

# PEUPELEMENTS DE FOURMIS DES ALBERES ORIENTALES (PYRENEES - ORIENTALES, FRANCE) (Première partie)

*Ants populations of eastern Albères (Pyrénées-Orientales, France)(Part one)*

F. SOMMER et H. CAGNIANT

Laboratoire de Bioécologie des Insectes,  
Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse Cédex, France

MYRMECOCOENOSSES  
FACTEURS ECOLOGIQUES  
ALBERES ORIENTALES  
PYRENEES  
FRANCE

**RÉSUMÉ** — Les communautés de Fourmis ont été étudiées dans la région de Banyuls-sur-Mer (Partie orientale des Albères, Pyrénées-Orientales, France). L'analyse multivariée des données de terrain permet de dégager trois grands ensembles cénotiques, chacun pouvant se subdiviser en plusieurs sous-groupements écologiques. *Aphaenogaster subterranea* associé à *Leptothorax lichtensteini* ou *L. nylanderi* et à *Lasius*, dominant dans les formations forestières (Chêne vert, Chênes à feuilles caduques, Hêtres). *Tetramorium caespitum* et *Lasius myops* accompagnés de *Myrmica scabrinodis* et de divers *Formica*, *Lasius* et *Tapinoma* peuplent les formations non forestières d'altitude (pelouses, maquis). Les formations euméditerranéennes (sauf Chêne vert) sont les plus riches en espèces et nids. *Plagiolepis pygmaea*, *Pheidole pallidula* et *Diplorhoptum banyulensis* y abondent partout avec *Leptothorax lichtensteini*, *L. recedens*, *Formica gerardi*, des *Lasius* et des *Camponotus* lorsque l'on est en maquis arboré de Chênes lièges; avec *Acrocoelia auberti*, *L. myops*, *Leptothorax racovitzai*, *L. niger*, *Tapinoma erraticum*, *Tetramorium semilaeve* et des *Messor* en pelouse à Brachypode rameux. Les divers maquis à Cistes, Bruyère et Ajonc hébergent des faunes intermédiaires à *Aphaenogaster senilis occidua*, *Orthocrema sordidula*, des *Camponotus*, etc... Une relation très nette s'observe entre les paramètres de végétation (physionomie, nature) et les peuplements de Fourmis. L'influence de l'altitude, de la pente, de l'exposition est également évoquée; l'accent est mis sur l'importance du nombre de pierres qui, en tant qu'abris potentiels, paraissent jouer un rôle non négligeable sur la richesse et la diversité des myrmécocénoses.

ANT COMMUNITIES  
ECOLOGICAL FEATURES  
EASTERN ALBERES  
PYRENEES  
FRANCE

**ABSTRACT** — Ant communities were studied in the region of Banyuls-sur-Mer, eastern Albères Range, eastern Pyrennees, France. Mutivariate analysis of fields data brought to set up three biocoenotical unities, each of them can be split into several ecological groups. *Aphaenogaster subterranea* associated with *Leptothorax lichtensteini* or *L. nylanderi* and several *Lasius* sp. were found dominant in forests (Holm oaks, deciduous oaks, beeches). *Tetramorium caespitum* and *Lasius myops* with *Myrmica scabrinodis* and several species of genera *Formica*, *Lasius* and *Tapinoma* lived in treeless altitudinal grassland and scrubs. Eumediterranean habitats (except Holm oak) were found richest in species and nests. *Plagiolepis pygmaea*, *Pheidole pallidula* and *Diplorhoptum banyulensis* were found everywhere, together with *Leptothorax lichtensteini*, *L. recedens*, *Formica gerardi* and some species of *Lasius* and *Camponotus* in coal oak shrubs; and with *Acrocoelia auberti*, *Lasius myops*, *Leptothorax racovitzai*, *Leptothorax niger*, *Tapinoma erraticum*, *Tetramorium semilaeve* and some *Messor* in *Brachypodium ramosum* grasslands. Mixed fauna of *Aphaenogaster senilis occidua*, *Orthocrema sordidula* and several *Camponotus* were found in varied scrubs such as Cistus, Ulex and Erica. A conspicuous relation was observed between vegetation parameters (structure and nature) and ant populations. Role of altitude, slope and exposure are briefly discussed. Emphasis is placed on the number of stones in the plots which as potentiel nesting sites and seemed to play an important role on richness and diversity of ant communities.

La partie orientale des Pyrénées françaises ou Chaîne des Albères constitue une région naturelle, un carrefour entre la mer et les Pyrénées, la France méridionale et les influences ibériques (Baudière et Emberger, 1959; Dajoz, 1965; Lumaret, 1978).

Facilitées par la présence du Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer, de multiples investigations ont été entreprises dans la région. Cependant, aucune étude générale de la myrmécofaune locale ne semble avoir paru à ce jour, mis à part certaines citations de captures ou analyses partielles (Bernard, 1958b, 1968, 1973, 1977b, 1979; Le Masne 1953, 1956, 1961 a et b; Le Masne et Torossian 1965) et quelques recherches biologiques ou systématiques ponctuelles (Cagniant 1973b, Cagniant et Ledoux 1974; Espadaler 1981; Ledoux 1971, 1973; Le Masne, 1970 a et b; Ovazza 1950; Soulié 1961 a et b, 1962; Van Heerdt et Kramer, 1952).

## BUT DE L'ETUDE; DESCRIPTION REGIONALE

Le présent travail se propose de dresser l'inventaire de la myrmécofaune de la partie orientale des Albères et d'étudier les peuplements de Fourmis dans les différents types de milieux de la région.

Les limites retenues pour notre dition sont; au sud de la ligne de crêtes marquant la frontière franco-espagnole; à l'est la mer; au nord la plaine d'Argelès; à l'ouest le Massif de Sorède jusqu'au pied du Pic Neulous.

Le relief de cette zone est relativement hétérogène et abrupt (Gelabert et Regagnon, 1973), malgré une altitude moyenne encore faible (d'est en ouest : Tour de Caroig, 670 m, Pic del Tourn, 609 m, Col de Banyuls, 592 m, Col de la Massane, 983 m, Pic des 4 Termes, 1127 m, Pic Neulous, 1256 m). Le climat relève du type méditerranéen, mais très diversifié localement, par suite d'une topographie accidentée (Gausson, 1926, 1962; Fabre et Guerrier 1980; Gueymard 1975). Banyuls et ses alentours appartiennent à l'étage sub humide tandis que des stations plus élevées comme la Massane se situent dans l'étage perhumide, faisant transition avec un climat plus océanique (Athias-Binche, 1977; Elberger, 1955; Travé, 1963).

Le substrat est partout métamorphique (Cambrien). Les précipitations parfois importantes et la raideur des pentes occasionnent une érosion considérable (Furon, 1950) si bien que les sols restent frustes, ne pouvant évoluer qu'en forêt (sols bruns méditerranéens sur schistes, sols bruns ocreux ou acides plus profonds sur granites ou gneiss).

La végétation présente trois grands étages dont les limites respectives varient selon les conditions locales de relief et d'exposition (Gausson, 1972) :

— euméditerranéen avec Chêne liège et Chêne vert,

le premier ayant souvent artificiellement pris la place du second; mais le Chêne vert remontant beaucoup plus haut que le Chêne liège constitue une série supérieure faisant passage aux Chênes caducifoliés. La dégradation plus ou moins avancée de cette chênaie méditerranéenne donne des maquis à Cistes de Montpellier ou à Ajonc et Calycotome, ou bien des maquis à Bruyère arborescente (Rioux *et al.*, 1955). Sur les sommets des collines et des basses montagnes s'installent des pelouses à Brachypodes rameux dont le maintien est favorisé par le vent.

— supraméditerranéen avec le Chêne pubescent, souvent mêlé de Chêne sessile, d'Erable; par dégradation, on a des landes ou des maquis à Cistes « d'altitude » ou des maquis à Bruyère à balais, ou encore des pelouses pâturées.

— montagnard caractérisé par le Hêtre (Forêt de La Massane), souvent accompagné du Houx et du Noisetier (Baudière, 1974); par places, l'ensoleillement permet l'arrivée du Chêne pubescent. Les crêtes exposées aux vents deviennent le domaine de pelouses « pseudo-alpines » ou de landes à Callune et Genévrier.

— la ripisylve à Aulne et Frêne occupe les berges des cours d'eau, à sol humide à toutes altitudes.

Il existe de nombreux témoignages de l'influence humaine sur la région, en particulier dans l'arrière pays de Banyuls où les anciens murets sont visibles partout (Amandier et Camarasa, 1972); beaucoup de « forêts » de Chênes liège ne sont que le reboisement d'anciennes vignes (Salette, Sérès, Valmy). Si le pâturage et les cultures sont actuellement en régression, l'urbanisation, la construction de routes en plein essor accentuent la dénaturation des milieux. Les feux répétés empêchent la végétation d'atteindre les stades climaciques donnant des formations bâtardes (Amandier, 1974; Godron et Poissonnet, 1972). En 1979, les Chênes liège du bois de La Salette et en août 83, l'ilicaie de la Roubire ont été en grande partie ravagés par des incendies. En fait, il n'est pas d'endroit où le feu ne passe au moins une fois tous les 10 ou 15 ans (Baudière, com. person.).

## METHODOLOGIE

### 1. Choix des localités

Les « stations » ou « localités » ont été sélectionnées afin de couvrir les principaux types de milieux (forêts, maquis, landes et pelouses) dans les 3 étages bioclimatiques de la région définis par les phytosociologues. Dans chaque station, on a noté les descripteurs géographiques, le type de sol, la végétation (nature, physionomie) ainsi que le nombre de pierres susceptibles d'abriter des Fourmis, paramètre dont on verra l'importance.

## 2. Méthode d'échantillonnage

Une revue critique des diverses méthodes d'échantillonnage des peuplements de Fourmis terricoles a été publiée par Levieux (1969). Celle adoptée ici, préconisée par cet auteur, utilise les relevés standardisés. La procédure et sa validité ont été exposées et discutées par ailleurs (Bernard, 1958b, 1964, 1972; Cagniant, 1966, 1972 a et b, 1973 a); aucune amélioration notable ne paraît avoir été apportée depuis, bien que de nombreux myrmécologues aient été sensibles au problème.

## 3. Rappel de quelques principes et remarques pour la région de Banyuls

### a. Recherche des nids

Dans la majorité des pelouses, landes et maquis, la mise à jour des fourmilières terricoles (au sens large) n'offre pas de grosses difficultés : la roche mère affleure partout et il suffit de fouiller sous les pierres, dans les fentes de rocher et de rechercher les ouvertures directes à l'air libre, souvent entourées par un cratère de déblais. Une attention particulière doit cependant être apportée aux larges surfaces dénudées où des colonies de *Pheidole*, *Tetramorium*, *Diplorhoptum* ... peuvent déboucher par un ou plusieurs orifices minuscules (comme c'est aussi le cas des *Goniomma*, *Oxyopomyrmex*, etc... en Espagne ou au Maghreg). Pour les formes vraiment souterraines (*Leptanilla*), la découverte est souvent aléatoire.

En forêt ou dans certains maquis denses, il convient de décapier le sol de sa litière, mais là aussi les horizons restent minces et l'on tombe presque immédiatement sur la roche mère, si bien que toutes les espèces formant des colonies superficielles ne peuvent échapper aux investigations. Mousses et bois morts ne sont pas à négliger. Le cas des endogées ne se pose pas comme dans les contrées où le sol est plus épais (Francoeur, 1966); il est cependant possible, sinon probable, que des colonies de *Stenammas*, *Ponera* ou même *Myrmecina* passent inaperçues ou ne soient souvent décelées que par la capture d'individus isolés.

Les Fourmis arboricoles paraissent généralement abondantes dans les relevés forestiers; mais les nids dans les hautes branches sont inaccessibles. On devra se contenter d'une estimation de leur fréquence en fonction du nombre d'arbres occupés par ces espèces, du nombre de butineuses observées et des quelques colonies effectivement observées.

### b. Individualisation des fourmilières

L'établissement des relevés de Fourmis utilise la société comme unité de comptage, ce qui entend une individualisation correcte des colonies. Celle-ci est immédiate pour les fourmilières bien délimitées (par ex. dans les genres *Aphaenogaster* ou *Myrmica*), petites ou peu populeuses (*Myrmecina*, *Leptothorax*;

sociétés « jeunes » de toutes espèces). Les limites des nids très peuplés, étendus sur plusieurs mètres carrés, colonisant différentes pierres ou présentant des ouvertures éloignées sont plus malaisées à définir; on perd rapidement la trace des galeries dans les interstices de la roche mère. Pour les Fourmis faisant souvent de gros nids, la question se pose lorsque l'on retrouve la même espèce à faible distance d'un emplacement déjà repéré, s'agit-il d'une société différente ou d'une « résurgence » de la colonie déjà observée ?

Tirant leçon de quelques cas favorables ayant permis une fouille approfondie et de tests d'agressivité entre les ouvrières, nous avons convenu de compter systématiquement comme 2 nids distincts les emplacements (pierres, caractères, ouvertures dans le sol) séparés par plus de 1 m pour les formes de petite taille (*Plagiolepis*, *Orthocrema*, *Pheidole*) et par au moins 2 m pour les espèces plus grandes (*Lasius*, *Acrocoelia*, *Tapinoma*, *Formica*); cette distance est portée à 3 m pour les gros *Camponotus* ou *Messor*. Ce procédé ne paraît pas donner de dénombrement par défaut; par contre, *P. pygmaea*, *Lasius niger*, plus rarement d'autres *Lasius* ou *Tapinoma* peuvent être sur-évalués. La méthode est donc biologiquement critiquable (une même très grande colonie comptée pour 2 ou 3), mais écologiquement acceptable, puisqu'elle rend compte de la plus grande dynamique des espèces favorisées par le biotope.

### c. Surface standard = 100 m<sup>2</sup>

On a conservé dans les Albères, la surface standard de 10 x 10 m pour les carrés, utilisée par l'un de nous en Afrique du nord. Vu la relative dispersion des fourmilières en pays méditerranéen et la taille des colonies, ces dimensions permettent de saisir une part notable de la myrmécofaune lors de chaque « prélèvement ». A 2 personnes, il faut compter 2 à 3 h par carré. L'exécution pratique peut cependant devenir ici assez pénible, en particulier dans certains maquis denses où il faut presque une demie journée pour fouiller les 100 m<sup>2</sup>. En outre, il a parfois été difficile de trouver des parcelles homogènes suffisamment étendues en évitant d'être adjacent ou à cheval sur des écotones comme cela peut arriver facilement au niveau des Chênes lièges ou dans beaucoup de maquis à Cistes.

### d. Nombre de répétitions

Les chances de mettre à jour la majorité des espèces du peuplement (et à la limite toutes) augmentent lorsque l'on multiplie les prélèvements. Lors de notre étude, chaque localité a été visitée à plusieurs reprises entre 1969 et 1972 (Cagniant), puis entre 1979 et 1983 (Cagniant et Sommer; Sommer). Au total, chacune a donné lieu à 8 à 15 carrés selon la complexité de sa myrmécofaune. En forêt d'Algérie, Cagniant (1972 b) a proposé une relation entre le nombre de nids et le nombre d'espèces de Fourmis

terricoles; selon le type de milieu prospecté, la probabilité de découvrir toutes les espèces de la myrmécocoenose dépasse 80 % lorsqu'on a fouillé 5 à 13 carrés de 10 x 10 m. Dans les Albères, il a été exceptionnel de trouver des espèces supplémentaires au relevé après le 4e ou le 5e carré dans les milieux à peuplement plutôt pauvre comme les forêts denses ou certaines landes; dans ceux plus ouverts (pelouses, maquis clairs), à peuplement diversifié, toutes les espèces paraissaient généralement décelées à l'issue du 7e carré.

#### e. Période des recherches

Les recherches ont été menées de la mi-mai à la mi-juillet dans la zone de basse et moyenne altitudes; elles se sont poursuivies jusqu'en août plus haut. On a évité les phases de forte chaleur et de sécheresse prolongées pendant lesquelles beaucoup d'espèces disparaissent. En règle générale, les moments de plus grande activité des Fourmis semblent la fin de matinée et le début de soirée.

#### f. Identification des espèces

Pour les genres difficiles (*Leptothorax*, *Lasius*, *Myrmica*...) dont la détermination immédiate est hasardeuse, quelques individus ont été récoltés pour chaque nid en vue d'un examen ultérieur.

#### Conclusions

Au total, 320 carrés ont été relevés en 27 stations différentes. Ces chiffres permettent de croire que toutes les espèces décelables par la méthode utilisée ont été trouvées. Les *dénombrements de nids* présentent par contre plus d'incertitudes par suite des problèmes que nous avons évoqués. La marge d'erreur perd cependant beaucoup de son importance apparente lorsque comme ici, l'on raisonne finalement en terme d'*abondance relative* (les erreurs se compensent mutuellement) et que l'on recherche surtout à mettre en évidence les espèces les plus dominantes par rapport aux autres. Il semble donc qu'une bonne approximation des peuplements de Fourmis puisse être présentée pour les localités visitées.

#### LES MILIEUX ET LEURS PEUPELEMENTS EN FOURMIS

Avec les auteurs (Dajoz, 1970), on conviendra d'appeler « constantes » du peuplement (critère de fréquence), les espèces présentes dans au moins 50 % des carrés se rapportant au même biotope; les autres seront citées comme « accessoires » (= 50 à 25 % des carrés) ou accidentelles (= moins de 25 %). Les espèces représentant 10 % des nids (critère d'abondance) seront considérées comme « dominantes ».

Nous avons été amenés à distinguer 3 grandes catégories de biotopes dans les Albères orientales : forêts, formations ouvertes d'altitude et divers milieux euméditerranéens; le classement adopté dans ce qui va suivre résulte d'une étude biocénologique qui sera exposée plus loin.

#### 1. Peuplements des formations forestières

##### a. Les forêts de Chênes verts

— Chêne vert euméditerranéen

Localité 1 : forêt communale de Banyuls (Rouvire). Altitude 250 m; exposition nord; pente : 0 à 20 %.

Formation à ligneux haut de *Quercus ilex* avec *Phillyrea media* et *Phillyrea angustifolia*, *Arbutus unedo*, *Ilex aquifolium*, *Sarothamnus catalonicus*, *Erica arborea*. Herbacées éparses; Mousses fréquentes. Sous-bois obscur (% d'ombrage = 75 à 90). Litière discontinue de 0 - 5 cm d'épaisseur de feuilles de Chêne principalement; sol brun méditerranéen; humidité du sol à 10 cm de profondeur : 22 % après averse, 11 % par temps sec. En moyenne 180 pierres, surtout moyennes à grosses (entre 500 et 1 000 cm<sup>2</sup> à la tranche) par 100 m<sup>2</sup>.

Fourmis : espèces constantes : *Aphaenogaster subterranea* (65 % des nids), *Leptothorax lichtensteini* (10 %), *Lasius alienus* (5 %). Accidentelles : *Lasius brunneus* (3 %), *Lasius niger* (3 %). Espèces arboricoles (par ordre d'abondance approximative) : *Acrocoelia scutellaris*, *Leptothorax angustulus*, *Camponotus lateralis*.

Nombre moyen de nids à terre par 100 m<sup>2</sup> : 22. Pourcentage de colonisation des pierres : 14,2.

Faune à nette tendance euroméditerranéenne et holarctique; aucune espèce terricole n'est purement méditerranéenne. Les raisons en sont probablement l'humidité et l'obscurité de ce biotope.

— Chêne vert supérieur

Localité 2 : forêt de Sorède. Altitude : 280 m; exposition nord; pente 10 - 20 %. Formation à ligneux hauts de *Q. ilex* et quelques *Quercus pubescens*; *P. media*, *I. aquifolium*, *E. arborea*. % d'ombrage = 80 - 95. Litière discontinue; sol brun ocreux; 170 pierres.

Constantes : *A. subterranea* (57 %); *Lasius emarginatus* (26 %);

*L. lichtensteini* (7 %).

Accessoire : *L. unifasciatus* (3 %)

Accidentelles : *Myrmecina graminicola*; *L. niger*; *Ponera coarctata*; *Camponotus vagus* (tronc mort); *Formica gagates*.

Arboricoles : *A. scutellaris*; *L. angustulus*; *Camponotus fallax*

Nids/100 m<sup>2</sup> : 14,4. Colonisation : 10 %

Même tendance que le précédent.

— Autres localités à Chêne vert

Il s'agit des maquis de la Massane (Bois de Lavall) entre 600 et 700 m, exposition Est, en pente plus forte et soumis au pâturage de bovins. Les arbres sont petits (taillis), serrés, le sous-bois pauvre. Il en est de même pour la myrmécofaune (nids/100 m<sup>2</sup> = 5; colonisation = 4 %).

— En fond de vallée (station 3), assez humide, avec accumulation de litière, *Lasius niger* domine (43 %).

— En haut de pente (station 4), plus sec, à litière éparsée, *Lasius brunneus* (45 %), *Leptothorax nylanderi* (12 %) et *L. unifasciatus* annoncent les formations plus montagnardes.

#### b. La Chênaie caducifoliée

Localité 5 : forêt de La Massane. Altitude 530 - 700 m; exposition NE. à E.; pente 10 - 20 %. Formation à ligneux hauts, ligneux hauts et herbacés avec *Quercus sessiliflora*, *Q. pubescens*, *Acer monspessulanum*, *Acer campestre*, *I. aquifolium*, *Crataegus monogyna*, *Hedera helix*, *Poa nemoralis*, *Deschampsia flexuosa*. % d'ombrage = 75 - 85.

Litière plus ou moins continue de 0 - 10 cm. Sol brun ocreux ou brun acide; % d'eau moyen : 14 à 20 %; 60 à 80 pierres moyennes ou grosses.

Constantes dominantes : *A. subterranea* (30 %); *Myrmica scabrinodis* (21 %); *L. nylanderi* (14 %); *L. niger* (11 %).

Accessoires : *L. emarginatus* (8 %); *L. brunneus* (5 %)

Accidentelles : *F. gagates*; *Formica cunicularia pyrenaica*; *L. alienus*; *Camponotus vagus*; *L. lichtensteini*; *P. coarctata*; *Leptothorax unifasciatus*; *Stenamma westwoodi*.

Arboricoles : *A. scutellaris*; *Lasius fuliginosus*; *C. lateralis*; *C. fallax*; *Camponotus truncatus*.

Nids/100 m<sup>2</sup> = 10. Colonisation = 16,2 %.

Faune euroméditerranéenne avec fort contingent d'holarctiques et d'euroasiatiques.

#### c. La Hêtraie

Localité 6 : forêt de La Massane. Altitude 500 à 800 m; exposition N. à NE.; pente 0 à 15 %.

Formation à ligneux hauts, ligneux hauts et herbacés : *Fagus sylvestris*, *I. aquifolium*, *Coryllus avellana*, *Genista pilosa*, *D. flexuosa*; *Hieracium murorum*. % d'ombrage = 80 à 95.

Litière 0 - 15 cm, abondante par place mais discontinue du fait des effets du vent. Mousses recouvrantes souvent abondantes. Sol parfois rankeriforme avec 120 - 140 pierres généralement grosses. Humidité : 12 - 30 %.

Constantes dominantes : *L. brunneus* (24 %); *A. subterranea* (18 %); *L. nylanderi* (10 %).

Accessoires : *L. unifasciatus* (8 %); *L. emarginatus* (7 %); *M. graminicola* (3 %).

Accidentelles : *M. scabrinodis*; *F. gagates*; *L. niger*; *Formica rufibarbis*; *P. coarctata*.

Arboricoles plus rares que dans le Chêne

Nids/100 m<sup>2</sup> = 9,8. Colonisation = 7,8 %.

Faune qualitativement peu différente de celle de la chênaie; seul l'ordre des espèces change quelque peu.

— Variations de faciès :

— Sur les parcelles où le couvert devient très épais comme dans certaines parties de la chênaie (localité 7), *L. brunneus* domine beaucoup (47 % des nids); la faune s'appauvrit (8 espèces; 6 nids/100 m<sup>2</sup>; colonisation : 6,4 %). dans les cas extrêmes où la litière forme un tapis ininterrompu, les Fourmis disparaissent ou ne sont plus représentées que par quelques nids de *L. brunneus* au pied des arbres ou dans le bois pourri.

— Sur les parcelles à strate arborescente plus ouverte comme dans certaines parties de la Hêtraie (localité 8), le sous-bois prend de la vigueur avec *G. pilosa*, *S. scoparius* et *Juniperus communis*; les herbacés abondent, la litière devient plus rare, le sol moins profond, la roche mère souvent apparente. *M. scabrinodis* et *L. niger* font 20 et 30 % des nids, *L. nylanderi* et *L. brunneus* deviennent plus rares. A la faveur des éclaircies apparaissent çà et là des fourmis que l'on trouvera plus abondantes dans les landes et pelouses : *F. cunicularia pyrenaica*, *Lasius myops*, *Formica nigricans*, *Leptothorax tuberum pyrenaeus*; *L. lichtensteini* et *L. emarginatus* traduisent le caractère plus chaud du biotope. L'ensemble reste cependant assez pauvre, avec 10 colonies en moyenne par 100 m<sup>2</sup> et un taux de colonisation des pierres de 9,3 %.

#### d. La ripisylve

Localité 10 : bords du ruisseau de La Massane. Altitude 550 - 600 m.

Formation clairière à ligneux hauts et herbacés : *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *F. sylvaticus*, *A. campestre*, *Osmunda regalis*, *Dryopteris felix femina*, *Chrysosplenium oppositifolium*. % d'ombrage = 55 - 85.

Sols alluviaux-colluviaux toujours humides (jusqu'à 48 % d'eau). Litière parfois importante de feuilles variées et Mousses. 75 pierres; nombreux bois morts déposés par les eaux.

Constantes : *A. subterranea* (une forme mélanisée) (52 %); *M. scabrinodis* (12 %); *L. brunneus* (10 %); *L. nylanderi* (8 %).

Accessoires : *Leptothorax parvulus* (6 %); *L. lichtensteini* et *Lasius alienus* (4 %).

Accidentelles : *C. vagus*; *L. niger*; *L. emarginatus*; *Leptothorax unifasciatus*.

Arboricoles : *A. scutellaris*; *L. fuliginosus*; *C. lateralis*; *Leptothorax affinis*; *C. truncatus*; *Camponotus gestroi*; *C. fallax*.

Nids terricoles, y compris dans les bois morts situés au sol : 13/100 m<sup>2</sup>; colonisation des pierres = 18,5 %.

## 2. Peuplements des formations ouvertes d'altitude

### a. Les pelouses

— Pelouse sommitale à Plantain caréné

Localité 11 : Pic des Quatre Termes. Altitude 900 m. Crête. Formation herbacée à *Plantago recurvata*, *Festuca ovina*, *Carex sp.*, *Helianthemum tuberaria*.

Sol cryptopodzolitique avec 35 pierres de toutes tailles; peu humide (7 - 13 %).

Constantes dominantes : *T. caespitum* (27 %); *L. myops* (20 %);

*L. alienus* (15 %).

Accessoires : *F. cunicularia pyrenaica* (9 %); *L. tuberosum pyreneus* (7 %); *Tapinoma nigerrimum* (6 %); *M. scabrinodis* (3 %).

Accidentelles : *F. gagates*; *Formica nigricans*; *F. rufibarbis*; *L. niger*; *Diphorhoptrum banyulensis*; *T. erraticum*; *L. nylanderii*; *L. emarginatus*.

Nids/100 m<sup>2</sup> = 17. Colonisation = 58,4 %

Faune dominée par les espèces holarctiques; la présence de *L. myops*, de *F. cunicularia pyrenaica* et de *D. banyulensis* donne une touche « locale » au peuplement.

— Faciès modifiés :

— A plus basse altitude (ex. vers Couloumate, 750 m; exposition N : localité 12) et avec le sur-pâturage s'installe une pelouse nitrophile à *Plantago lanceolata*, plus herbue (Ivraie, trèfle, bouillon blanc), où dominant *L. alienus* (47 %) et *L. myops* (27 %), souvent accompagnés de *F. cunicularia pyrenaica*. La pauvreté en pierres (7/1000 m<sup>2</sup>) devient probablement un facteur limitant (5,2 nids/100 m<sup>2</sup>, mais % de colonisation des pierres = 74,4). La présence de *L. brunneus* (7 %) peut s'expliquer par celle de quelques Erables au pied desquels nidifie cette espèce.

— L'envahissement par la Fougère-Aigle et la ronce (ex. montée du Pic des Quatre Termes, vers 830 m; exp. S : localité 13) crée un faciès particulièrement inhospitalier aux Fourmis : en moyenne 4 nids/100 m<sup>2</sup> avec 60 % des pierres occupées). *L. alienus* (47 %) l'emporte dans les endroits clairsemés mais seules quelques colonies de *L. emarginatus* arrivent à s'établir dans les parcelles où les frondes de fougère constituent un couvert dense sur une litière relativement importante.

— Pelouse xérophile :

Localité 14 : Tour de La Massane. Altitude 750 m. Exposition E; pente 20 - 40 %. Formation herbacée rupicole à *Brachypodium ramosum*, *Briza maxima*, *Thymus serpyllum*. Lithosol avec 75 pierres en moyenne par 100 m<sup>2</sup>. Roche mère apparente; sol assez sec : 4 à 12 % d'eau.

Constantes : *T. caespitum* (31 %); *L. myops* (18 %); *T. erraticum* (12 %); *D. banyulensis* (8 %).

Accessoires : *L. alienus* (6 %); *P. pygmaea* (4 %); *Aphaenogaster gibbosa gibbosa* (3 %).

Accidentelles : *M. scabrinodis*; *F. cunicularia pyrenaica*; *L. niger*; *L. emarginatus*; *F. gerardi*; *C. aethiops*; *Camponotus pilicornis lichtensteini*; *Leptothorax racovitzai*; *Camponotus piceus*.

Nids/100 m<sup>2</sup> = 27,8; colonisation des pierres = 33,7 %

Aussi bien par sa végétation que par sa faune, ce biotope représente une enclave méditerranéenne d'altitude, probablement à la faveur d'une exposition favorable et d'un relief accentuant le caractère xérophile du milieu. Les Fourmis euroméditerranéennes restent cependant encore dominées par les euroasiatiques et les euméditerranéennes comme *A. gibbosa* ou *L. racovitzai* demeurent rares.

### b. Les landes et maquis d'altitude

— Landes à Callune et Génévrier

Ces landes sont considérées comme un stade transitoire entre les pelouses et la hêtraie. Cet aspect intermédiaire se retrouve au niveau de la myrmécofaune avec *T. caespitum* (36 %) et *L. myops* (17 %) toujours dominants tandis que subsistent çà et là *M. scabrinodis* et *L. emarginatus*; *L. tuberosum pyreneus* rappelle le caractère montagnard et *L. lichtensteini* le caractère mésoforestier du biotope. En outre, des espèces telles que *Plagiolepis pygmaea*, *Camponotus aethiops*, *D. banyulensis* commencent à apparaître. Nids/100 m<sup>2</sup> = 20. Colonisation = 33,9 %. Exemple localité 14 : Pic du Sallfort, 850 m, exp. N.

— Maquis

— Le maquis à cistes d'« altitude » (*Cistus monspeliensis*, *C. albidus*, *C. salviaefolius*) et lavande (ex. localité 16, près de la Tour de La Massane, 700 m. exposition S.E.) se présente comme un stade de passage à la Chênaie caducifoliée. Mais par suite de l'ensollement, la myrmécofaune prend une allure plus « méditerranéenne »; cette tendance est confirmée au niveau de la végétation par l'envahissement de la formation par le Chêne vert accompagné du Génévrier oxycèdre, ce qui donne par place l'aspect d'un maquis arboré.

*T. caespitum* (24 %) et *L. myops* (11 %) restent dominants mais *T. erraticum* (13 %), *L. emarginatus* (12 %) et *C. aethiops* (7 %) deviennent plus abondants; en contrepartie, *M. scabrinodis* disparaît.

15 nids/100 m<sup>2</sup>; colonisation : 22,6 %.

— Le maquis à *Erica scoparia*, *Ulex* et Cistes du Puig del Tourn, 560 m, exp. N. (localité 17), ressemble au précédent avec *T. caespitum* (31 %) et *L. myops* (19 %) accompagnés ici par *T. nigerrimum* (9 %); avec l'altitude moindre s'y ajoutent un cortège d'espèces que l'on va rencontrer typiquement dans les formations euméditerranéennes telles que *Phei-*

*dole pallidula*, *P. pygmaea*, *Orthocrema sordidula*, *Messor capitatus*, *D. banyulensis* etc...

Nids/100 m<sup>2</sup> = 16,8; taux de colonisations = 21,2.

### 3. Les formations euméditerranéennes

#### a. Le maquis arboré de Chênes lièges

Localité 18 : route du Sérès. Altitude 110 m. Exposition N.W. Pente 10 à 20 %. Formation à ligneux hauts, ligneux bas ou ligneux hauts, ligneux bas et herbacés : *Quercus suber*, *Ulex parviflorus*, *C. monspeliensis*, *Calycotome spinosa*, *Lavandula stoechas*, *B. ramosum*. % d'ombrage = 60 - 75.

Sol brun méditerranéen retenant passablement l'humidité : 9 à 17 % selon la proximité des averses. Litière discontinue 0 - 3 cm; nombre moyen de pierres : 130. Traces d'incendies anciennes et présence de petits murets, vestiges de cultures abondantes.

Fourmis dominantes : *P. pygmaea* (36 %) parfois hébergeant *Plagiolepis xene*; *L. lichtensteini* (22 %); *Lasius niger* (10 %).

Accessoires : *Pheidole pallidula* (7 %), *D. banyulensis* (5 %); *L. brunneus* (4 %); *T. recedens* et *F. gerardi* (3 %).

Accidentelles : *C. pilicornis lichtensteini*; *A. subterranea*; *L. emarginatus*; *L. alienus*; *Camponotus cruentatus*; *C. aethiops*; *Aphaenogaster pallida dulicineae*; *A. senilis occidua*.

Arboricoles : *A. scutellaris*; *L. angustulus*; *Leptothorax rabaudi*; *C. truncatus*; *Hypoclinea quadripunctata*; *C. fallax*.

On dénombre 27 nids par 100 m<sup>2</sup>; colonisation des pierres : 25,2 %.

Faune dominée par les espèces à répartition euro-méditerranéenne, avec un contingent notable de méditerranéennes strictes comme *F. gerardi* ou *A. senilis*.

#### — Variation de faciès :

— Lorsque les arbres deviennent plus clairsemés comme près du Mas Reig (Bois de la Salette, 160 m. Localité 19). *A. senilis occidua* devient plus abondant avec *Orthocrema sordidula*, *A. auberti*, *T. semilaeve*; *L. emarginatus* disparaît. Les fourmières terricoles sont nombreuses (21 à 30 nids par 100 m<sup>2</sup>), surtout à cause de la pullulation des *Plagiolepis* et *Pheidole*; le % de colonisation des pierres atteint 24 %.

— Avec un couvert plus dense d'arbres plus anciens (% d'ombrage : 65 - 75) et un sous-bois assez serré de Bruyères arborescentes comme au Château de Valmy (60 m exp. N., localité 20), la faune prend au contraire un caractère plus forestier. *Plagiolepis* reste dominant (30 %), témoignant du niveau méditerranéen de l'endroit mais il se trouve à présent en compagnie d'espèces qui dans la région, tolèrent ou apprécient une certaine humidité : *P.*

*coarctata* (sol profond), *L. brunneus*, *F. gagates* et même *M. scabrinodis*, ainsi que tous les arboricoles. *A. senilis*, *T. semilaeve* et les *Messor* se cantonnent aux parcelles ensoleillées.

Nombre moyen de nids/100 m<sup>2</sup> = 11; colonisation = 18,4 %.

#### b. La pelouse à Brachypode rameux

Localité 21 : col du Sérès (d'après des relevés effectués en 1969 et 70; depuis, le biotope semble s'être notablement dégradé). Altitude : 260 m. Exposition S.E. Pente 0 - 20 %.

Formation continue d'herbacés : *B. ramosum*, *Dactylis glomerata*, *Asphodelus cerasifer*, *Galium mollugo*, *Sherardia arvensis*, *Crepis bulbosa*, *Reichardia picroïdes*, *Convolvulus cantabricus*, *Trifolium stellatum*, *Briza maxima*, *Andryala raguzae*.

Lithosol avec près de 200 pierres de toutes tailles par 100 m<sup>2</sup>; pauvre en eau : 6 - 14 %.

Constantes : *P. pygmaea* (25 %), *A. auberti* (14 %), *L. myops* (11 %), *T. erraticum* (9 %), *T. semilaeve* (8 %), *O. sordidula* (6 %), *L. racovitzai* (5 %), *D. banyulensis* (4 %), *Leptothorax niger* (3 %).

Accessoires : *P. pallidula* (3 %); *C. aethiops*, *T. caespitum* et *A. pallida dulicineae* (2 %); *M. capitatus*, *M. sanctus bouvieri* et *C. piceus* (1 %).

Accidentelles : *Lasius niger*; *C. pilicornis lichtensteini*; *C. cruentatus*; *L. revelieri*.

Parasites : *P. xene*; *Chalepoxenus kutteri*.

Avec 20 espèces et 34,6 nids par 100 m<sup>2</sup>, c'est le milieu le plus favorable aux Fourmis de notre étude. Le taux de colonisation des pierres et de 25,5 %. Mis à part *T. erraticum*, *T. caespitum* ou *Lasius niger*, la faune est essentiellement constituée d'espèces méditerranéennes.

#### c. Les maquis euméditerranéens

Ces biotopes apparaissent comme des stades de dégradation de la Chênaie euméditerranéenne, à la suite du pâturage et des incendies.

##### — Maquis à Cistes de Montpellier

Localité 22 : pente du Sérès. Altitude : 110 m. Exp. N. Pente 15 - 30 %. Formation à ligneux bas et herbacés diffus : *C. monspeliensis*, *L. stoechas*, *E. arborea*, *U. parviflorus*, *C. spinosa*, *Asparagus acutifolius*, *B. ramosum*, *Q. suber* en buissons. % d'ombrage = 25 à 35. Xeroranker de pente avec 30 pierres/100 m<sup>2</sup> et 5 à 11 % d'eau.

Constantes : *P. pygmaea* (36 %) avec parfois *P. xene*; *O. sordidula* (14 %); *P. pallidula* (12 %); *D. banyulensis* (9 %).

Accessoires : *C. pilicornis lichtensteini* (8 %); *C. piceus* (5 %); *A. senilis* (4 %); *M. capitatus* (3 %); *A. auberti* et *T. recedens* (2 %).

Accidentelles : *C. cruentatus*; *Lasius niger*; *L. racovitzai*; *M. structor*; *L. alienus*; *L. Myops*.

Arboricole : *A. scutellaris*

Nids/100 m<sup>2</sup> = 18,7; colonisation = 55,6 %.

— *Plagiolepis* va jusqu'à faire presque 50 % des nids lorsque ce maquis est encore plus éclairci (ex. localité 23 : au-dessus du Laboratoire Arago, 100 m. exp. N.W.). *A. senilis* représente 10 % des fourmières à cette basse altitude. Ils sont accompagnés de l'essentiel des Fourmis cités pour la localité 22, mais *Camponotus sylvaticus* remplace *C. pilicornis lichtensteini* et *M. sanctus bouvieri* supplante *M. structor*. Exceptionnellement, *Cataglyphis cursor* s'établit sur les emplacements entièrement dénudés.

En moyenne : 17,2 nids/100 m<sup>2</sup>; colonisation : 20,2 %.

— Maquis à Calycotome et Ajonc

Exemple de localité 24 : sous le Puig de la Cabanasse, exposition N.E. vers 200 m.

La myrmécofaune reste semblable à celle du maquis à Cistes (loc. 22); l'abondance de *C. sylvaticus* (13 %), de *L. myops* (6 %), *C. aethiops*, *C. cruentatus* et des *Messor* traduisent l'ensoleillement de certaines parcelles.

20,5 nids/100 m<sup>2</sup>; colonisation des pierres = 16,6 %.

— Maquis à Bruyère arborescente :

Cette formation dense, parfois obscure au niveau du sol (% d'ombrage = 30 - 55) représente une régression de la subéraie (ex. maquis du Mas Atxer, 150 m. exp. W., localité 25).

Elle se singularise alors par l'abondance de *Pheidole pallidula* (39 %) et de *Diplorhoptum banyulensis* (17 %) qui l'emportent pour une fois sur *Plagiolepis pygmaea* (à peine 8 %); *C. sylvaticus* (14 %) peuple les endroits où les arbustes restent dispersés. Au total : 9,2 nids/100 m<sup>2</sup>; colonisation : 31,3 % des pierres.

#### d. Faciès de transition

— Le maquis à Bruyère arborescente et cistes (ex. montée vers le col de la Place d'Armes, 400 m; exp. N.W., localité 26) donne un milieu relativement ouvert (% d'ombrage = 15 - 35) et fait transition avec le Chêne vert que l'on trouve d'ailleurs ici sous forme de buissons. Outre la faune habituelle des maquis méditerranéens, *T. nigerrimum* (17 %) et *T. caespitum* (5 %) annoncent les formations d'altitude. *A. subterranea* (14 %) constante dans les relevés et fidèle compagne du Chêne Vert est une indicatrice d'humidité. Biotope assez riche en fourmières : 20,5/100 m<sup>2</sup>; 12,8 % des pierres sont occupées.

— Le maquis sous le col de Banyuls (localité 27) présente aussi un peuplement mixte, écologiquement intéressant : par l'altitude (550 m) et la végétation (Cistes à feuille de sauge dominant sur les autres Cistes, en mélanges avec Ajonc, Lavande, Bruyère à balais), on serait dans l'étage supraméditerranéen, domaine du Chêne pubescent. On y trouve *T. nigerrimum* (15 %) constant avec *L. myops* (6 %), mais

pas *T. caespitum* ni *L. emarginatus*. La prédominance de *P. pallidula* (40 %) et de *P. pygmaea* (17 %) ainsi que la présence de *D. banyulensis* (6 %) escortés de *C. lichtensteini pilicornis*, *O. sordidula*, *T. semilaeve* et *M. sanctus bouvieri* témoigne de la remontée des influences méditerranéennes, mais *C. sylvaticus* et *Leptothorax lichtensteini* sont absents.

Les raisons de cette faune intermédiaire sont peut-être à mettre sur le compte de l'orientation vers la mer, de l'éclaircissement (traces d'incendies multiples), de la pente générale notable (30 %) autorisant un bon drainage du sol et une xérophilie relative.

23,4 nids/100 m<sup>2</sup>; colonisation : 20,9 %.

## ETUDE BIOCOENOTIQUE

Les relevés de terrain ont été traités par les méthodes classiques de l'analyse multivariée (AFC, nuées dynamiques), sur la base de 43 espèces « terricoles au sens large » (celles représentées par 1 seul nid ayant été évacuées) et des 27 localités répertoriées.

### 1. Résultats statistiques

Le premier plan factoriel de l'AFC (axes 1 et 2, fig.1), montre que les points « localités » se regroupent en 3 grands ensembles réunissant chacun environ 1/3 des stations. Il en est de même des points « espèces » (pas tous représentés sur le dessin) qui tendent à constituer 3 noyaux d'affinités.

L'axe 1 prend en compte 21 % de l'inertie totale ce qui est considérable vu les dimensions de la matrice. On peut lui attribuer une signification bioclimatique générale : les stations forestières (1 à 10) d'une part et les localités euméditerranéennes ou de transition (n° 18 à 27) d'autre part, s'y projettent aux 2 extrémités; celles d'altitude (11 -17) occupent une position voisine du 0. On remarquera que « du point de vue des Fourmis » les localités à Chêne vert sont proches des stations montagnardes à Hêtre ou supraméditerranéennes à Chêne pubescent, sans doute à cause de l'humidité du sol et de l'ombre. Les espèces les plus contributives à ce premier facteur, c'est-à-dire dont la plus ou moins grande abondance ou l'absence différencient les 3 grands groupements sont dans l'ordre décroissant : *A. subterranea*, *P. pygmaea*, *L. brunneus*, *P. pallidula*, *L. nylanderii*, *Lasius niger*, *M. scabrinodis*, *D. banyulensis*, *L. emarginatus*, *O. sordidula* et *A. senilis occidua*.

L'axe 2 (16,3 % d'inertie) associe l'altitude et la physionomie du couvert végétal : les localités ouvertes d'altitude se positionnent à l'opposé des autres. Les espèces à forte contribution sont à présent *T. caespitum*, *L. alienus*, *L. myops*, *P. pygmaea*, *F. cunicularia*, *P. pallidula*, *T. erraticum*, *L. tuberosum*

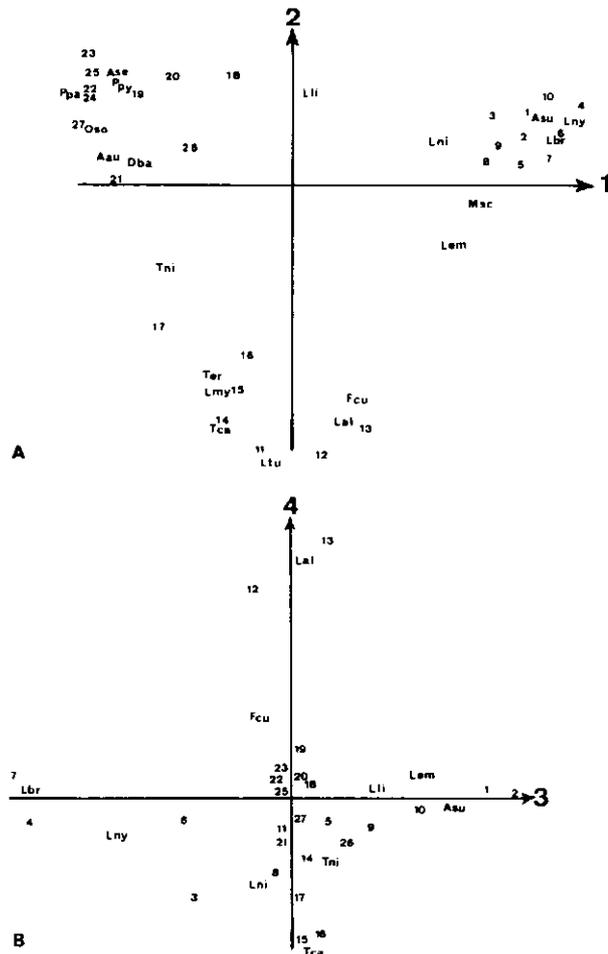


Fig. 1. — Analyse factorielle des correspondances milieux/espèces de Fourmis terricoles des Albères orientales. Les localités sont représentées par leur numéro dans le texte. Les espèces sont désignées par les trois premières lettres de leur nom.

*Factorial analysis of the correspondances. Simultaneous projection of the ant species and biotopes of the Eastern Albères, France. Localities are represented by their number in the text. Ant species are indicated by the three first letters of their name.*

*pyreneus*. On reconnaît dans cette liste la plupart des Fourmis marquantes des biotopes découverts élevés.

L'étude de la distribution des localités suivant les autres axes permet de distinguer des sous-groupements au sein des ensembles définis ci-dessus : on voit ainsi que les localités forestières tendent à se différencier par rapport à l'axe 3 (avec 10,4 % de l'inertie) ; pour les espèces, *Leptothorax lichtensteini* et *Lasius emarginatus* s'opposent à *Lasius brunneus* et *Leptothorax nylanderi*. L'axe 4 qui représente encore 10,2 % de l'inertie totale isole du reste, les localités modifiées 12 et 13 où abonde *Lasius alienus* (figure 2).

Ces subdivisions sont confirmées par la méthode des nuées dynamiques. Les investigations ainsi

menées jusqu'à l'axe 9 (qui n'explique plus que 4,1 % de l'inertie) pour les localités et pour les espèces, nous conduisent à proposer la synthèse ci-dessous :

## 2. Tableau des milieux et de leurs espèces indicatrices dans les Albères orientales

### a. Forêts

*Aphaenogaster subterranea* (à laquelle il conviendrait d'ajouter les espèces arboricoles).

— Faciès plus frais à *Leptothorax nylanderi* et *Lasius brunneus*.

Exemples : localités 4,6 et 7

— Faciès plus chaud à *Leptothorax lichtensteini* et *Lasius emarginatus*. Ex. : localités 1,2 et 5

— Faciès dégradé plus ou moins humide à *Lasius niger*. Ex. : localité 3

— Faciès clairié herbeux d'altitude à *Myrmica scabrinodis*. Ex. : localité 10.

Les stations 8 et 9 se présentent comme des intermédiaires entre ces divers groupements.

### b. Biotopes ouverts d'altitude

*Tetramorium caespitum* et *Lasius myops*

- Pelouse « pseudo alpine » à *Formica* et *Leptothorax tuberum pyreneus*. Ex. localité 11

- Faciès supraméditerranéen de maquis ou lande à *Tapinorna* et *Lasius*. Ex. localité 15, 16 et 17.

- Faciès à tendance xérophile avec *Tapinoma erraticum* et *Aphaenogaster gibbosa*. Ex. localité 14

- Faciès modifiés à *Lasius alienus* dominant. Ex. localité 12 et 13

### c. Localités euméditerranéennes ou voisines

*Plagiolepis pygmaea*, *Pheidole pallidula* et *Diplorhoptum banyulensis*

— Maquis arborés de Chêne liège à *Leptothorax lichtensteini*, *Leptothorax recedens*, *Formica gerardi* et des arboricoles. Ex. localité 18, 19, 20.

— Pelouse à Brachypode rameux : *Leptothorax racovitzai*, *Leptothorax niger*, *Acrocoelia auberti*, *Lasius myops*, *Tetramorium semilaeve*, *Messor*. Ex. localité 21

— Maquis divers avec *Aphaenogaster senilis occidua*, *Orthocrema sordidula* et *Camponotus*. Ex. localité 22 à 25.

— Faciès de transition avec les forêts de Chênes à peuplements mixtes. Ex. localité 26 et 27.

## CONCLUSIONS

Les principaux aspects des relations entre les peuplements de Fourmis et leur environnement dans les Albères orientales sont les suivants :

Les circonstances biogéographiques sont tout d'abord à considérer; nous nous trouvons ici en pays méditerranéen et l'essentiel de la faune est formé d'espèces à répartition méridionale, mais en altitude et surtout en forêt apparaissent des formes euroasiatiques et holarctiques; l'exemple le plus net se rencontre à La Massane où la myrmécofaune comme la flore (Dajoz, 1961) ont perdu la plupart des espèces méditerranéennes.

Au niveau local, ce sont les indicateurs de végétation qui deviennent prédominants; la nature et la physionomie du couvert végétal (Cagniant, 1969, 1973a; Letendre et Pilon 1973a; Fernandez et Rodriguez, 1982) déterminent les conditions microclimatiques au niveau du sol (Lorber, 1982) et par là, influencent la composition des myrmécocénoses.

La structure de la végétation intervient comme facteur sélectif; elle commande les grands traits du peuplement: ainsi la forêt de Chêne vert comme celle du Chêne sessiliflore ou de Hêtre ont en commun l'abondance de *A. subterranea*, d'un *Lasius* et d'un *Leptothorax*. Mais c'est *L. emarginatus/L. alienus* et *L. lichtensteini* qui accompagnent l'ilicéaie tandis que *L. brunneus* et *L. nylanderi* peuplent les caducifoliées.

De même, bien que supraméditerranéens par leurs caractéristiques bioclimatiques, beaucoup de maquis présentent une faune où des Fourmis comme *Plagiolepis* et *Pheidole* prennent une large part à cause de l'ensoleillement important. Le Chêne vert et le Chêne liège, pourtant classés dans la même association phytosociologique (mais où Peter 1981, a relevé des divergences floristiques), présentent des myrmécofaunes bien distinctes car l'ensoleillement au sol y est très différent.

Les changements floristiques, entraînant de menues différences dans la structure de la végétation influencent davantage les pourcentages respectifs des différentes espèces de Fourmis que leur présence ou leur absence; ainsi *Plagiolepis* et *Pheidole* pourront se trouver en proportions variables selon le type de maquis; *A. senilis* et *D. banyulensis* prospèrent plutôt dans les formations à Cistes ou à Bruyère dont l'ensoleillement est homogène, alors qu'ils deviennent rares ou accidentels en maquis de Calycotome et d'Ajonc.

Les biotopes euméditerranéens (pelouses à Brachypodes) et assimilés (pelouses xérophiles d'altitude) présentent la faune de Fourmis la plus abondante et la plus variée. Le maquis arboré de Chênes lièges de Banyuls avec 22 à 24 espèces est plus riche que celui de Sardaigne avec 15 (Cazevitz, 1981). Au Ventoux, Du Merle (1978) dénombre 57 espèces pour les étages eu et supraméditerranéens avec souvent plus de 30 espèces par unité de végétation; dans les pelouses à Brachypodes, *L. niger* et *Pheidole* dominant accompagnés de *Plagiolepis* et *C. aethiops* ou *T. erraticum*.

On observe généralement une diversification de la myrmécofaune avec l'ouverture de la végétation (Brian, 1964; Carter, 1962; Tinaut, 1982; Torres, 1984), tandis que les milieux trop ombragés sont défavorables (Acosta, 1977; Cagniant, 1966, 1972b; Galle, 1966; Gaspar, 1968). Cela se vérifie dans les Albères où les pelouses et certains maquis sont toujours plus variés que les forêts. Cependant, celles-ci (Massane, Roubire) peuvent conserver un peuplement monotone mais abondant. Sous les Chênes verts denses de Port Cros, Bernard (1977a) observe une forte dominance d'*A. subterranea* que nous retrouvons dans la région de Banyuls.

L'ombrage ne devient limitant que pour les couverts « extrêmes », comme par exemple, celui que donnent les Houx dans la forêt de La Massane: aucune Fourmi ne peut s'y établir.

D'autres facteurs comme le sur-pâturage (ex. les pelouses nitrophiles) ou un milieu particulier (ex. la lande à Fougère Aigle) peuvent intervenir pour restreindre les peuplements. En Grande Bretagne Heads et Lawton (1985) trouvent aussi relativement peu d'espèces dans les landes à Fougères où la nourriture pour les Fourmis (graines, pucerons) devient rare.

L'action humaine entravant l'évolution de la végétation perturbe aussi celle de la myrmécofaune (Briese et Mac Auley, 1977; Cagniant 1973a; King, 1981; Levieux 1973; Majer, 1978, 1985; Torossian 1977, 1980; Torossian et Gion, 1983). Les incendies peuvent amener d'importants changements dans la composition des communautés de Fourmis (Andersen et Yen, 1985); on a vu que l'existence de formations mixtes de type maquis dues aux feux entraînent l'établissement de peuplements intermédiaires avec mélange d'espèces plus ou moins héliophiles. Le retour à un état préforestier ou forestier chasse les formes de lieux découverts et permet le retour de Fourmis sylvoicoles (Delarge Darchen, 1976; Levieux et Diomande, 1985; Torossian *et al.*, 1979; Torossian et Roques, 1984; Woodroff et Majer, 1981); un début de ce phénomène s'observe dans les Albères lors de la recolonisation de maquis par le Chêne vert ou de landes à Callune par la Hêtraie.

On n'a pas constaté de différence marquée entre les relevés effectués à 10 ans d'intervalle à La Massane et à Valmy, ces milieux étant restés inchangés.

Au col du Sérès et à La Salette avant l'incendie, une relative augmentation de *Plagiolepis*, *Pheidole* ou *Lasius niger*, compensée par une diminution des *Leptothorax* sont peut-être à mettre au compte d'une anthropisation plus forte. Par exemple, *P. pygmaea* passe de 25 à 56 % des nids au Sérès, *L. niger* de 5 à 20 % et *P. pallidula* de 10 à 17 % dans le Bois de La Salette de 1969 à 1979; dans le même temps, *L. racovitzai* tombe de 6 à moins de 2 % dans la première station. Ces valeurs semblent significatives

d'une invasion des milieux, malgré les incertitudes que peuvent présenter les recensements de nids.

Les termes de comparaison manquent pour les autres localités; il sera intéressant d'observer l'évolution de la myrmécofaune lorsque la végétation change rapidement, spécialement dans les années suivant le passage des feux.

Ainsi, par suite de leur dominance, de leur place élevée dans la chaîne alimentaire et de leur tendance à occuper des niches spécialisées, les Fourmis peuvent être prises comme de bons indicateurs des conditions bioécologiques des biotopes (Majer, 1983, 1984; Majer *et al.*, 1984).

En forêt caducifoliée, Smith (1966) trouve que la diversité maximale pour les espèces végétales ou animales est atteinte au stade climax du biotope ou aux étapes juste antérieures. Au Canada, Letendre et Pilon (1973b), montrent que la myrmécofaune la plus abondante et la plus variée s'observe aux stades transitoires de la succession. En Algérie, c'est en milieu forestier (Chêne vert, Chêne liège) que l'on rencontre les milieux les plus riches en Fourmis (Cagniant, 1972b). Dans les Albères, nous avons vu que les étapes considérées comme « initiales » (pelouses, maquis clairsemés) montrent la plus forte diversité à la fois pour les genres et pour les espèces; des résultats similaires ont été obtenus à propos de la flore dans la même région (Puig, 1981; Prodon com. person.). Notons cependant que pour certains genres comme *Lasius* ou *Leptothorax*, la plus grande diversité spécifique se rencontre en forêt de la Massane, proche du climax.

Comme tous les peuplements d'êtres vivants, les myrmécofaunes se modifient en fonction de l'altitude (Choi *et al.*, 1985; Debouge et Gaspar, 1983; Eichorn, 1971; Espadaler et Roda, 1984; Gosswald et Kneitz, 1965; Gregg 1947; Ipinza *et al.*, 1983; Paraschivescu, 1972; Sonobe, 1977, etc...). Ici, malgré une fourchette altitudinale relativement faible, ce facteur conditionne d'amples variations climatiques locales (Dajoz, 1965; Travé, 1963), indiquées par d'importantes modifications du couvert végétal. Il en est de même pour les peuplements animaux comme les Micromammifères (Fons *et al.*, 1980).

L'érosion, l'instabilité du sol, interdisent l'implantation des fourmilières (Gosswald *et al.*, 1968). Dans les Albères, on peut dire que les pentes supérieures à 30 - 40 % deviennent très défavorables; certaines grosses espèces comme *C. cruentatus*, *C. sylvaticus* ou *F. nigricans* supportent cependant les fortes déclivités; *P. pygmaea* arrive aussi à s'installer en nidifiant dans les fentes des rochers ou sous les blocs stoppés par les arbres ou les gros buissons.

L'humidité et la structure du sol sont liées à la topographie et à la végétation; aussi les limites précises de leur influence sur la myrmécofaune restent difficiles à cerner. Le substrat étant homo-

gène dans la région, on ne peut non plus faire intervenir ce paramètre, tout en remarquant cependant la rareté d'*Aphaenogaster gibbosa* et d'autres Fourmis plutôt « calcicoles » (Bernard 1973, 1974, 1975, 1977b).

L'abondance des pierres (abris « potentiels ») semble jouer un rôle non négligeable sur la richesse tant en nids qu'en espèces (Cagniant, 1968; Passera, 1969). Une des raisons de la pauvreté de stations comme la pelouse nitrophile de Couloumates, les landes à Fougère-Aigle ou le maquis à Bruyère est peut-être à rechercher dans une relative rareté des pierres (respectivement 7, 9 et 33 pierres en moyenne par 100 m<sup>2</sup>). Ce sont les grosses pierres qui s'avèrent les plus favorables à condition de ne pas être trop enfoncées; certaines peuvent abriter deux, voire trois espèces différentes. Elles constituent à la surface du sol des accumulateurs de chaleur et font écran à l'évaporation; les pierres sont donc des éléments stabilisateurs du microclimat.

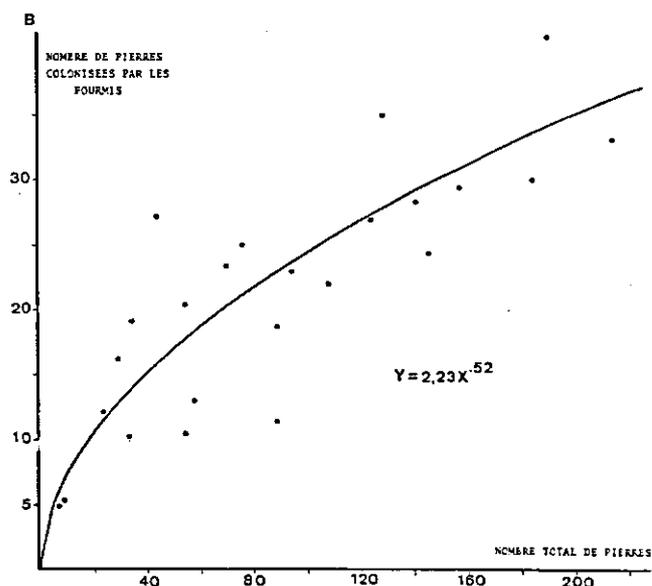


Fig. 2. — Relation entre le nombre de pierres (par surface de 100 m<sup>2</sup>) et le nombre de pierres colonisées par les Fourmis, d'après 24 relevés effectués en pelouses, landes et maquis divers (localités 11 à 17, 19, 21 à 24). La relation est une allométrie positive; le test t sur la validité du coefficient est ici de  $t = 6,57$  avec 22 d.d.l. ( $p. 0,01 = 2,819$ ). Pour les mêmes relevés, on obtient entre le nombre de pierres et le nombre d'espèces, la relation (non figurée)  $Y = X$  puissance  $0,23 \times 5,11$  avec pour  $t = 14,25$  toujours pour 22 d.d.l.

Relation between the number of stones per plots of 100 m<sup>2</sup> and the number of stones actually occupied by ant nests. Data from 24 samplings in open surroundings (grasslands, heaths and some scrubs). The relation is an allometry; t test about the coefficient validity is  $t = 6.57$  with 22 d.f. ( $p. 0.01 = 2.819$ ). In the same plots, the relation (no represented) between the numbers of stones and the numbers of ant species is also a positive allometry:  $Y$  (species) =  $X$  (stones) power  $0.23 \times 5.11$ , with  $t = 14.25$  (22 d.f.).

Le pourcentage d'occupation des pierres peut varier en sens inverse de leur abondance : les Fourmis s'emparent de plus de 50 % des pierres lorsque celles-ci sont rares (landes à Fougères, pelouses nitrophiles, certains maquis). Lorsqu'elles sont abondantes (par ex. plus de 100 par are), le taux d'occupation reste généralement inférieur à 20 % en station forestière et se situe entre 20 et 30 % dans les maquis et les pelouses.

Le nombre absolu de pierres occupées par les Fourmis augmente avec le nombre de pierres disponibles, ce qui montre le dynamisme de leur action colonisatrice (Fig. 2), du moins dans les milieux relativement ouverts.

L'exposition peut aussi influencer la composition des peuplements de Fourmis (Bonaric, 1971; Fernandez et Rodriguez, 1982; Hugues, 1975 etc...). Ici, du fait de l'orientation générale nord, ce paramètre n'apparaît que localement comme par exemple pour expliquer la montée en altitude du groupe d'espèces thermophiles ou xérophiles de la pelouse sèche de la Tour de la Massane.

Des études récentes ont montré l'importance des aspects comportementaux (compétition intra et interspécifique, territorialité, stratégies de récolte, etc...) et autoécologiques sur la répartition et la réussite des sociétés de Fourmis (Baroni Urbani, 1974, 1978, 1981; Benois *et al.*, 1978; Bernstein et Gobel, 1979; Brian *et al.*, 1965; Briese et Mac Auley, 1981; Delalande 1984; Du Merle *et al.*, 1978; Elmes, 1971; Holldobler, 1983; Levieux, 1971; Levings et Traniello, 1981; Levings et Franks, 1982; Mabelis, 1984; Pasteels *et al.*, 1986; Smallwood, 1982, etc...). De même, les migrations peuvent modifier de façon saisonnière la structure des communautés (Herbers, 1985). Ces aspects n'ont pas été abordés dans notre travail. On remarquera seulement la rareté des *Lasius* en milieu euméditerranéen, peut-être à la suite de la forte dominance exercée là par *P. pygmaea* qui comme eux, recherche les

Pucerons; ou encore, la rareté relative des *Myrmica* quand les *Aphaenogaster* dominent, les deux genres étant concurrents pour les proies.

Il est bien évident que les groupements de Fourmis décrits dans ce travail ne sont proposés que dans le cadre exigü des Albères; on se bornera à noter certaines ressemblances avec des peuplements décrits ailleurs pour des formations végétales similaires : par exemple l'abondance de *P. pallidula* (Morillo, 1981), de *Pheidole* et des *Plagiolepis* (Acosta *et al.*, 1983a), dans les matorrals à Chênes verts espagnols, ou la coexistence de *T. caespitum*, d'un *Lasius* (*L. alienus* ou *Cautolasius*) et de diverses *Formica* et *Myrmica* dans beaucoup de landes ou de pelouses de diverses contrées (Baroni Urbani, 1969; Brian *et al.*, 1976; Gaspar, 1971; Du Merle, 1978).

La notion de « groupe écologique » (« ensemble d'espèces indicatrices présentant la même réaction relativement à un descripteur efficace ») défendue par Dajet et Godron (1982) pour les végétaux, pourrait constituer avec le « matériel fourmi » une voie de recherche séduisante, tout particulièrement en zone méditerranéenne. Ces études nécessitent des mesures précises et répétées des descripteurs stationnels (température et humidité du sol, ensoleillement). Là comme en bien d'autres domaines, de nouvelles recherches paraissent nécessaires afin de dépasser le niveau encore simplement descriptif des travaux actuels.

(Catalogue des espèces et bibliographie dans la seconde partie)

REMERCIEMENTS. — Les auteurs tiennent particulièrement à remercier F. Athias-Binche, R. Prodon et A. Baudière pour les nombreux renseignements concernant la région de Banyuls, la localisation de stations à visiter, etc...; L. Plateaux qui a bien voulu vérifier la détermination des *Leptothorax*; L. Bonnet, J. Lauga, A. Cugny et A. Dauta pour leur aide tour à tour dans le traitement informatique des données.