

Influence des densités végétales sur les fourmis méditerranéennes

PAR

Francis BERNARD

Ecologie, Université de Nice, parc de Valrose, F-06034 Nice

Summary

For the first time, countings of plants and ant nests, in 915 stations of southern France and 300 of North-Africa, allows to know the optimal density of plants for the 37 more common species. Those statements have all been made in squares of 100 m², where the number of plants varies from 13 to 4000 in a square, and the numbers of nests from one to 76.

We call *oligotrophic* the ants optima by less than 500 plants in the square, so dry places. Among them are several species quantitatively prevailing, like *Pheidole pallidula* in France, *Monomorium salomonis* and *Tapinoma simrothi* in Maghreb.

Mesotrophic are the ants optima between 500 and 1500 herbaceous plants. Here are the prevailing *Plagiolepis pygmaea*, and the majority of species. 3 species only are *eutrophic* (1500 to 4000 herbaceous plants in the square). Those grasslands forms are *Lasius alienus*, here prevailing, *Orthocrema sordidula* rather common, and *Diplorhoptum pygmaeum*, sometimes common in Camargue and on Annot sandstones.

We study the optimal numbers of trees, and the report n/b (mean number of nests in places without trees/number in forests 6 to 44 trees by square). The most forest ants (15 to 24 trees by mean) are : *Formica gagates*, *Aphaenogaster subterranea* and *Messor rufitarsis*, that last being very surprising for an harvesting ant. The least forest is *Tapinoma nigerrimum*. *Camponotus cruentatus* inhabits garrigs and maquis in France, but, in North-Africa, it is chiefly a freeland ant, because garrigs and maquis are here too dry.

Introduction, méthodes et régions adoptées

En 1938, l'écologie des fourmis méditerranéennes nous a paru fort mal connue. Par exemple, pour chaque espèce, rien de précis n'avait été établi sur ses terrains favoris, la pente et l'exposition du sol, les densités d'arbres et de plantes basses.

Aussi avons-nous entrepris des relevés quantitatifs méthodiques, tous de même dimension, en 12 régions (5 siliceuses et 7 calcaires), de la frontière espagnole à l'italienne et, au Nord, jusqu'au Mont Ventoux (Vaucluse). En 40 ans, près de mille relevés furent pratiqués, dont 760 en zone de l'Olivier et 155 dans la zone alpine sans Oliviers (900 à 2000 mètres). Voici le principe de chacun de ces comptages dans la nature :

Un carré de 100 m² (10 m. de côté) est délimité, puis on y dénombre, d'une part les plantes (dont le total varie de 13 à 4000 par carré), d'autre part, les fourmières terricoles (il y en a de 1 à 76 par carré). Ayant discuté ce procédé dans nos travaux de 1958 et de 1979, on ne le critiquera pas ici. Sur environ 190 fourmis différentes de Provence, les terricoles représentent 94 espèces, dont 37 assez communes pour avoir été notées en plus de 100 relevés. Cidessous, on comparera surtout 23 espèces, dont 8 ont aussi fait l'objet de relevés en Afrique du Nord, ce qui permet de les placer sur nos diagrammes 1 et 2.

Citons enfin les régions parcourues, en notant les plus instructives. Les chiffres entre parenthèses pour chacune donnent le nombre total de carrés locaux :

Zones siliceuses : d'Est en Ouest : Estérel (135), Maures (74), îles d'Hyères (33), Camargue (30), Albères (81), Canigou (40) ; Alpes : grès d'Annot (43).

L'Estérel est une zone naturelle remarquable, car ses roches (surtout rhyolites et pyromérides) sont les plus acides d'Europe, leur teneur en CaO allant seulement de 0,3 à 1,9 %. Les autres roches siliceuses communes (grès, granites, micaschistes, etc..) ont de 2 à 8 % de chaux. Ces roches de l'Estérel éliminent complètement les fourmis calcicoles, telle *Aphaenogaster gibbosa*.

Les Maures sont le massif le plus densément boisé, surtout en chênes-liège. Pour l'île de Port-Cros, le lecteur est renvoyé à notre publication de 1977. Ce Parc national a trois fourmis endémiques, et 26 espèces banales des Maures y font défaut. Les Albères (autour de Banyuls) sont la zone de France la plus riche en fourmis, dont 25 sont d'origine ibérique. La Camargue, argilo-salée, est riche en galets siliceux amenés par le Rhône.

Zones calcaires : Alpes maritimes (185), calcaires peu élevés du Var (36), parages des gorges du Verdon (44), Sainte Baume (66), Alpilles (18), Vaucluse (63), Languedoc (20). Le Verdon et la Sainte Baume ont, de loin, fourni les résultats les plus intéressants. Dans notre note de 1975, on verra la dominance d'une fourmi à nourrices (*Proformica ferreri* BONDROIT) sur les crêtes de la Sainte Baume. Les gorges du Verdon, dépourvues de sources, sont la partie de Provence restée la plus sauvage, très peu habitée. Les fourmis introduites ailleurs par l'homme (surtout les *Messor* et *Lasius*), y sont rares, si bien que la dominance appartient à *Aphaenogaster gibbosa*, très subordonnée dans les six autres régions calcaires, et généralement nulle dans les cinq siliceuses.

Commentons maintenant les diagrammes 2 et 3, en insistant sur les cas d'espèce les plus inattendus :

Résultats

1. *Résultats schématisés sur la figure 2* (optima de ligneuses et d'herbacées) :

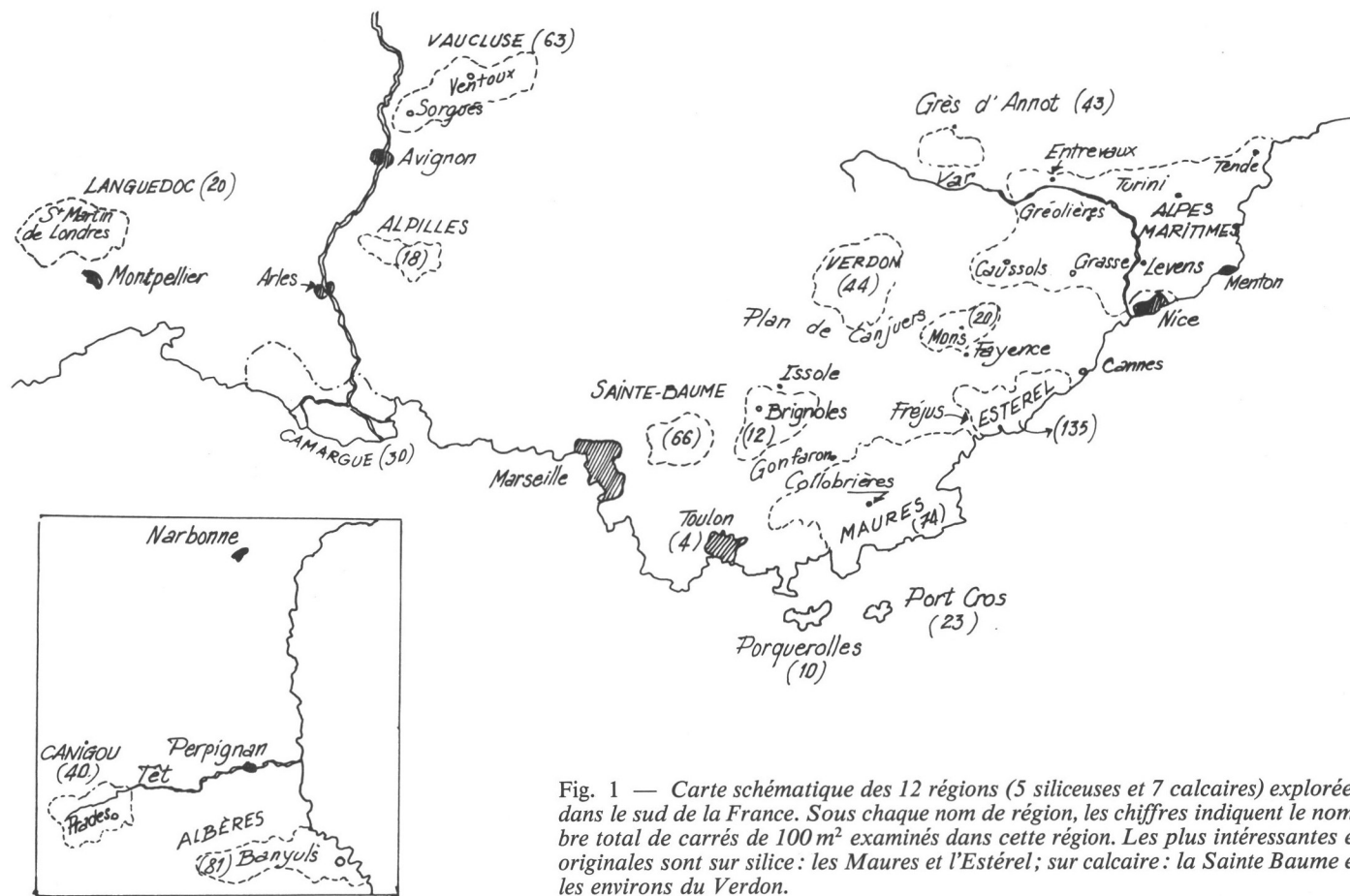


Fig. 1 — Carte schématique des 12 régions (5 siliceuses et 7 calcaires) explorées dans le sud de la France. Sous chaque nom de région, les chiffres indiquent le nombre total de carrés de 100 m² examinés dans cette région. Les plus intéressantes et originales sont sur silice : les Maures et l'Estérel ; sur calcaire : la Sainte Baume et les environs du Verdon.

Les chiffres (nombres de plantes sur 100 m²) correspondent aux optima de chaque espèce commune, établis comme suit :

On considère les stations où la fourmi est 2 à 10 fois plus abondante que dans la moyenne générale des carrés (ainsi, pour *Plagiolepis pygmaea*, dont

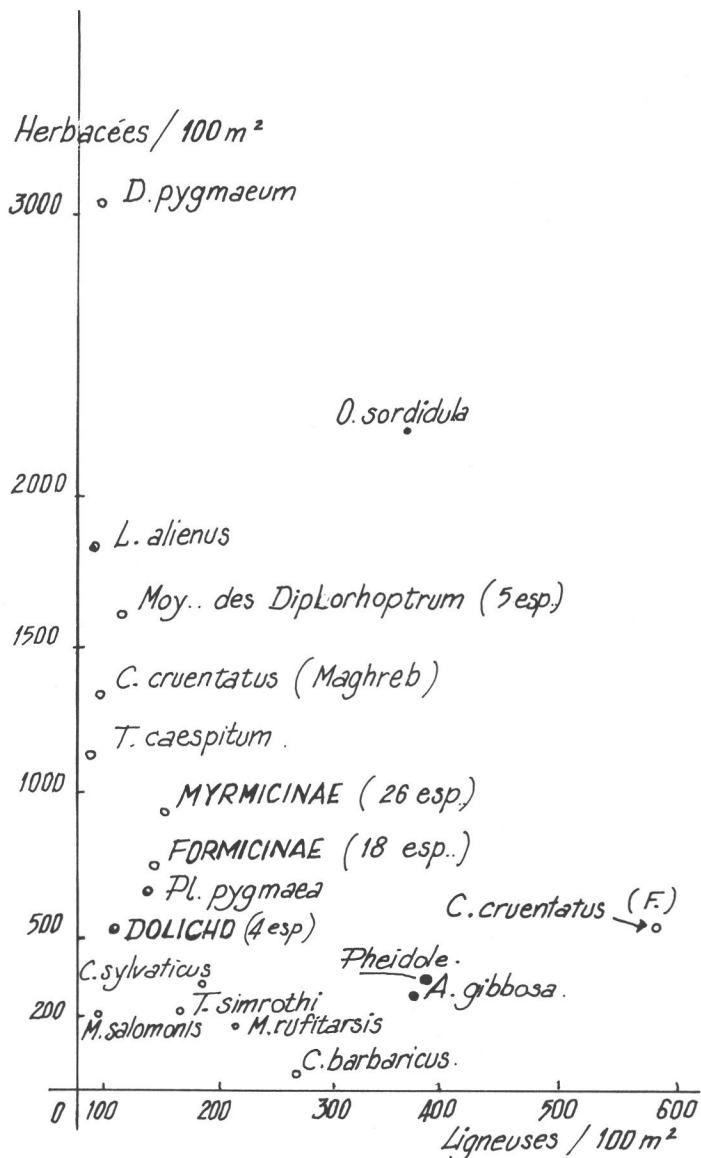


Fig. 2 — Optima de fourmis communes vis-à-vis du nombre de plantes ligneuses basses sur 100 m² (en abscisse), et vis-à-vis du nombre d'herbacées (ordonnée). Les moyennes des sous-familles, avec les nombres d'espèces étudiées, sont indiquées.

la moyenne fait 15 % du total des nids, on examinera les relevés où elle atteint 30 à 100 % des nids), et l'on calcule, pour ces stations optima (8 chez *Plagiolepis*, 5 à 15 chez les autres fourmis), la moyenne des plantes sur 100 m², distinguées en : arbres, plantes ligneuses basses, plantes herbacées.

En abscisse, nombres optima de ligneuses ; en ordonnée, nombres d'herbacées. Les ligneuses basses les plus fréquentes sont les cistes, genêts ou Térébinthacées. En herbacées, les 4/5 des prairies naturelles sont à graminées, 1/5 environ avec dominance de légumineuses. Une prairie dense va de 1000 à 4800 plantes sur 100 m². Maquis ou garrigues dépassent rarement 600 ligneuses.

Pour choisir des catégories d'abondances végétales, nous avons été amenés à utiliser des termes écologiques, familiers aux biologistes des mers et des eaux douces, mais, jusqu'ici peu employés en zone terrestre. Le choix des limites est un peu arbitraire ; voici, en tous cas, les valeurs adoptées :

a) Appelons *oligotrophes* les fourmis dont l'optimum est par moins de 500 herbacées soit moins de 5 plantes par m² moyen. Les huit oligotrophes figurées ici comprennent plusieurs espèces dominantes :

Pheidole pallidula (NYL.) est la forme prépondérante du Sud de la France (18 % des nids dans la moyenne de nos 760 stations), et est sans doute la plus indifférente à la nature du terrain : aussi commune en Camargue que dans l'Estérel et les Alpes maritimes. Elle est moins commune en Afrique du Nord, où elle préfère l'argile humide et les oasis, tandis qu'en France son milieu favori est dans les maquis (33 % des fourmilières).

Monomorium salomonis (L.) domine au Maghreb, même en plein Sahara où ses optima de plantes diffèrent peu de ceux de l'Atlas arrosé.

Tapinoma simrothi (KRAUSSE) pullule près de toutes les cultures nord-africaines, où elle a dû être introduite depuis la Palestine vers 1890 : FOREL ne l'a pas trouvée lors de sa longue exploration de l'Algérie en 1869, or elle abonde dans des oasis où FOREL a séjourné.

Passons à trois autres espèces, rarement dominantes mais dignes d'intérêt :

Messor rufitarsis est la seule fourmi moissonneuse originaire d'Europe (sans doute des Alpes calcaires). Son écologie est très distincte de celle des autres *Messor*, qui proviennent du Maghreb et recherchent des prairies sans arbres. Elle est nettement forestière, et ses optima sont sur argiles et tufs (on se demande comment ses graines n'y germent pas ?).

Camponotus sylvaticus (OL.) est mal nommé, car il abonde sur les rhyolites les plus arides de l'Estérel, et, à Banyuls, sur des schistes sans arbres ! On peut le considérer comme la plus xérophile des fourmis communes (encore plus xérophiles sont les *Proformica* des karsts, mais elles ne font que 1 à 2 % des nids).

Lasius niger doit être introduit d'Asie. Dans les forêts du Canigou et du Ventoux, il a beaucoup augmenté grâce aux travaux modernes de reboisement. Son écologie, plutôt forestière et calcicole, s'écarte beaucoup de celle de son congénère très voisin *L. alienus*, surtout silicicole de prairies.

b) Nommons *mésotrophes* les fourmis dont les optima se tiennent entre 500 et 1500 herbacées. Elles comprennent la plupart des 40 espèces les plus étudiées, dont la plus commune est *Plagiolepis pygmaea* (LATR.). Eleveuse de pucerons et coccides sur les racines du nid, cet insecte minuscule, assez silici-

cole a son milieu préféré dans l'humus épais des forêts de chênes-liège des Maures, où il y en a souvent 40 à 70 nids sur 100 m². *P. barbara* (SANT.) la remplace en Afrique du Nord, où son écologie diffère peu de celle de *P. pygmaea*. *Barbara* existe en France, où, jusqu'ici, elle ne se montre abondante que dans certaines forêts de l'Estérel.

Acrocoelia auberti EM. est sans doute originaire du Maroc nord, où elle présente sa plus grande variabilité morphologique. Egalement éleveuse d'Homoptères, elle résiste bien aux inondations, et supporte en France bien plus de ligneuses qu'au Maghreb.

Aphaenogaster subterranea et *Formica gagates* sont les plus forestières de nos fourmis. Toutefois, *subterranea* est parfois commun dans des prairies sans arbres. *Gagates* ne le pourrait pas, ses reines fondatrices ne pondant que sur les racines de chênes.

Tetramorium caespitum, la seule fourmi abondante à la fois au nord de l'Europe et en Provence, est omnivore et assez calcicole. Elle préfère les prairies en faible pente, donc elle supporte l'inondation. Certains nids contiennent des graines de légumineuses (surtout luzernes). Au Verdon, le calcul montre une bonne corrélation entre *caespitum* et légumineuses denses.

Terminons ce groupe mésotrophe par un *Camponotus* :

C. cruentatus (OL.) domine, non par les nombres d'♀, mais par leurs poids individuels : cette grosse fourmi atteint, en effet, 30 à 35 mg, ses concurrentes dépassant rarement 12 mg. Sur la figure 2, l'écart est considérable entre le milieu des *cruentatus* de France et celui de la même espèce au Maghreb. En France, son optimum a plus de 580 ligneuses, tandis qu'en Algérie il a seulement 20 ligneuses ! Cela tient probablement à ce que les maquis et garrigues sont des biotopes trop secs en Algérie, recevant seulement 200 à 500 mm de pluie, tandis qu'en France ils bénéficient de 750 à 1200 mm selon les régions.

c) Peu nombreuses en espèces sont les fourmis *eutrophes*, avantagées avec plus de 1500 herbacées. En pays froids, une prairie dense augmente la température moyenne des sols sous-jacents, ce qui protège les larves de fourmis, notamment chez *Myrmica* et *Lasius*. Sous climat méditerranéen, ce milieu doit être trop chaud, et peut-être trop humide pour des fourmis provençales.

Parmi les formes communes, trois seulement sont à citer comme eutrophes, mais il y en aurait bien plus en haute montagne ou en Scandinavie.

Lasius alienus pullule souvent dans les prairies, à plus de 900 m. d'altitude. Mais il reste banal dans les prés des environs de Marseille et de l'Estérel, surtout si l'homme les arrose.

Orthocrema sordidula supporte bien plus de ligneuses (optimum : 390). C'est surtout une fourmi de garrigues, une des plus curieusement spécialisées comme biotope général : presque partout, calcaires à *terra rossa*, exposés à l'Est et en pente de 8 à 9°. Les autres fourmis ont des tolérances de pentes et d'expositions bien plus variées. Dans l'Estérel, nous venons de décrire *O. esterelana*, bien plus silicicole et banale dans les maquis. Voisine de *O. sordidula*, elle élimine de l'Estérel ce congénère, pourtant commun dans les Maures.

Enfin, *Diplorhoptrum pygmaeum* BERNARD est la plus eutrophe, souvent dans des prés à 3000 ou 4000 plantes par 100 m². Trouvé d'abord dans l'Estérel en 1950, il y est assez rare, mais plus tard je l'ai trouvé commun en Camargue et sur les grès d'Annot. Sexués ailés décrits de Camargue en 1977.

2. Résultats sur la figure 3 (densités d'arbres et rapport n/b):

n est l'optimum de l'espèce sur terrains sans arbres. b est l'optimum en forêts (6 à 24 arbres par 100 m²). Les boisements les plus denses se trouvent

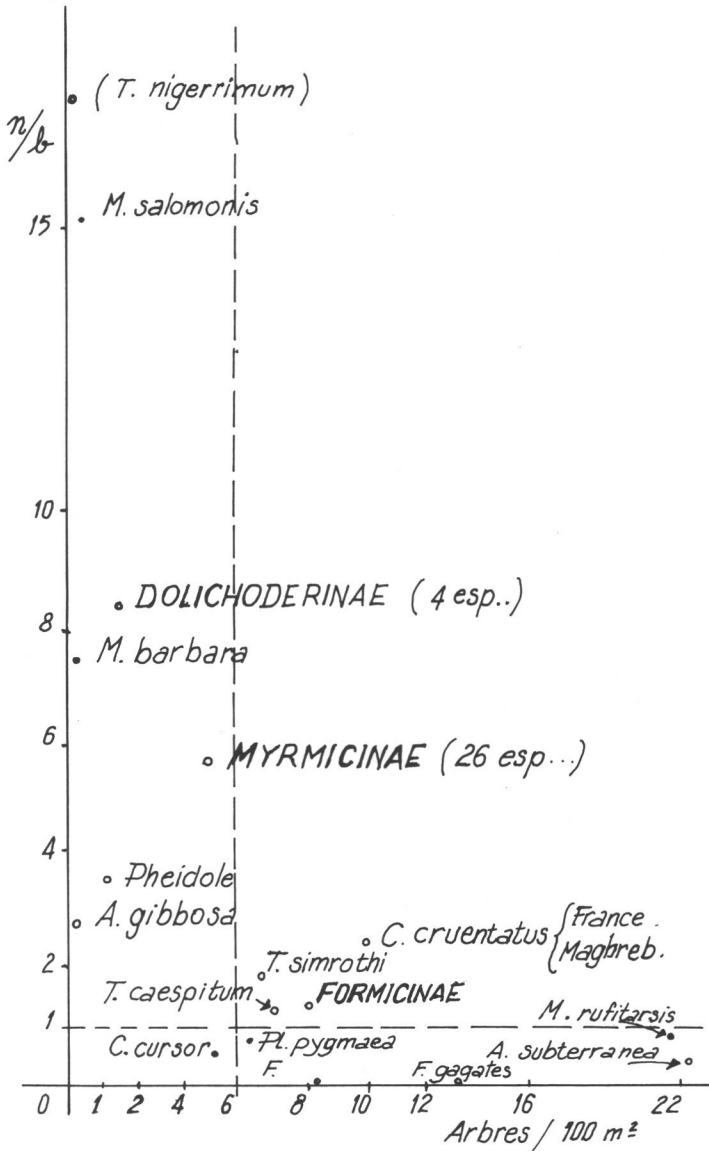


Fig. 3 — Optima de fourmis communes vis-à-vis du nombre d'arbres sur 100 m² (abscisse) et, en ordonnée, vis-à-vis du rapport moyen de n (lieux sans arbres) sur b (forêts avec 6 à 24 arbres sur 100 m²).

dans la Réserve nationale de l'île de Port-Cros, où il y a souvent 30 à 44 chênes verts. Là, comme dans des chênaies analogues à Mons (Var), *Aphaenogaster subterranea* domine.

Le schéma ne sépare pas les pins des chênes, mais, en Provence, les bois de chênes-liège ou de chênes pubescents ont une faune bien plus variée que celle des pinèdes, trop souvent incendiées dans leur histoire. Seules *Formica fusca*, *Lasius niger* et *Camponotus cruentatus* restent communs sous les conifères : ils doivent supporter cendres et acroléine des incendies.

On remarquera qu'une moissonneuse : *Messor rufitarsis*, et une insectivore : *Cataglyphis cursor*, se révèlent plus forestières que leurs congénères. C'est très net au pied de la Sainte Baume, et à Saint-Cézaire (près de Grasse), où de belles formations de chênes pubescents montrent l'abondance de ces espèces. *Camponotus aethiops* préfère aussi les chênes pubescents.

En Afrique du Nord, les deux dominantes diffèrent peu l'une de l'autre. *Tapinoma simrothi* est souvent forestière, tandis que *Monomorium salomonis*, au nord du Sahara, peuple des terrains dénudés. Au désert, il domine largement en lieux très arides, mais peut habiter certaines palmeraies, comme El Goléa. En ordonnée, le rapport n/b montre de grands écarts. La moins forestière est *Tapinoma nigerrimum*, dont je ne connais aucune station sous bois. Ses seuls emplacements un peu ombragés sont les garrigues du Canigou, grâce au grand *Cistus ladaniferus*. Là, *T. nigerrimum* loge dans un sable grossier. *A. gibbosa*, également très peu forestière, est la plus calcicole de toutes nos fourmis : en moyenne, 24 fois plus fréquente sur calcaire que sur silice, les autres calcicoles au plus 7 fois plus communs sur calcaire.

3. Fourmis reliées à des plantes particulières

Trois cas d'une telle liaison peuvent être établis. On a déjà signalé ci-dessus la corrélation de *Tetramorium caespitum* avec les légumineuses, bien constatée notamment au Verdon, et près de Zernez (Grisons, Suisse).

Le deuxième exemple concerne *Aphaenogaster gibbosa*. Au Verdon, seule région où cette espèce est dominante, elle est liée au thym. Ses stations les plus riches sont aussi avec le thym pour plante principale. Dans le reste du Midi, jusqu'à présent, je n'ai jamais trouvé *A. gibbosa* dans des carrés dépourvus de thym. Cette fourmi étant insectivore, sa nourriture ne dépend pas du thym, mais il doit y avoir simplement coïncidence entre le biotope favori du thym et celui de l'*Aphaenogaster*.

Enfin, le troisième cas est celui d'*Aphaenogaster gemella* (ROGER), insecte commun en Afrique du Nord, sans doute commun en Espagne (il est décrit des Baléares), et rare dans le sud de la France : connu de Camargue et de Villefranche-sur-Mer. En forêt de Mâmora (Maroc nord), nous avons vu cette fourmi transporter des pétales de cistes. Comme *gemella* est dominante en Mâmora (en moyenne : 40 % des fourmilières locales), nous avons fouillé ses nids, ici dans le sable. Tous les terriers contenaient des quantités de fleurs, principalement celles de *Lavandula stoechas*, mais aussi celles de cistes et de petites composées. Par contre, les légumineuses ne sont jamais récoltées : aucun nid de *gemella* dans les prairies à légumineuses. En Mâmora domine donc une fourmi florivore. Aux environs d'Alger, aussi dans l'Ouarsenis à 1200 m., *A. gemella* prend surtout de petites composées, plus rarement des labiées, pas de cistes : les préférences varient donc avec la région.

Bibliographie

- BERNARD, F., 1958. Résultats de la concurrence naturelle chez les fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord. *Bull. Soc. hist. nat. Afr. N.* 49 :302-356.
- BERNARD, F., 1974. Recherches écologiques sur les fourmis et la végétation des gorges du Verdon. *Bull. Mus. hist. nat. de Nice*, 11 :57-79.
- BERNARD, F., 1975. Ecologie des fourmis des grès d'Annot. *Bull. Mus. hist. nat. de Nice* 12 :43-54.
- BERNARD, F., 1976. Trente ans de recherches sur les fourmis du Maghreb. *Bull. Soc. hist. nat. Afr. N.* 67 :81-118.
- BERNARD, F., 1977. Ecologie des fourmis du Parc national de Port-Cros. *Bull. Museum hist. nat. Paris* 441 :53-82.
- BERNARD, F., sous presse. Fourmis et milieu en France méditerranéenne. Lechevalier, Paris.
- BRIAN, M.V. (Ed.), 1978. Production ecology of ants and termites. Cambridge Univ. Press. 410 p.
- LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE, F., 1969. L'échantillonnage des peuplements animaux en milieu terrestre. Masson, Paris, 302 p.