

TENDANCES CALCICOLES OU SILICICOLES CHEZ LES FOURMIS MEDITERRANEENNES

Francis Bernard, Unité du Domaine méditerranéen, Université de Nice,
Parc de Valrose.

Introduction: provenance des données, espèces étudiées.

Si les peuplements comparés des terrains calcaires ou siliceux ont été décrits dans diverses régions froides, il n'existe rien de quantitatif sur les Fourmis méditerranéennes pour une région suffisamment vaste.

De 1940 à 1972, nous avons pratiqué de nombreux relevés quantitatifs dans le sud de la France (zone de l'Olivier), de la frontière espagnole à la frontière italienne et de 0 à 1500 mètres d'altitude. Le principe de chaque opération consiste à compter les fourmilières sur une surface aussi homogène que possible, jusqu'à en avoir trouvé de 50 à 200, selon les nombres d'espèces présentes. On a ainsi le pourcentage des nids pour les Fourmis communes, et, à défaut de numérations plus complètes, cela permet des comparaisons moyennes dans une zone étendue. Il en résulte 193 stations de comptages des nids, chacune de surface assez faible puisque, sur 100 mètres carrés, on trouve en Provence de 3 à 30 fourmilières selon les lieux. Cet espace restreint permet de choisir un terrain assez uniforme quant à la faune, la flore, la pente et l'exposition.

Sols calcaires: 89 relevés, dont 20 dans les Alpes maritimes, 60 dans le Var et les Alpes de Provence, 5 dans le Vaucluse et 5 à l'Ouest du Rhône.

Sols plus ou moins siliceux (schistes, granites, roches volcaniques...): 104 relevés, dont 45 près de l'Espagne (Banyuls, Canigou...), 10 entre les Cévennes et le Rhône, 21 dans l'île de Port-Cros (Parc national français), 6 dans les Maures et 22 dans l'Estérel (communes de Fréjus et de St. Raphaël). L'intérêt de l'Estérel, comme expérience naturelle, est qu'il s'agit des terrains les plus siliceux de France, contenant au plus 0.3% de calcium dans les sols non cultivés.

Sur calcaire comme sur silice, on s'est efforcé d'assurer une représentation des principaux facies de flore et de pentes. Au total, les 193 stations comprennent: 40 forêts de Chênes (Quercus ilex, suber et pubescens), 37 de Pins, 87 landes peu altérées (maquis, garrigues, pentes à Genêts etc . . .), 29 lieux plus ou moins altérés (cultures, pâturages, alluvions ...). Il y a 91 pentes faibles (0 à 15°), 62 pentes moyennes (15 à 40), 40 pentes raides (41 à 55°).

Les expositions montrent 49 stations dans le secteur SE, 34 au SW, 46 au NW et 37 au NE. Bien que le stricte égalité des différents biotopes n'ait pu être complètement réalisée, il est vraisemblable que nos emplacements peuvent aboutir à des résultats moyens utilisables.

Ils ne peuvent la faire que pour des espèces assez communes; des Fourmis trouvées seulement dans 1 à 5% des stations ne seront pas

considérées. Pratiquement, on s'est limité à 17 ou 18 espèces, souvent dominantes et qui seront nommées plus loin. On ne citera pas les Messor, introduits avec les cultures et rarement prépondérants.

Près de l'Espagne, les formes ibériques Aphaenogaster senilis (Mayr) et Formica subrufa Roger abondent, mais seront laissées de côté pour les moyennes généraux.

1. Classement des résultats.

En désignant schématiquement par "Ca/Si" le rapport des pourcentages de nids sur calcaire aux pourcentages sur sols siliceux, nous avons été amenés, après divers essais, à comparer deux types de ce rapport, appelés A et M:

A: Ca/Si dans le milieu optimum quantitativement pour l'espèce (par exemple, Chênes pour Crematogaster (Orthocrema) sordidula et Plagiolepis, bois de Pins pour Pheidole, landes et garrigues peu altérées pour Aphaenogaster gibbosa et Acrocoelia auberti, cultures et lieux pollués pour les Lasius, Tapinoma et Cataglyphis). Il est probable que, si la pente, le sol et la flore sont favorables, la Fourmi, n'ayant pas trop à lutter contre ces facteurs de l'écosystème, a une sensibilité plus vive pour la nature calcaire ou siliceuse du substrat.

M: Ca/Si dans la moyenne générale des 193 stations. 8 espèces, comme les Lasius et Camponotus aethiops, donnent des valeurs de A et M très voisines: en terrain défavorable, elles conservent leurs préférences habituelles pour un Ca/Si déterminé. 6 espèces, comme les Pheidole et Plagiolepis, dominantes en zone de l'Olivier, montrent des rapports plus calcicoles en M. En mauvaise exposition, le calcaire est plus chaud et moins acide que la silice, ce qui doit expliquer en partie cette constatation.

Enfin, 3 Fourmis, dont la plus banale est Tetramorium caespitum, sont plus silicicoles en M que pour A. Il s'agit des 3 espèces les plus calcicoles en général: forcément, M comprenant une majorité de facies peu favorables, ces calcicoles sont obligées de s'adapter ça et là aux terrains siliceux.

Dans l'ensemble, Ca/Si varie de 0.3 à 0.95 pour les Fourmis plus ou moins silicicoles, de 1.4 à 27 pour les calcicoles habituels, et de 73 à 141 pour le calcicole record: Aphaenogaster gibbosa. Ce dernier, déjà rare sur schistes et granites, devient nul dans l'Estérel, région presque dépourvue de Ca: en douze ans de recherches, je ne l'y ai trouvé qu'une fois, mais dans un jardin arrosé dont l'eau, dans ce massif, est captée en pays calcaire.

Voyons maintenant les 17 espèces banales, classées par rapports A croissants. En plus de A et M, diverses conditions de milieu typiques de l'espèce seront citées:

2. Etude des Fourmis, classées par rapport A de plus en plus calcicole. Plagiolepis pygmaea (Latr.).

A = 0.32 et M = 1.33. La plus silicicole dans son biotope optimum (bois de Chênes), devient légèrement calcicole ailleurs. Habite sous les plus petites pierres, et, en forêt de Chênes sur sable, comme celle de la Mâmora (Maroc nord), niche sous les feuilles mortes.

Indifférente à la pente, préfère les humus épais et les expositions humides (NW et SW). Encore très commune en bois de Pins et dans les garrigues, assure 15% des fourmières méditerranéennes occidentales. Lasius jaunes (L. umbratus (Nyl.) et L. rabaudi Bondroit, L. flavus (Fab.) étant plus rare en zone méditerranéenne. Ces 3 espèces n'ont pas toujours été distinguées sur le terrain, mais toutes sont des éleveuses de Pucerons, à nids profonds, et encore plus silicicoles dans leur moyenne ($M = 0.27$) que dans leur biotope favori ($A = 0.33$). Ce facies optimum est manifestement en prairies et dans les cultures: les Lasius y occupent 44% des stations, contre moins de 25% en lieux peu modifiés par l'homme: en forêts intactes méditerranéennes, ils manquent souvent. Bien que passablement souterrains, il s'agit donc, comme pour les Lasius bruns, d'Insectes importés avec les produits agricoles: E. O. Wilson (1951), pense que les Lasius proviennent d'Asie orientale. Les formes jaunes préfèrent les fortes pentes (35 à 55°) et l'exposition NW, la plus froide et humide.

Camponotus sylvaticus (01.). $M(0.30)$ est très proche de $A(0.35)$, cette dernière valeur correspondant à la moyenne des bois de Chênes et des landes incultes: l'Insecte ne mérite guère son nom d'espèce, car il a ses maxima sur des pentes dénudées fortes (40 à 55°), siliceuses, à pierres peu stables: c'est la Fourmi de France supportant le mieux les éboulis croulants. La forme nord-africaine très voisine: C. barbaricus (Forel) a la même adaptation. C. sylvaticus est thermophile, surtout des versants exposés au SE, notamment dans le Parc national de l'île de Port-Cros, où il pullule sur micaschistes et gneiss.

Acrocoelia auberti Em. $A = 0.42$ dans les landes et garrigues incultes, où il domine souvent. N'occupé que 17% des stations polluées, bien qu'il supporte, mieux que les autres Fourmis, les rassemblements de Moutons des bergeries. Toujours absent des fortes pentes, manque également au dessus de 750 mètres. M est par contre calcicole: 2.32, parce que cette Fourmi de basses altitudes se réfugie en montagne sur les calcaires, plus chauds. Originaire du Maroc, supporte partout fort bien l'inondation, ses larves étant accolées aux pierres par leurs poils crochus. Principale concurrente des Lasius comme éleveuse d'Homoptères.

Tapinoma. Il s'agit surtout ici de T. nigerrimum, originaire du Maroc, l'espèce erraticum (Latr.), originaire d'Asie, étant subordonnée. $A = 0.75$ et $M = 1.9$. Comme la précédente, préfère les pentes faibles, mais abonde bien plus en facies modifiés par l'Homme et inondables que dans les garrigues et forêts intactes.

Pheidole pallidula (Nyl.). Vient juste après les Plagiolepis comme Fourmi dominante: 13% des nids méditerranéens en France. Peu exigeante vis à vis du terrain ($A = 0.95$ et $M = 1.54$), elle habite plutôt les pentes fortes exposées au SW ou au SE. Résiste bien aux incendies, d'ailleurs son facies préféré est la forêt de Pins. D'après Santschi (1935), P. pallidula proviendrait du Sud de la Russie.

Lasius bruns. Nous réunissons ici L. alienus (Förster), emarginatus (01.) et niger (L.) Comme les Lasius jaunes, ils sont favorisés par les

cultures et les pollutions diverses, mais restent communs en forêts. N'exigent pas d'humus épais, sont indifférents à la pente mais dominant en exposition NW. $A = M = 1.1$.

Cataglyphis cursor (Fonsc.). $A = 1.7$ et $M = 1.4$. Domine en terrains cultivés ou pollués, de faible pente, surtout sur les argiles. Le genre Cataglyphis, d'origine saharienne (15 espèces au grand désert) possède en France ce seul représentant, peu avide de chaleur (aussi commun sur les pentes NW qu'au SE). Il se manifeste, comme les Messor, en tant que Fourmi introduite avec les denrées agricoles.

Camponotus cruentatus (Latr.) Voici le premier calcicole très net ($A = 3.5$; $M = 9.3$). Les bois de Chênes et de Pins lui conviennent également. Avantage par les pentes et altitudes moyennes (15 à 30° et 50 à 600 mètres), assez indifférent à l'humus et à l'exposition. Ne dépasse guère 650 m. en montagne. Présent dans l'Estérel.

Aphaenogaster subterranea (Latr.). Recherche l'ombre, et, entre deux forêts voisines, favorisé par celle qui est la plus polluée par l'homme: ses maxima au Verdon, région inhabitée, sont près des rares sentiers fréquentés par les touristes. $A = 4.2$ et $M = 9.6$. Surtout sur pentes faibles orientées au NE ou au NW.

Camponotus aethiops (Latr.). $A (5.1)$ est très voisin de $M (5.8)$. Fourmi de pentes faibles, avec optimum au SW entre 400 et 600 mètres. Un peu plus commun dans les landes (29% des localités) qu'en forêts de Chênes (22%). Ne supporte pas les pollutions, mais indifférent à l'épaisseur de l'humus.

Nous arrivons aux calcicoles les plus accentués (A supérieur à 9), aussi nettement calcicoles en moyenne, puisque M varie de 3 à 73:

Crematogaster (Orthocrema) sordidula (Nyl.). Eleveur d'Homoptères, à nids superficiels. Milieux optima: bois de Chênes et landes, tous deux avec 35% des stations. Encore fréquent dans les maquis très siliceux de l'Estérel, mais ne pullule que dans les forêts denses de Chênes verts sur calcaire, même si les pierres sont instables. Assez indifférent à l'humus, aux pentes et aux expositions. $A = 10$, $M = 3$.

Tetramorium caespitum (L.). Espèce sûrement introduite par l'homme, puisqu'elle manque dans le Parc national suisse de l'Engadine, protégé depuis 70 ans, mais abonde dans les cultures de Zernez, à qq. km de là. Nettement plus fréquente en biotopes altérés qu'en forêt. Remonte jusqu'à 2400 m., mais, en altitudes plus basses, habite surtout les pentes au NW ou au NE.

$A = 25.5$, donc très calcicole en lieux habités, mais $M = 4.4$: commune sur le granite dans les Alpes et les Pyrénées.

L'espèce voisine T. semilaeve (André), originaire du Maroc, est un peu plus calcicole mais peu différente par ailleurs, sauf le fait qu'elle ne dépasse guère 1400 mètres en montagne. Subordonnée à la précédente presque partout.

Terminons par le record des calcicoles, absent ou rare dans tous les lieux siliceux:

Aphaenogaster gibbosa (Latr.). $A = 141$; $M = 73$. Optimum dans les landes

à Genêts et Thyms des Alpes calcaires peu habitées, de 500 à 1300 mètres (Verdon etc...). Ailleurs, peu commun ou rare, très subordonné aux Fourmis amenées par l'homme, telles que Messor, Pheidole, Tetramorium, Lasius etc.. Indifférent à l'humus, mais désavantagé par les pentes supérieures à 40° et par les expositions autres qu'au SW.

3. Considérations générales.

Ayant établi grosso modo les % moyens de chaque Fourmi commune dans le région méditerranéenne de France, on peut donner les approximations suivantes:

En général, les silicicoles francs représentent environ 30% du total des fourmilières, les Fourmis peu spécialisées (M de 0.9 à 1.4) feraient 33%, les calcicoles nets (M au moins de 3) 21%. Les 16% restants correspondent à des espèces peu abondantes, pour lesquelles les chiffres actuels ne permettent guère de conclure. Indiquons toutefois que Messor rufitarsis est bien plus calcicole que ses congénères.

Le calcaire doit agir, non seulement comme roche plus chaude et plus perméable, mais aussi par les pH plus élevés des sols: des expériences sur les larves, à des pH variés, nous renseigneraient. Les pinèdes, acidifiant le sol et souvent incendiées, sont le milieu le plus variable d'une forêt à l'autre.

SUMMARY

Ant nests have been counted in 89 calcareous stations and 104 more or less siliceous places, in the french mediterranean zone, from spanish to italian frontiers. For the 17 commonest species, it is possible to evaluate the mean Ca/Si relations, according to the relative numbers of nests.

Six species are clearly silicicolous: Plagiolepis, yellow Lasius, Camponotus sylvaticus and Acrocoelia auberti. Five Ants, less specialized, have Ca/Si between 0.9 and 1.4. Seven Ants are calcicolous, the maximum being shown by Aphaenogaster gibbosa, absent or very rare on siliceous grounds: its Ca/Si reaching from 73 to 141.

So, half of the nests studied pertain to specialized ants, truly silicicolous or calcicolous. The other half belong to less specialized species, the commonest being Pheidole pallidula.

REFERENCES

- BERNARD, F. (1946) Notes sur les Fourmis de France. II: Peuplement des montagnes méridionales (Ann. Soc. entom. Fr., 115, pp 1-36)
- BERNARD, F. Résultats de la concurrence naturelle chez les Fourmis terricoles de France et d'Afrique de Nord: évaluation numérique des sociétés dominantes (Bull. Soc. Hist. nat. Afr. du Nord, 1958, 49, pp. 302-356)
- BERNARD, F. (1969) Les Fourmis de la forêt de Mâmora (Maroc). (Rev. Ecol. et Biol. du Sol, VI, pp. 483-513)
- BERNARD, F. (1973) Ecologie des Fourmis à Breuil-Cervinia (Aosta) (Rev. Ecol. et Biol. du Sol, s.p.)
- BERNARD, F. (1973) Les Fourmis de l'île de Port-Cros (Bull. Soc. fr. d'Ecologie, 26 pp., s.p.)
- CHAPMAN, F. M. (1928) The quantitative analysis of environmental factors (Ecology, 9, pp. 61-518)
- LAMOTTE, M. et BOURLIERE, F. (1969) L'échantillonnage des peuplements animaux en milieux terrestres (Masson, Paris, 302 p.)
- MAC COLLOCH, J. W. et HAYES, W. P. (1922) The reciprocal relations of Soil and Insects (Ecology, 3, pp. 288-487)
- TALBOT, M. (1934) Distribution of Ant Species in the Chicago region, with reference to ecological factors and physiological toleration (Ecology, 15, pp. 416-439)