire et en station chaude et sèche.

A Port-la-Nouvelle, dans le sable littoral, les nids sont peu profonds 25-30 cm (le sable devient nettement mouillé vers -60 cm).

A Banyuls-sur-mer, sur schistes, ils ne s'enfoncent guère davantage (30 à 40 cm). Au col de la Bataille, les nids descendent en moyenne à 50 cm de profondeur. Dans les arènes dolomitiques de Narbonne les fourmilières sont creusées jusqu'à 60-70 cm.

A Aix-en-Provence, sur terrain calcaire, les chambres les plus profondes sont à 70-80 cm sous le niveau du sol. A la Sainte-Beaume, il n'a pas été possible de fouiller complètement le nid, celui-ci s'insinuant sans doute très bas dans les diaclases du calcaire.

La température et l'humidité du sol à -50 cm fournissent une idée du « climat » du nid dans les poches profondes. La température a été mesurée à la thermosonde et le pourcentage d'eau du sol évalué par dessiccation d'échantillons de terre.

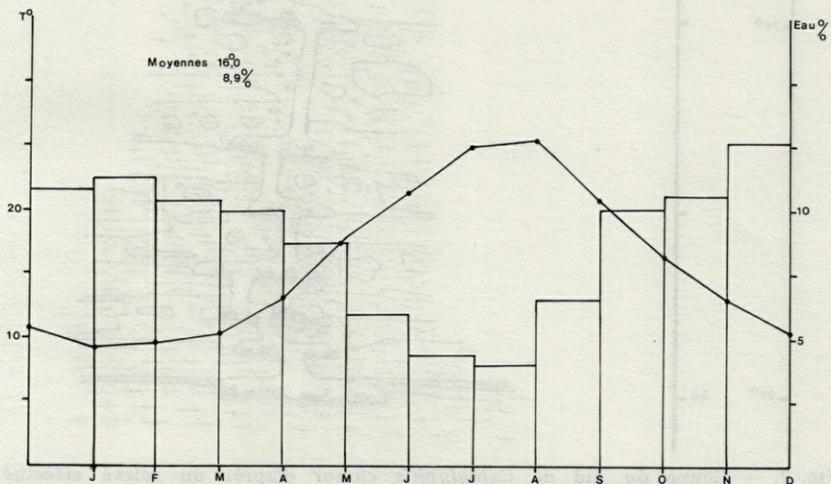


FIG. 3. — Température et teneur en eau du sol à 50 cm de profondeur

Au col de la Bataille, on obtient les résultats moyens mois par mois représentés figure 3 (tous les relevés ont été effectués entre 12 et 13 heures).

Au niveau des chambres superficielles (-2 cm), et par temps ensoleillé, il fait environ 30° au printemps et jusqu'à 39° en juillet.

REMERCIEMENTS.

Je tiens à remercier :

Monsieur le Docteur ARNOLD, propriétaire des vignobles du Château de Caladroy, pour son accueil et son aimable autorisation de travailler sur ses terres.

Monsieur LÉVÊQUE, du Service de Llabanère-Perpignan qui nous a aimablement communiqué à plusieurs reprises les données météorologiques de Millas.

Messieurs FAYRET et SECCHES, techniciens au laboratoire d'Entomologie m'ont grandement aidé à creuser les nids, malgré des conditions parfois pénibles.

CONCLUSION

Cataglyphis cursor s. l. présente une très vaste répartition nord méditerranéenne et angarienne. Elle constitue un cline de formes dont l'étude morpho-biométrique reste à faire; des recherches auto-écologiques comparées des diverses populations seraient sans doute très utiles.

Dans nos régions, *C. cursor* vit en zone méditerranéenne où elle abonde dans les biotopes terreux pauvres en végétation. Son écologie montre que c'est une espèce xérophile et thermophile. Cependant, grâce à son nid profond, elle peut se maintenir et prospérer dans les stations présentant une mauvaise saison relativement fraîche, comme le col de la Bataille (gelées fréquentes) ou la Sainte-Baume couverte de neige tous les hivers.

RÉSUMÉ

Cataglyphis est en France une fourmi thermophile et xérophile, de la région méditerranéenne. L'écologie d'une station-type : le col de la Bataille (Pyrénées-Orientales), est exposée. Le nid est décrit.

ZUSAMMENFASSUNG

In Frankreich ist die thermo-und xerophile Ameise *Cataglyphis* aus dem Mittelmeerbereich bekannt. Ihre Oekologie wird anhand einer typischen Fundstelle, dem « Col de la Bataille (Ostpyrenäen) », beschrieben. Eine Beschreibung des Nestes wird ebenfalls gegeben.

BIBLIOGRAPHIE

- BARONI URBANI, C., 1964. Su alcune formiche raccolte in Turchia. *Annuar. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, 16 : 1-12.
- BARONI URBANI, C., 1971. Catalogo delle specie di Formicidae d'Italia. *Memorie Soc. ent. ital.*, 50 : 287 p.
- BERNARD, F., 1964. Densité de la faune au Sahara. Premiers résultats obtenus par la méthode des carrés. *Trav. Inst. Rech. sahar.*, 23 : 1-16.
- BERNARD, F., 1968. Les fourmis d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, 3, Masson éd., 411 p.
- BERNARD, F., 1972. Premiers résultats de dénombrement de la faune par carrés en Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 63 (1-2) : 1-13.
- BERNARD, F., 1974. Rapports entre Fourmis et végétation près des gorges du Verdon. *Annls Mus. Hist. nat. Nice*, 2 : 57-79.
- BERNARD, F., 1975. Données nouvelles sur l'écologie de la Fourmi *Proformica ferreri* Bondroit, avec références particulières aux ouvrières nourrices. *Insectes soc.*, 22 (2) : 151-168.
- BONDROIT, J., 1918. Les fourmis de France et de Belgique. *Annls Soc. Ent. Fr.*, 87 : 1-174.
- CAGNIANT, H., 1972. Essai d'établissement d'une relation entre le nombre d'espèces et le nombre de nids chez les fourmis terricoles en forêt d'Algérie. *Revue Ecol. Biol. Sol*, 9 (2) : 197-214.
- CAGNIANT, H., 1973. Les peuplements de fourmis des forêts algériennes. Ecologie, biocénétique, essai biologique. *Thèse Doct. Sci. nat.*, C.N.R.S. n° 8435, 468 p.
- CAGNIANT, H., 1973. Apparition d'ouvrières à partir d'œufs pondus par des ouvrières chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe. *C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 277 : 2197-2198.
- CABALLOS, G., 1956. Catalogo de los Himenopteros de España. - Formicidae. *Inst. esp. Ent.*, ed., 295-321.

- COLLINGWOOD, C.A., 1960. The 3rd Danish expedition to central Asia Zoological Result 27. Formicidae from Afghanistan. *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren.*, **123** : 51-79.
- COLLINGWOOD, C.A., 1961. Ergebnisse der Deutschen Afghanistan Expedition 1956 der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe; Formicidae. *Beitr. naturh. Forsch. SudwDtl.*, **19**, 3 : 289-90.
- COLLINGWOOD, C.A., 1963. Notes on some south european and mediterranean Ants. *Entomol. Rec. J. Var.*, **75** : 114-119.
- COLLINGWOOD, C.A., I.H.H. YARROW, 1969. A survey of iberian Formicidae. *Eos*, **44** : 53-101.
- DELYE, G, 1968. Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara. *Thèse Doct. Sci. nat. C.N.R.S. n° AO 1919*, 176 p.
- DLUSSKY, G.M., 1962. Murav'i severnykh sklonov talaskogo Alatau. *Trudy Inst. Zool., Alma - Ata*, **18** : 177-188.
- EMERY, C., 1906. Rassegna critica delle specie paleartiche del genere *Myrmecocystus*. *Memorie R. Accad. Sci. Ist. Bologna*, **3** : 173-187.
- FONSCOLOMBE (DE) M., 1846. Notes sur huit espèces nouvelles d'Hyménoptères et de Névroptères, trouvées aux environs d'Aix. *Annls Soc. ent. Fr.*, **4** : 39-51.
- FOREL, A., 1886. Etudes myrmécologiques. *Mém. Soc. r. ent. Belg.*, **30** : 131-215.
- FOREL, A., 1901. Formiciden des Naturhistorischen Museums zu Hamburg. *Mitt. naturh. Mus. Ham.*, **18** : 43-82.
- FOREL, A., 1911. Fourmis nouvelles ou intéressantes. A : Fourmis d'Orient. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, **47**, 173 : 331-360.
- GALLE, L., 1972. Study of ant populations in various grassland ecosystems. *Acta biol. G.B.*, **18**, 1-4 : 159-165.
- KARAWAJEW, W., 1909. Ameisen aus Transkaspien und Turkestan. *Horae Soc. ent. Russ.*, **39** : 1-72.
- NYLANDER, W., 1848. Additamentum alterum ad notationum in monographiam formicarum borealium. *Acta Soc. Sci. fenn.*, **3** : 25-48.
- PARACHIVESCU, D., 1969. Geographische Verbreitung der Formiciden in Rumänien. Proc. VI^e Congr. I.U.S.S.I., Bern : 221-232.
- PISARSKY, B., 1967. Fourmis (H.F.) d'Afghanistan récoltées par M. Dr. LINDBERG. *Annls zool. Warsz.*, **24** : 375-425.
- PISARSKY, B., 1969. Fourmis (H.F.) de la Mongolie. *Fragm. faun.*, **15** (13) : 221-236.
- RUZSKY, M., 1905. Murav'i Rossii. *Trudy Obsch. Estest. imp. Kazan. Univ.*, **38** (4-6) : 800 p.
- SAAD, R.P., 1976. Etude écologique comparée de *Lasius flavus* (Fab.) et *Lasius niger* (L.) H.F. *Thèse Doc. 3^e Cycle Sci. nat. Toulouse*, n° 1882, 137 p.
- SANTSCHI, F., 1925. Fourmis d'Espagne et autres espèces paléarctiques. *Eos*, **1** : 339-340.

- SCHKAFF, B., 1924. Formiche di Costantinopoli. *Boll. Soc. ent. Ital.*, **56** (6) : 90-96.
- SUZZONI, J.P. & H. GAGNIANT, 1975. Etude histologique des voies génitales chez l'ouvrière et la reine de *Cataglyphis cursor* Fonsc. (H.F.F.). Arguments en faveur d'une parthénogénèse thélytoque chez cette espèce. *Insectes soc.*, **22** (1) : 83-92.

Reçu le 21 janvier 1977

**CYCLE BIOLOGIQUE DE LA FOURMI
CATAGLYPHIS CURSOR FONSCOLOMBE.
HYMÉNOPTÈRES, FORMICIDAE**

par Henri CAGNIANT

Laboratoire d'Entomologie, U.P.S., Toulouse

ABSTRACT

In the ant *Cataglyphis cursor* there is no brood during the winter and the reproduction occurs in the spring and summer. The winged appear before the workers and only in the big colonies. The societies are monogyn. Till now, we did not find a natural colony living independently without a queen.

Le cycle biologique de *Cataglyphis cursor* a été étudié sur le terrain, à la station type (CAGNIANT, sous presse) du Col de la Bataille (Pyrénées-Orientales, France).

En automne, les fourmilières de *C. cursor* ne contiennent que la reine et des ouvrières. En octobre au Col de la Bataille, la température moyenne de l'air devient inférieure à 15°, celle du sol inférieure à 20° et les précipitations augmentent notablement ; les colonies se préparent alors à hiverner et les fourmis se regroupent dans le fond du nid. Des ouvrières peuvent encore sortir jusqu'en début novembre lors de réchauffements passagers ; puis l'activité cesse totalement avec l'hiver, le nid est obturé et les chambres superficielles s'effondrent sous l'action des pluies.

Les fourmilières sont de nouveau en activité au commencement du mois d'avril. Les températures moyennes dans l'air et le sol

restent encore fraîches (environ 10°) mais les maxima des jours ensoleillés sont nettement supérieurs. Nos relevés (voir tableau) montrent que les ouvrières commencent à sortir lorsque les maxima dépassent environ 15°.

TABLEAU I
Température et observations lors de la reprise de l'activité

Dates	t° air à 13 h.	t° au sol, à 13 h.	Observations
27 février 1975	21°	27°	Sortie de quelques ouvrières
18 mars 1976	13°	15°,5	Pas d'ouvrières hors du nid
12 avril 1975	19°5	22°	Sorties d'ouvrières
20 avril 1976	22°5	28°	Ouvrières très actives, nombreuses sorties

La ponte débute au cours du mois d'avril ; les maxima dépassent 19° mais la température dans le sol au niveau des poches profondes n'est encore que d'environ 12°. Au début de mai ou plus tôt si les chaleurs sont précoces, les fourmières contiennent déjà les grosses larves d'ailés et les premiers gros cocons (7-10 mm) d'ailés qui incubent dans les chambres superficielles très chaudes pendant la journée ; dans les niveaux profonds, se trouvent les œufs et quelques petites larves.

Les ailés émergent vers la fin de mai ; les essaimages se déroulent jusqu'à la mi-juin et durent tant que de nouveaux sexués apparaissent dans les colonies (1). La rencontre des partenaires a lieu au sol, les ailes étant trop petites pour permettre le vol chez *C. cursor* [chez *C. bicolor* d'Afrique du Nord, les sexués sont capables de voler quelques mètres (SANTSCHI, 1929; GAGNIANT, 1973)]. Les femelles ne s'éloignent guère de l'ouverture du nid ; les mâles courent rapidement aux alentours (FONSCOLOMBE, 1846). Les ailés ne sortent pas ou sont peu vifs si la température est basse ou si le ciel est couvert.

Lors d'un essaimage actif le 20 juin 1974 on a relevé entre 11 et 13 heures solaires : température de l'air 30 à 33°, température au sol : 37 à 44° ; luminosité 48 000 à 60 000 lux.

Les accouplements se font sur le terrain, à découvert, le mâle se plaçant derrière la femelle et lui chevauchant le gastre. Il ont lieu probablement, souvent entre membres d'une même société car la production d'ailés n'est pas toujours simultanée dans des fourmi-

(1) Les essaimages ont été observés en mai-juin à la Bataille, en juin à Banyuls-sur-Mer et jusqu'à la mi-juillet à Aix-en-Provence.

lières voisines ; d'autre part, toutes les fourmilières n'en produisent pas, ils n'apparaissent que dans les nids peuplés de plusieurs centaines d'ouvrières.

Les courses nuptiales cessent l'après midi, les ailés rentrant alors au nid.

A la même époque, le couvain qui donnera les ouvrières de l'année commence à devenir abondant ; en juin, la population type d'une fourmilière de *C. cursor* est donc composée de :

La reine, des ouvrières âgées, des œufs, des larves d'ouvrières de tous stades et des premiers cocons d'ouvrières; parfois quelques gros cocons tardifs de sexués, des mâles et des jeunes femelles ailées ou désailées.

En juillet, au Col de la Bataille, les ailés ont disparu des fourmilières ; le couvain est uniquement formé de larves et de cocons d'ouvrières, reconnaissables à leur taille plus restreinte (4-6 mm). Au cours du mois, les jeunes ouvrières reconnaissables à leur tégument encore pâle, émergent en nombre. La production diminue en août et se termine début septembre au plus tard. Parallèlement, l'activité générale de la colonie décroît ; on s'achemine vers un nouvel hivernage.

IMPORTANCE NUMÉRIQUE DES SOCIÉTÉS

Les sociétés de *C. cursor* sont d'effectifs très variables. La population « moyenne » d'une fourmilière est d'environ 600 individus. Les plus petites colonies trouvées (probablement de jeunes colonies) comptaient 75 à 100 ouvrières et la reine ; après la multiplication des ouvrières pendant l'été, les plus gros nids peuvent renfermer jusqu'à 1300 fourmis.

Les sexués sont produits en petit nombre : une trentaine au total.

DISCUSSION

Cataglyphis cursor hiverne sans couvain, comme les *Formica* du groupe *rufa*, *Dolichoderus quadripunctatus*, *Pheidole pallidula* et quelques autres Fourmis (voir mise au point de PLATEAUX, 1971).

La ponte et le développement des larves et des adultes ont lieu essentiellement de mai à fin juillet. Les ailés sont formés seulement

par les colonies importantes; ils sont élevés les premiers et commencent à émerger à la fin du printemps, trois semaines - un mois avant les premières ouvrières de l'année.

Les colonies de *C. cursor* sont toujours monogynes. La reine, qui se tient dans les chambres profondes du nid est difficile à découvrir, ce qui a pu faire croire à l'existence de colonies orphelines où la reproduction serait assurée par les plus grosses ouvrières (BERLAND, in BERNARD, 1968). La récente mise en évidence d'une parthénogénèse thélytoque des ouvrières privées de reine (GAGNIANT, 1973) semblait renforcer cette hypothèse. Cependant, jusqu'à présent, toutes nos investigations n'ont pu démontrer l'existence dans la nature, de colonies indépendantes sans reine; ainsi le problème de « l'utilité biologique » de la thélytoquie chez cette espèce, reste posé.

Le devenir des jeunes reines essaimant au printemps - début été, et l'origine des nouvelles colonies ne sont pas encore précisés. On n'a pas trouvé de fondatrice isolée.

L'existence de petites colonies de 75-100 individus (mais jamais moins), fait penser à une fondation par bouturage, mode de fondation existant chez d'autres fourmis (LEDOUX, 1973). Là encore, la biologie de *Cataglyphis cursor* nécessite d'autres recherches.

RÉSUMÉ

Chez la fourmi *Cataglyphis cursor* il n'y a pas de couvain hivernant et la reproduction a lieu au printemps et en été. Les ailés émergent avant les ouvrières; ils n'apparaissent que dans les grosses colonies. Les sociétés sont monogynes; il ne semble pas exister de colonies indépendantes sans reine.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei der Ameisenart *Cataglyphis cursor* gibt es keine überwintrende Brut; die Fortpflanzung erstreckt sich über Frühjahr und Sommer. Die geflügelten Tiere erscheinen vor den Arbeiterinnen; sie erscheinen nur in grossen Kolonien. Die Gesellschaften sind monogyn; unabhängige Kolonien ohne Königin scheinen nicht vorzukommen.

Reçu le 21 janvier 1977

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD, F., 1968. Les Fourmis d'Europe occidentale et septentrionale. Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen, 3, Masson éd., 411 p.
- CAGNIANT, H., 1973. Les peuplements de fourmis des forêts algériennes. Ecologie, biocénotique, essai biologique. *Thèse Doct. Sci. nat.* C.N.R.S. n° 8435, 468 p.
- CAGNIANT, H., 1977. Distribution, écologie et nid de la Fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe, Hym. Formicidae. *Vie Milieu*, 26 (2 C) : 265-276.
- FONSCOLOMBE, (DE) M., 1846. Notes sur huit espèces nouvelles d'Hyménoptères et de Névroptères, trouvées aux environs d'Aix. *Annls Soc. ent. Fr.*, 4 : 39-51.
- LEDoux, A., 1973. A propos du bouturage de société chez la Fourmi *Aphaenogaster senilis* Mayr. *C.r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 277, sér. D : 2199-21200.
- PLATEAUX, L., 1971. Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderii* (Forster). II. Activité des ouvrières et déterminisme des castes. *Annls Sci. nat.*, 12° sér., 13 (1) : 1-90.
- SANTSCHI, F., 1929. Etude sur les *Cataglyphis*. *Revue suisse Zool.*, 36 (2) : 25-70.

Reçu le 21 janvier 1977

DOCUMENTS FAUNISTIQUES ET ÉCOLOGIQUES

LISTE DES MICROMAMMIFÈRES OBSERVÉS AUTOUR DE LA STATION D'ÉCOLOGIE PYRÉNÉENNE DES BOUILLOUSES (Massif du Carlit)

Véritable « carrefour » pour la Faune et la Flore, le département des Pyrénées-Orientales est, pour la diversité de ses paysages, l'une des régions les plus variées de France. Afin de permettre aux chercheurs étrangers et français, résidants ou de passage, de poursuivre leurs recherches dans cette mosaïque de biotopes, le Laboratoire Arago (Université Pierre et Marie Curie, Paris VI) a joint à son Laboratoire Maritime, une station d'Ecologie terrestre (Mas de la Serre) assortie de laboratoires de terrain remarquablement situés. Ce sont : le chalet de la Forêt de la Massane, la station lagunaire de Sigean-Bellevue et la station d'Ecologie Pyrénéenne des Bouillouses.

Le petit laboratoire de terrain des Bouillouses, situé à 2 000 m d'altitude dans l'étage subalpin (Pins à crochet) au cœur d'un massif montagneux qui culmine au Pic Carlit (2 921 m), accueille de plus en plus de naturalistes. Il n'est pas inutile d'indiquer à ceux qui s'y rendent pour la première fois la liste des Micromammifères rencontrés dans et aux abords immédiats du chalet.

INSECTIVORES

Talpa europaea Linnaeus, 1758.

La Taupe existe dans les prairies à sol profond non inondé autour du chalet. Il faut se garder de confondre ses taupinières avec les monticules édifiés par un Rongeur, *Arvicola terrestris*,

qui fréquente également les prairies d'altitude pyrénéennes. Les monticules de Taupe ne comportent généralement pas d'orifice de sortie contrairement à ceux de l'*Arvicola*.

Sorex araneus pyrenaicus Miller, 1909.

La Musaraigne carrelet est le Micro-insectivore le plus abondant à cette altitude. On le trouve dans les prairies humides non inondées, les clairières pourvu que l'herbe n'y soit pas trop rase, les buissons, les sous-bois. Plusieurs exemplaires ont été capturés près du lac de barrage.

Sorex minutus minutus Linnaeus, 1758.

La Murasaigne pygmée, un peu moins abondante, semble-t-il, fréquente les mêmes biotopes que l'espèce précédente.

RONGEURS

Eliomys quercinus quercinus (Linnaeus, 1766).

Le Lérot est sans doute le Mammifère le plus abondant dans et autour du chalet. De nombreux exemplaires ont été capturés dans les constructions (chalet et refuge du Touring Club de France) aussi bien que dans la forêt et les éboulis rocheux qui bordent la rivière en aval du laboratoire. Peu farouche, le Lérot cohabite volontiers avec les naturalistes et ses déprédations s'apparentent à celles du Rat. C'est un hibernant. Les individus capturés dans le chalet atteignent un poids nettement supérieur à celui des exemplaires vivant à l'extérieur et certaines observations nous font penser que leur reproduction est plus précoce.

Glis glis pyrenaicus Cabrera, 1908.

Le Loir a été vu en forêt autour du chalet. Il est loin d'être aussi abondant que le Lérot.

Clethrionomys glareolus vasconiae Miller, 1900.

Le Campagnol roussâtre est abondant. Il habite les bois, les buissons épais et ne fréquente pas les prairies dénudées. On peut le capturer dans les clairières parsemées de buissons et aussi dans les fourrés bordant le torrent. Il entre parfois dans les habitations.

Microtus arvalis meridianus Miller, 1908.

Le Campagnol des champs, souvent abondant, ne fréquente pas la forêt de Pins à crochet et ne se trouve que dans les clairières à condition toutefois que celles-ci ne soient pas trop pâturées par le bétail.

Microtus agrestis bailloni (de Sélvs Longchamps, 1841).

Le Campagnol agreste est également signalé des clairières forestières mais nous ne l'avons personnellement pas capturé.

Microtus nivalis aquitanus Miller, 1908.

Le Campagnol des neiges est fréquent. Il n'existe pas dans la forêt de Pins ni dans les prairies dépourvues de blocs rocheux. Nous l'avons trouvé le plus souvent dans les clairières parsemées de blocs rocheux ainsi que sur les rives rocheuses du torrent.

Arvicola sapidus tenebricus Miller, 1908.

Le Campagnol aquatique a été vu dans les ruisseaux autour du lac mais jamais, à notre connaissance, dans la tourbière devant le laboratoire. C'est une espèce diurne, peu farouche et facile à observer. Les torrents à cours rapides ne lui sont pas favorables.

Apodemus sylvaticus sylvaticus (Linnaeus, 1758).

Le Mulot peut être capturé à peu près partout, sauf toutefois dans les tourbières et les prairies rases. On le trouve de préférence dans la forêt de Pins et en clairière. Il existe aussi sur le bord du torrent, dans et au voisinage immédiat des constructions.

Apodemus flavicollis flavicollis (Melchior, 1834).

Le Mulot à gorge fauve, un peu plus gros que le précédent, a été signalé de la forêt mais sa présence demande à être confirmée.

D'autres espèces existent vraisemblablement mais n'ont pas été capturées au voisinage immédiat de la station : *Neomys fodiens* et *Neomys anomalus*, petits Insectivores aquatiques ; *Arvicola terrestris* et *Pitymys pyrenaicus* parmi les Rongeurs.

Le milieu le plus riche, en espèces comme en individus, est constitué l'été par les clairières non pâturées, surtout si elles sont parsemées de rochers et parcourues par un filet d'eau. Les alpages tondu par le bétail montrent souvent des orifices de terriers reliés par des bourrelets de terre et de débris. Ce sont les refuges d'hiver des Campagnols et ils sont inoccupés l'été. De même, la tourbière est vide mais ses berges abritent de nombreux terriers de Rongeurs. L'hiver, le piégeage dans et autour des constructions donne le meilleur résultat mais les alpages et les clairières ne sont pas abandonnés pour autant. La présence de nombreux Lérots dans le chalet ne permet sans doute pas aux autres petits Rongeurs de s'y installer à demeure ; en effet, les Lérots sont régulièrement carnivores et détruisent les portées de Micromammifères.

Une partie des collections récoltées au voisinage de la station des Bouillouses a été déposée dans les collections du laboratoire Arago.

BIBLIOGRAPHIE

- BEAUCOURNU, J.C. & B. RAULT, 1962. Contribution à l'étude des Siphonap-
tères de Mammifères dans la moitié orientale des Pyrénées. *Vie*
Milieu, 13 (3) : 571-597.
- BREE, P.J.H. van, 1960. Sur quelques Mammifères en provenance du
département des Pyrénées-Orientales. I) *Eliomys quercinus* (L.) et
Apodemus sylvaticus (L.). *Vie Milieu*, 11 (3) : 512-516.
- BREE, P.J.H. van, 1961. Sur quelques Mammifères en provenance du
département des Pyrénées-Orientales. II. *Clethrionomys glareolus*
vasconiae (Miller, 1900) et *Microtus nivalis aquitanus* Miller, 1908.
Vie Milieu, 12 (4) : 633-637.
- SAINT GIRONS, M.-C., 1958. Les Mammifères des Pyrénées-Orientales.
II. Notes sur quelques Mammifères provenant du Massif du Carlit.
Vie Milieu, 9 (1) : 133-134.
- SAINT GIRONS, M.-C. et P.J.H. van BREE, 1964. Notes sur les Mammifères
en provenance du département des Pyrénées-Orientales. IV. Liste
préliminaire des Mammifères du Massif du Carlit. *Vie Milieu*, 15 (2) :
475-485.

Reçu le 11 octobre 1976

M.-C. SAINT GIRONS

Muséum National d'Histoire Naturelle

Laboratoire d'Ecologie

91800 Brunoy

Roger FONTS

Laboratoire Arago

66650 Banyuls-sur-Mer

ANALYSES D'OUVRAGES

Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement), 141 p., 62 fig., 4 pl. photo., par J. CHALINE, H. BAUDVIN, D. JAMMOT et M.-C. SAINT GIRONS. Doin, Paris, 1974.

Sous ce titre un peu restrictif se dissimule ce qui est en réalité un véritable guide ostéologique des micromammifères de France. En effet, la partie la plus originale de cet ouvrage destiné en principe aux débutants est constituée par une clé de détermination des rongeurs et insectivores, basée essentiellement sur l'examen de la dentition. L'abondance, la qualité et la clarté des illustrations (le principe des flèches indiquant le caractère important a été largement utilisé), permettent à l'utilisateur d'atteindre facilement, dans beaucoup de cas, le niveau spécifique dans la détermination. Particulièrement remarquable à ce titre est l'illustration, due à D. JAMMOT, des caractères ostéologiques des insectivores : la clé de détermination, où le texte est illustré mot par mot, est un modèle du genre, de même que les dessins pourvus d'une abondante légende qui permet de maîtriser rapidement le vocabulaire ostéologique. A propos de vocabulaire, on peut regretter que le petit glossaire, incomplet et non illustré qui termine l'ouvrage n'ait pas été complété par des renvois aux figures. Par ailleurs, il manque à ce livre pourtant abondamment illustré, une ou deux planches photographiques représentant plusieurs exemplaires de pelotes de tous les rapaces nocturnes et de quelques diurnes ; le problème de l'attribution des pelotes aux différentes espèces de rapaces n'est en effet abordé que trop brièvement en quelques lignes, et seules sont représentées des pelotes d'Effraie et de Moyen-duc. On peut regretter également que les proies autres que les mammifères aient été traitées trop succinctement ; ainsi il aurait été utile de figurer des éléments des ceintures pectorale et pelvienne des oiseaux, des os longs des lézards, des vertèbres des lézards et serpents.

Outre des données morphologiques, l'ouvrage contient de très intéressantes considérations sur le régime alimentaire détaillé de trois espèces, sur les variations géographiques du régime de l'Effraie, sur les relations entre le régime et le milieu écologique et sur la répartition et la biologie des rapaces et des micromammifères. Enfin, sont brièvement envisagées diverses applications de l'étude des pelotes à l'enseignement pratique des Sciences naturelles. Il est certain que la manipulation sur les pelotes de rapaces, déjà très utilisée dans certaines Académies comme celle de Dijon, mérite d'être généralisée et de devenir classique ; elle constitue, en effet, une excellente initiation à l'ostéologie

des mammifères par le biais de l'écologie des rapaces. De tels travaux pratiques permettent, en outre, d'introduire des notions de chaîne alimentaire, de pression de prédation, d'équilibre naturel, de diversité du peuplement, etc.

Tel qu'il se présente, ce livre n'a pas d'équivalent dans la littérature française actuelle ; il a sa place dans toute bibliothèque de naturaliste. Pour la connaissance des petits mammifères, il constitue le complément indispensable du guide de F. H. Van des BRINK (Delachaux et Niestlé, éd., excellents habitus par BARRUEL, cartes européennes) et du livre de M.-C. SAINT GIRON (Doin, éd., sous-espèces, biométries, répartitions françaises, notes biologiques). Une dernière remarque : peut-être les auteurs de cet ouvrage, destiné aux non spécialistes, n'ont-ils pas assez insisté sur les dangers des déterminations spécifiques hâtives, surtout dans les genres difficiles, tels que *Pitymys*, *Crocidura*,... Dans tous les cas douteux l'amateur doit, soit s'abstenir de donner un nom, soit communiquer le matériel à un spécialiste.

R. PRODON

Laboratoire Arago

Centre méditerranéen d'Ecologie Terrestre

66650 Banyuls-sur-Mer, France

J.-C. GALL. Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la paléoécologie. *Préface de G. Millot*. Doin éd., 1976, 236 p., 129 fig., 2 pl. couleur, (21 × 27 - 580 g), broché 80,00 F.

A travers cet ouvrage l'auteur s'attache à illustrer les raisonnements qui permettent de reconstituer les différents paysages qui se sont succédés à la surface de la terre au cours des temps géologiques.

La première partie de l'ouvrage est une revue didactique des informations qu'apportent les fossiles, les témoins de l'activité biologique et le sédiment sur les modes de vie et les conditions d'existence des organismes. Les principaux environnements sédimentaires sont caractérisés par leurs faunes et leurs flores ainsi que par la dynamique de la sédimentation. La genèse des gisements fossilifères et leurs méthodes d'exploitation sont analysées.

Dans la deuxième partie du livre sont décrits neuf paysages anciens. Pour chacun d'entre eux le même cheminement conduit le lecteur de l'observation des fossiles, du sédiment et des modalités de la fossilisation vers la reconstitution de l'environnement sédimentaire et de ses peuplements.

Le premier paysage concerne le gisement d'Ediacara du Précambrien d'Australie qui marque une étape fondamentale dans l'histoire de la vie. Tous les autres exemples ont été choisis en Europe.

Le Dévonien d'Angleterre permet de reconstituer le continent des Vieux Grès Rouges avec ses réseaux fluviaux, ses lacs et ses tourbières. Les forêts du Carbonifère et la formation de la houille sont décrites dans le bassin de Decazeville (France). Avec le gisement du Grès à Voltzia du Buntsandstein des Vosges est illustré un environnement deltaïque. Le Trias supérieur des Alpes calcaires septentrionales fournit un exemple de milieu récifal. Divers environnements marins et lagunaires sont présentés grâce à l'étude des schistes bitumeux du lias du Wurtemberg,

des calcaires lithographiques du Jurassique supérieur de Bavière et de l'Auvernien du bassin de Paris. Le dernier chapitre est consacré à l'homme préhistorique et à ses activités d'après les fouilles entreprises dans la grotte du Lazaret (France).

Des illustrations soignées, des tableaux récapitulatifs et un index de plus de 700 mots rendent l'ouvrage de consultation aisée.

Table des matières : Première partie : Les informations fournies par les fossiles et par le sédiment : 1. Les modes de vie. — 2. Les conditions d'existence. — 3. Les témoins de l'activité biologique. — 4. Le sédiment. — 5. Les environnements sédimentaires. — 6. Les gisements fossilifères.

Deuxième partie : La reconstitution de quelques paysages anciens.

Intérêt :

Ce livre est, dans le domaine des Sciences naturelles, un livre d'enseignement. Il est plus spécialement destiné aux professeurs de l'enseignement secondaire, aux étudiants du 2^e cycle des universités et aux candidats aux concours de recrutement.

Behavioural Processes. — An International Journal of Comparative and Physiological Ethology, Vol. 1, No. 1, 1976. Editeur en chef : Georges THINES, Pellenberg. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.

4 fasc. par an

Abonnement 115, — HG.

La création de cette nouvelle revue concernant les sciences du comportement animal et humain a été essentiellement motivée par le besoin d'un périodique capable de publier rapidement les résultats et les manuscrits soumis, étant donné que les revues classiques d'éthologie font, à l'heure actuelle, l'objet d'encombrements d'articles et de ce fait, infligent à l'auteur un temps d'attente prolongé. Cette nouvelle revue se veut internationale au sens le plus large et le premier fascicule qui vient de paraître contient les articles suivants :

— FERNÖ, A. and S. SJÖLANDER, « Influence of previous experience on the mate selection of two colour morphs of the convict Cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces, Cichlidae) ».

— DELIUS, J.D., A.S. WILLIAMS, and R.J. WOOTTON. « Motivation dependence of brain self-stimulation in the pigeon ».

— WRIGHT, P. and A.M. SPENCE. « Changes in emotionality following section of the tractus occipito-mesencephalicus in the Barbary Dove (*Streptopelia risoria*) ».

— DEVICHE, P. and J. BALTHAZART. « Inhibition of adult social behaviour in ducks induced by juvenile administration of gonadal hormones ».

— TEMBROCK, G. « Canid vocalizations ».

— COHEN, J.A. M.W. and Fox, « Vocalizations in wild canids and possible effects of domestication ».

Papers should be written in English — but manuscripts in French or German may also be accepted.

Armin HEYMER

SCHWERDTFEGER, F. (1975) « Ökologie der Tiere, III. Synökologie » (Ecologie des animaux, III. Synécologie). Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, 451 pp. avec 118 fig. et 125 tableaux. Prix 98,— DM.

Avec le présent Tome III, SCHWERDTFEGER termine son œuvre sur l'écologie des animaux et il était temps, les deux autres tomes étant parus depuis un certain temps (I. Autécologie 1963, 641 pp., II. Démécologie 1968, 448 pp.).

Dans la première partie (p. 11-35), l'auteur donne une introduction à la synécologie et explique un certain nombre de notions, comme biosphère (cf. LAMARCK), biome, cénose, biocénose, holocène, biocénoïde, cyclobiocène, zoocénologie, etc..., et donne des renseignements sur les méthodes de travail de la synécologie en général.

Dans la deuxième partie (p. 36-190), l'auteur traite de la structure des associations et des sociétés animales. Il décrit leurs développements, leurs formes de base, leurs caractères et leurs dynamiques.

La troisième partie (p. 190-267) est un chapitre sur la fonction des sociétés animales. Alors que le texte précédent avait plutôt un caractère descriptif, l'auteur traite ici davantage du travail expérimental, c'est-à-dire qu'il définit la « fonction » qui doit être comprise dans un double sens : fonctionnement normal d'une société d'une part en tant qu'entité et d'autre part, en tant qu'expression des interactions réciproques des différentes parties d'une unité, leur rivalité, leur coexistence ou les relations proie-prédateur au sens le plus large.

La quatrième partie (p. 267-345) traite des problèmes de la productivité des sociétés animales, c'est-à-dire la productivité d'une cénose et les processus énergétiques et transformateurs des différents chaînons : matière anorganique → producteurs → consommateurs → réducteurs.

La cinquième partie (p. 345-397) traite du thème : « L'Homme et les sociétés animales ». Ce dernier chapitre, particulièrement intéressant et excitant, laisse apparaître des problèmes inquiétants sur l'écologie environnementale dans lesquels l'Homme, en tant que destructeur géant est directement impliqué, et dont toute la responsabilité est démontrée. « En tant que chasseur et collecteur il y a plus de 10 000 ans, l'Homme était un élément naturel équivalent à d'autres espèces animales et parmi lesquelles il possédait sa niche écologique déterminée. Depuis lors, et surtout à l'heure actuelle, l'Homme n'est plus qu'un élément preneur et en plus destructeur, non seulement de la nature en général, mais de son propre espace vital. Il serait intéressant, seulement à titre d'exemple, d'établir un graphique pour la France ou pour l'Allemagne sur lequel figureraient les mètres carrés d'espaces verts qui depuis une dizaine d'années sont journalièrement bétonnés ou asphaltés, et les mètres cubes de bois qui sont journalièrement abattus. Je suis certain que plus personne ne songerait à une progéniture quelconque, à moins de se contenter d'une vie future dans un désert de béton, sans parler de la pollution de l'eau et de l'air ».

De la page 398 à la page 430, le lecteur trouve une bibliographie exhaustive de plus de 1 500 titres de travaux d'origine internationale.

Ce traité d'écologie en 3 volumes intéresse non seulement les écologistes proprement dits, mais aussi les zoologistes et les éthologistes au sens le plus large et ne devrait manquer, en tant que référence, dans aucune bibliothèque.

Armin HEYMER
Laboratoire d'Ecologie Générale
91800 Brunoy

TABLE DES MATIÈRES

Analyses d'ouvrages	143,287
Gilbert BESSE, cf. Jean-Pierre MOCQUART, Pierre JUHAULT, Jean-Jacques LEGRAND, James MAISSIAT, Gilbert MARTIN, Jean-Louis PICAUD	51
Henri CAGNIANT. Distribution, écologie et nid de la Fourmi <i>Cataglyphis cursor</i> Fonscolombe. Hyménoptères, For- micidae	265
Henri CAGNIANT. Cycle biologique de la Fourmi <i>Cataglyphis</i> <i>cursor</i> Fonscolombe. Hyménoptères, Formicidae	277
P. CASSAGNAU et H. DALENS. Cycle phénologique et analyse expérimentale de quelques caractères biologiques dans trois populations d' <i>Hypogastrura tullbergi</i> (Collembole)	163
C. COMBES, J. JOURDANE et A. THERON. Données nouvelles sur la faune des Digènes parasites de <i>Neomys fodiens</i> dans les Pyrénées	133
Jean-Jacques CORRE. Etude phyto-écologique des milieux littoraux salés en Languedoc et en Camargue. I. Carac- téristiques du milieu	179
H. DALENS, cf. P. CASSAGNAU	163
Dan L. DANIELOPOL. Comparative morphology of the deep-sea <i>Thaumatocypris echinata</i> G. W. Müller, 1906, and the cave species <i>Thaumatocypris orghidani</i> Danielopol, 1972 (Ostracoda, Myodocopida)	9
L. DEHARVENG. L'écologie de <i>Neanura (Lathriopyga) monti-</i> <i>cola</i> (Collembole) dans les forêts du Val d'Aran et sa traduction cytogénétique	77
Gilles DESCOUTURELLE. Influence de la température et de la sexualité sur la durée des stades d'intermue chez la Crevette d'eau douce <i>Atyaephyra desmaresti</i> Millet	149
J.-P. FAILLAT et H. SALVAYRE. Le Karst de la Baillaury	1
Roger FONS, cf. Marie-Charlotte SAINT GIRONS	283
R. GUYETANT. Les groupements de reproduction chez quelques Amphibiens anoures et leurs conséquences sur la vie larvaire	91

J. JOURDANE, cf. C. COMBES et A. THERON	133
Pierre JUCHAULT, cf. Jean-Pierre MOCQUARD, Gilbert BESSE, Jean-Jacques LEGRAND, James MAISSIAT, Gilbert MARTIN et Jean-Louis PICAUD	51
Gordan S. KARAMAN. Contribution to the knowledge of the Amphipoda. 72. Four new <i>Niphargus</i> species from Italy, <i>N. duplus</i> , <i>N. stygocharis italicus</i> , <i>N. ruffoi</i> and <i>N. canui</i> (Gammaridae)	21
Jean-Jacques LEGRAND, cf. Jean-Pierre MOCQUARD, Gilbert BESSE, Pierre JUCHAULT, James MAISSIAT, Gilbert MARTIN et Jean-Louis PICAUD	51
James MAISSIAT, cf. Jean-Pierre MOCQUARD, Gilbert BESSE, Pierre JUCHAULT, Jean-Jacques LEGRAND, Gilbert MARTIN et Jean-Louis PICAUD	51
Gilbert MARTIN, cf. Jean-Pierre MOCQUARD, Gilbert BESSE, Pierre JUCHAULT, Jean-Jacques LEGRAND, James MAISSIAT et Jean-Louis PICAUD	51
Jean-Pierre MOCQUARD, Gilbert BESSE, Pierre JUCHAULT, Jean- Jacques LEGRAND, James MAISSIAT, Gilbert MARTIN et Jean-Louis PICAUD. Durée de la période de reproduction chez les femelles de l'Oniscoïde <i>Porcello dilatatus</i> Brandt suivant les conditions d'élevage : température, photo- période et groupement	51
Victor J. MONSERRAT. <i>Hemisemidalis pallida</i> Withycombe y <i>Coniopteryx atlasensis</i> Meinander dos nuevos neurop- teros para la fauna europea (Planipennia)	247
Raimundo OUTERELO. <i>Phalacrolinus monserrati</i> n. sp., imago y larva. Una interesante mutacion y cita de estafilinidos (Col. Staphylinidae)	253
Jean-Louis PICAUD, cf. Jean-Pierre MOCQUARD, Gilbert BESSE, Pierre JUCHAULT, Jean-Jacques LEGRAND, James MAISSIAT, Gilbert MARTIN	51
Marie-Charlotte SAINT GIRONS. Relations interspécifiques et cycle d'activité chez <i>Lacerta viridis</i> et <i>Lacerta agilis</i> (Sauria, Lacertidae)	115
Marie-Charlotte SAINT GIRONS et Roger FONS. Liste des mi- cromammifères observés autour de la Station d'Ecologie pyrénéenne des Bouillouses (Massif du Carlit)	283
H. SALVAYRE, cf. J.-P. FAILLAT	1
A. THERON, cf. C. COMBES	133

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des feuilles numérotées ne doivent pas excéder 20 pages, et seront présentés, en double exemplaire, sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Un sommaire en anglais doit figurer en début du texte, et deux résumés, l'un en français, l'autre en allemand à la fin du texte. Dans le cas d'un article en langue étrangère, un résumé sera dans la langue de l'article, l'autre en français. Ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177). Un titre courant (45 signes et espaces), pour haut de page doit être fourni.

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. & L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163.

PRUVOT, G., 1895 a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, 3 (3) : 629-658.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales.

2) ILLUSTRATIONS.

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le nombre des Tableaux et Figures doit être réduit au maximum.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART.

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs qui doivent retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

Cinquante tirés à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXVI

YEAR 1976

PART 2 - C

CONTENTS

Gilles DESCOUTURELLE. Temperature and Sexuality : their influence on the duration of the intermoult cycle stages for the freshwater shrimp <i>Atyaephyra desmaresti</i> Millet	149
P. CASSAGNAU & H. DALENS. Phenological cycle and experimental analysis of some biological characters in three populations of <i>Hypogastrura tullbergi</i> (Collembola)	163
Jean-Jacques CORRE. Phytoecological study of the haline littoral environments in Languedoc and in Camargue. I. Characteristics of the environment	179
Victor J. MONSERRAT. <i>Hemisemidalis pallida</i> Withycombe and <i>Coniopteryx atlasensis</i> Meinander two new Neuroptera for the European fauna (Planipennia)	247
Raimundo OUTERELO. <i>Phalacrolinus monserati</i> n.sp. imago and larva. A discussion of an interesting mutation in Staphylinids	253
Henri CAGNIANT. Distribution, ecology and nest of the ant <i>Cataglyphis cursor</i> Fonscolombe, Hymenoptera, Formicidae	265
Henri CAGNIANT. Biological cycle of the ant <i>Cataglyphis cursor</i> Fonscolombe, Hymenoptera, Formicidae	277
<i>Faunal and ecological records.</i>	
Marie-Charlotte SAINT GIRONS & Roger FONS. A list of micromammals observed in the area of the Pyrenean Station of Ecology of the Bouillouses (Mountain of Carlit)	283
<i>Books reviews</i>	287

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, 75280 PARIS CEDEX 06

Published Bi-monthly