

LES PEUPELEMENTS DE FOURMIS
ET LES PEUPELEMENTS D'ACRIDIEUS DU MONT VENTOUX
II. — LES PEUPELEMENTS DE FOURMIS

par Paul DU MERLE *

avec la collaboration technique de J.-P. MARRO et de R. MAZET

I. — INTRODUCTION

La myrmécofaune du Mont Ventoux n'est, semble-t-il, connue à ce jour que par le travail de Benois et Marro (1973) ; une vingtaine d'espèces y sont mentionnées, mais certaines des identifications sont malheureusement erronées. Le présent essai est le résultat de recherches menées de 1973 à 1976 ; celles-ci ont comporté des dénombrements détaillés de populations dans 58 stations (celles mentionnées dans le tableau I), des dénombrements plus sommaires¹ dans une quarantaine d'autres localités, et de multiples enquêtes extensives destinées notamment à préciser les limites des aires de distribution de certaines espèces. En raison de l'ampleur et de la diversité du massif, nous nous sommes limités vers l'est au niveau du col des Tempêtes en flanc nord et à la route départementale montant de Bedoin au Chalet Reynard en flanc sud. Toutes les séries et unités de végétation ont été étudiées, à la seule exception de la série mésophile du Hêtre qui n'est représentée que dans le secteur oriental du massif. Bien que largement répandus, les éboulis à végétation trop clairsemée et les boisements trop denses n'ont pas fait l'objet de dénombrements de la myrmécofaune car ces formations se distinguent par une grande pauvreté myrmécologique et ne possèdent en propre aucune espèce.

II. — METHODES D'ETUDE ET PRESENTATION
DES RESULTATS

II.1. — PROTOCOLE D'ÉCHANTILLONNAGE DE LA MYRMÉCOFAUNE DES STATIONS.

Nous n'exposerons pas ici les diverses méthodes d'échantillonnage utilisées dans les études de peuplements de Fourmis ; on

(*) I.N.R.A., Station de Zoologie forestière, avenue Vivaldi, 84000 AVIGNON.

(1) Ils ont consisté principalement à déterminer la fréquence relative approximative de l'espèce dominante.

en trouvera un exposé critique dans le travail de Lévieux (1969). Comme c'est en général le cas dans ce genre de recherches, et ce pour des raisons pratiques évidentes, l'unité de mesure choisie a été le « nid » ; pour les espèces polycaliques, dont les fourmières comportent un certain nombre d'annexes, on a décompté les « nids apparents », en prenant soin toutefois de ne prendre en considération qu'un seul de ces nids lorsqu'ils étaient très proches les uns des autres. En raison de diverses contingences, la méthode d'échantillonnage adoptée, voisine de celle utilisée par Bernard (1958 b), a consisté à rechercher dans chaque station le plus grand nombre possible de nids tout en ne consacrant à cet inventaire qu'un temps de durée relativement limitée (de 60 à 90 minutes généralement), ceci afin de perturber au minimum des milieux qui faisaient souvent l'objet d'études menées en parallèle sur d'autres groupes zoologiques. Le nombre des nids recensés dans une station étant fonction de la superficie de celle-ci (de quelques dizaines à plusieurs milliers de m²) et de la densité de sa myrmécofaune, il varie par suite assez largement.

Dans la pratique, il a été procédé de la façon suivante : chaque station a fait l'objet d'un dénombrement de la myrmécofaune, réalisé généralement à deux personnes, à une époque de l'année où les Fourmis sont en pleine activité et occupent les chambres superficielles de leurs nids, soit, en règle générale, en mai-juin au-dessous de 1 100 m, en juin-juillet à plus haute altitude. On a pris soin, en outre, de procéder à ces inventaires à un moment où l'humidité du sol était suffisamment élevée. La station a été parcourue de façon à en explorer à peu près uniformément la superficie ; les divers types d'habitats (pierres, fentes des rochers, mousses, débris végétaux, souches, pleine terre) ont été examinés et on a identifié et décompté les nids découverts. Pour les stations bordées par des peuplements sylvatiques, l'inventaire a également porté sur les lisières, sans toutefois trop insister de façon à ne pas surestimer la fréquence des espèces qui se localisent préférentiellement dans ce type d'habitat.

La plupart des stations ont été visitées à nouveau, parfois à plusieurs reprises, soit pour y rechercher des espèces non décelées lors du dénombrement mais dont on avait des raisons de penser qu'elles devaient néanmoins être présentes, soit pour y prélever les sexués des espèces que ces castes seules permettent d'identifier avec certitude. En outre, des battages d'essences arbustives et arborescentes ont parfois révélé la présence d'espèces non décelées par ailleurs. Enfin, les espèces arboricoles ou semi-arboricoles ont fait l'objet de recherches appropriées, qui ont porté principalement sur les Chênes (Chêne vert et surtout Chêne pubescent).

Suite à ces multiples investigations, on peut considérer bien connue la composition spécifique de la myrmécofaune des 58 sta-

tions, à ceci près que des espèces à mœurs plus ou moins endogées, comme *Lasius carniolicus*, *Ponera coarctata* ou *Myrmecina graminicola*, nous ont vraisemblablement échappé dans certains cas.

II.2. — PRÉSENTATION DES RÉSULTATS.

Pour chaque station, nous connaissons la composition spécifique de la myrmécofaune et la fréquence (ou abondance) relative de la plupart des espèces, exprimée en pourcentage du nombre total des nids recensés ; font exception, d'une part les espèces qui n'ont pas été décelées lors du dénombrement et peuvent dès lors être considérées comme rares ou très rares, d'autre part les espèces dont seules des colonies arboricoles ont été décelées car ces colonies n'ont pas été décomptées. Ces informations, bien que limitées — les densités spécifiques par unité de surface ne sont pas connues —, permettent néanmoins de décrire et de comparer l'organisation des peuplements. Dans bien des cas, d'ailleurs, il est raisonnablement possible d'extrapoler aux abondances (absolues) des espèces les observations portant sur leurs seules abondances relatives.

Le tableau I récapitule les données relatives aux 58 stations¹. Ces dernières sont regroupées par unités de végétation et par versants (les dénominations abrégées des unités de végétation sont suivies de la lettre N ou S selon que ces unités se rapportent au flanc nord ou au flanc sud). Les espèces sont classées par ordre systématique et précédées d'un numéro qui renvoie à la figure 1. Trois d'entre elles, dont les noms figurent entre parenthèses, n'ont été rencontrées dans aucune des 58 stations mais n'en sont pas moins présentes au Ventoux.

La figure 1, qui utilise les données du tableau précédent, complétées par celles des enquêtes extensives, indique les amplitudes écologiques et altitudinales des espèces sur les deux flancs du massif et, par suite, la composition spécifique de la myrmécofaune peuplant chaque unité de végétation. Les espèces sont ordonnées depuis celles qui se cantonnent au pied du massif jusqu'à celles qui ne peuplent que les formations d'altitude (*Lasius carniolicus* et *Formica gagates* ne sont pas, toutefois, à leur place). La figure distingue les cas de présence observée, de présence observée mais jugée anormale, de présence non observée mais soit à peu près certaine, soit seulement hypothétique. On notera que certaines espèces n'occupent qu'une fraction altitudinale de certaines unités de végétation ; elles peuvent, notamment, n'en occuper que le plancher ou le plafond. Les altitudes

(1) Les fréquences centésimales (= fréquences relatives x 100) portées sur ce tableau sont arrondies à l'unité inférieure ou supérieure, si bien que le total des valeurs relatives à chaque station diffère souvent légèrement de 100.

Flanc Nord

Flanc Sud

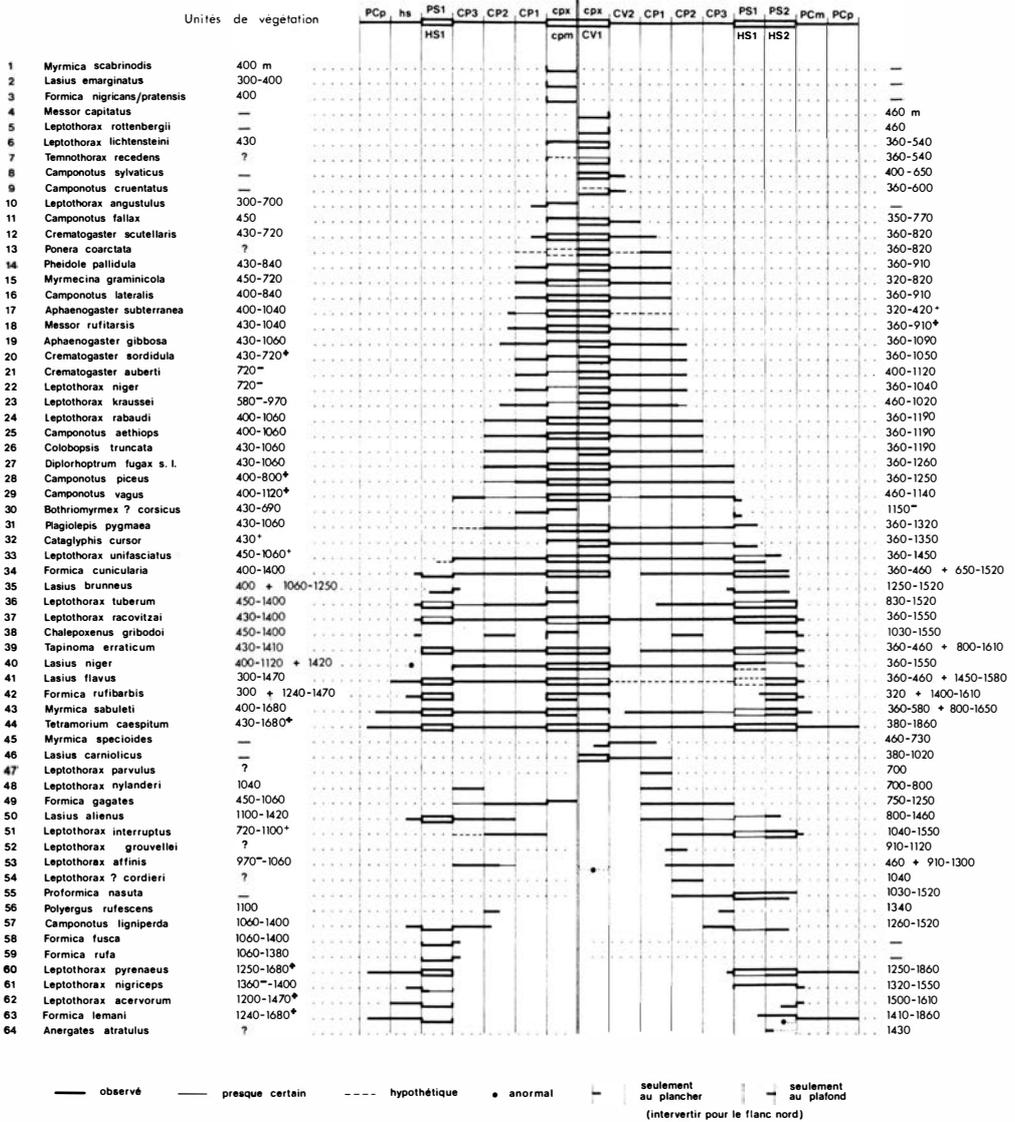


Figure 1. — Amplitudes écologiques et altitudinales des espèces sur les deux flancs du massif ; voir texte.

extrêmes enregistrées sur chaque versant sont mentionnées de part et d'autre ; les signes — et + portés en exposant indiquent que les limites altitudinales réelles leur sont très vraisemblablement (caractères gras) ou peut-être (caractères maigres) assez nettement inférieures (altitudes minimales) ou supérieures (altitudes maximales). Pour les espèces présentes dès le pied du massif, donc dès le pied des unités *cpm*, *cpx* ou *CV1*, l'altitude minimale mentionnée n'a, évidemment, qu'une valeur indicative. Les données relatives aux espèces rares ou très localisées 30, 38, 47, 48, 54, 56 et 64 n'ont été ni interpolées ni extrapolées ; il est vraisemblable que l'amplitude réelle de certaines de ces espèces est plus importante que celle dont il est fait mention sur la figure.

III. — DISTRIBUTION ET FREQUENCE DES DIFFERENTES ESPECES

La richesse totale enregistrée du territoire étudié est de 64 espèces¹. Sa richesse réelle n'est sans doute guère supérieure, et il serait de même surprenant que la richesse de l'ensemble du massif du Ventoux dépasse cette valeur de plus que quelques unités. On remarquera que les genres les plus riches en espèces sont d'une part le genre *Leptothorax* (18 espèces) chez les *Myrmicinae*, d'autre part les genres *Camponotus* (8 espèces), *Formica* (7 espèces) et *Lasius* (6 espèces) chez les *Formicinae*.

Pour certaines espèces seront citées des localités supplémentaires lorsque celles-ci précisent leur amplitude écologique ou altitudinale sur l'un ou l'autre des deux flancs du massif. Ces localités seront désignées comme suit (entre parenthèses : le numéro de code de la commune, tel qu'il est défini dans la légende du tableau II de la première partie de ce travail ; l'exposition des localités du flanc sud varie du SE au SW, celle des localités du flanc nord est précisée) :

Flanc nord : N1 = (1) Malaucène, 300 m, *cpm*, jardins ; N2 = (1) Plâtrière du Groseau, 400 m, expo. NW, *cpm*, bois mixte de feuillus ; N3 = (1) La Baume, 430 m, expo. NW, *cpx* ; N4 = (1) Brassetieu, 450 m, expo. N, *cpx* ; N5 = (3) Les Hubacs, 430 m, expo. NW, *cpx* ; N6 = (1) environs de Rivet, 300 m, *cpx* ; N7 = (3) combe de Maître Claude, 690 m, expo. NW, *CP1* ; N8 = (3) en contrebas du Sueil, 580 m, expo. N, *CP1* ; N9 = (3) Chapelle St-Sidoine, 740 m, expo. W, *CP1* ; N10 = (3) entre la chapelle St-Sidoine et la combe de Trempe, 800 m, expo. NW, *CP1* ; N11 = (3) entre la combe de Trempe et le vallat de Perrigot, 840 m, expo. W, *CP1* ; N12 = (3) id., 910 m, expo. W, (*CP1*) *CP2* ; N13 = (3) id., 970 m, expo. W, *CP2* ; N14 = (3) route forestière du col du Comte, 1040 m, expo. SW, (*CP1*) *CP2* ; N15 = (3) id., 1060 m, expo. SW, *CP2* ; N16 = (3) id., 1150 m, expo. NW, *CP3* (*HS1*) ; N17 = (3) id., 1060 m, expo. NW, *CP3* (*HS1*) ; N18 = (3) id., 1120 m, expo. W,

(1) Ceci en considérant que tous les *Diplorhoptum* se rapportent à une seule espèce (voir plus loin nos commentaires à ce sujet).

CP3 (HS1) ; N19 = (3) en contre-haut de la route forestière du col du Comte, 1240 m, expo. N. (CP3) HS1 ; N20 = (3) combe de Serrière, 1250 m, expo. N, HS1 ; N21 = (3) vallat de Pralong, 1200 m, expo. N, HS1 ; N22 = (3) en bordure de la route menant de Malaucène au sommet, 1240 m, expo. N, (CP3) HS1 ; N23 = (3) id., 1320 m, expo. N, HS1 ; N24 = (3) environs de la bergerie du Mont Serein, 1400 m, expo. N, HS1 (hs) ; N25 = (3) La Fendarasse, 720 m, expo. NW, CP1.

Flanc sud : S1 = (1) La Crèmesière, 320 m, cpx ; S2 = (1) environs du Jas de l'Hâque, 380 m, cpx ; S3 = (2) Bélézy, 350 m, CV1 ; S4 = (2) La Madeleine, 360 m, CV1 ; S5 = (1) combe de Milan, 420 m, CV1 ; S6 = (1) en contrebas de la route menant de Malaucène au sommet, 460 m, CV1 ; S7 = (2) Les Sauviers, 400 m, CV1 ; S8 = piste forestière montant de Bedoin, 650 m, CV2 ; S9 = (2) id., 770 m, CV2 ; S10 = (1) route menant de Malaucène au sommet, 730 m, CP1 ; S11 = (3) id., 1000 m, CP2 ; S12 = (3) id., 1050 m, CP2 ; S13 = (2) piste forestière montant de Bedoin, 1220 m, CP3 ; S14 = (2) id., 1300 m, CP3 ; S15 = (2) id., 1350 m, CP3 (HS1) ; S16 = (2) route forestière des Cèdres, 1300 m CP3 ; S17 = (2) id., 1340 m, CP3 (HS1) ; S18 = (2) piste forestière montant de Bedoin, 1410 m, PS1 (PS2) ; S19 = (2) plaine de Chaua, 1400 m, PS1 (PS2) ; S20 = (2) id., 1460 m, PS2 ; S21 = (2) id., 1500 m, PS2 ; S22 = (2) près du vallon de Cabriolas, 1450 m, PS2 ; S23 = (2) combe Sourne, 1150 m, (CP3) HS1 ; S24 = (2) id., 1200 m, (CP3) HS1 ; S25 = (2) combe de la Grave, 1140 m, (CP3) HS1 ; S26 = (2) id., 1250 m, HS1 ; S27 = (2) Adrets de la combe Sourne, 1280 m, HS1 ; S28 = (2) id., 1350 m, HS1 ; S29 = (2) route menant de Bedoin au Chalet Reynard, 1220 m, HS1 ; S30 = (2) route forestière menant du Mont Serein au Chalet Reynard, 1500 m, HS2 ; S31 = (2) id., 1500 m, HS2, petit boisement artificiel de Pins à crochets ; S32 = (2) Chalet Reynard, 1460 m, HS2 ; S33 = (2) vallon de Lanrageade, 1580 m, HS2 (PCm) ; S34 = (2) Les Constants, 580 m, cpx ; S35 = (2) St-Estève, 550 m, cpx ; S36 = (2) Les Tournillaires, 380 m, CV1.

Afin de gagner de la place, les aires de distribution de nombreuses espèces ne seront pas décrites dans le texte, les données de la figure 1 se suffisant à elles-mêmes ; d'une façon générale, la consultation de cette figure et du tableau I est d'ailleurs nécessaire à la compréhension des commentaires relatifs à chaque espèce.

Ponera coarctata (Latr.) (S7, S34) : rare et localisé, au moins en apparence (mœurs semi-endogées).

Genre Myrmica Latr. : représenté par trois espèces dont les aires de distribution sont distinctes mais qui colonisent à elles trois toutes les unités de végétation (fig. 2). Sauf à proximité de l'arête occidentale, domaine de *M. specioides*, le genre paraît totalement absent du niveau CV1 et de la plus grande partie du niveau CV2 de la série du Chêne vert.

Myrmica sabuleti Meinert (fig. 2 et 6) (N2, N3, N17, S34) : de loin le plus répandu des trois, il occupe la plus grande partie du massif mais ne dépasse sans doute pas 1700 m d'altitude. En flanc nord, il colonise toutes les unités de végétation, y compris l'unité mésophile euméditerranéenne *cpm*, mais il est absent de ses pelouses mésohygrophiles (station GR) qui sont le domaine exclusif de l'espèce suivante. En flanc sud, son aire est disjointe : il est présent dans la série méditerranéenne du Chêne pubescent *cpx*, semble faire défaut dans le niveau CV1 et la plus grande partie du niveau CV2 de la série du Chêne vert, et réapparaît en

altitude, à mi-hauteur du niveau *CP1* près de l'arête occidentale, dès le haut du niveau *CV2* plus à l'est ; il ne paraît pas pénétrer dans le territoire de *M. specioides*.

Banal dans toute son aire de répartition, sauf dans le niveau *CV2* du flanc sud où il est extrêmement rare, il est généralement peu abondant, mais peut, très rarement et sans raisons apparentes, constituer plus de 10 % de la myrmécofaune (stations ROn, RR, LA). La disjonction altitudinale de son aire de répartition en flanc sud résulte manifestement de l'aridité trop accentuée de la série du Chêne vert, ce qui conduit à le mettre au nombre des espèces relativement exigeantes en humidité (*cf. infra* VI.2) ; peut-être, en outre, supporte-t-il mal les fortes chaleurs estivales. Il tolère les sols saisonnièrement gorgés d'eau (station SUo) mais, à en juger de son absence de la pelouse GR, il est beaucoup moins bien adapté à ces milieux que l'espèce suivante.

Myrmica scabrinodis Nyl. (fig. 2) : n'a été observé que dans la pelouse mésohygrophile euméditerranéenne GR et manifeste donc, au Ventoux, une hygrophilie très accentuée. Largement dominant dans cette pelouse, il disparaît dès que l'on pénètre dans les bois mixtes de feuillus environnants, où ne se rencontre que l'espèce précédente.

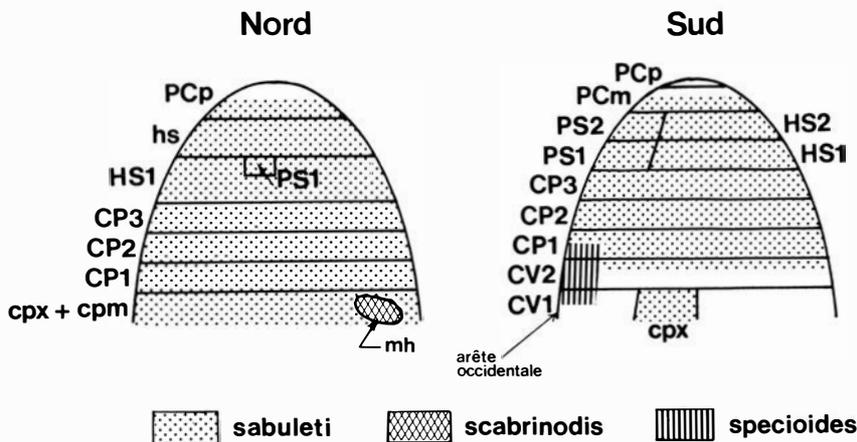


Figure 2. — Répartitions des trois espèces de *Myrmica* sur les deux flancs du massif (mh = pelouses mésohygrophiles euméditerranéennes).

Myrmica specioides Bondr. (= *puerilis* Stårcke) (fig. 2) (S6, S10) : ne se rencontre qu'en flanc sud de l'arête occidentale, entre les milieux des niveaux inférieurs *CV1* de la série du Chêne vert et *CP1* de la série supraméditerranéenne du Chêne pubescent ; il y est présent un peu partout, mais toujours en petit nombre.

Aphaenogaster (Attomyrma) gibbosa (Latr.) (N3, N15) : occupe les formations xérophiles de l'euméditerranéen et du niveau inférieur CP1 du supraméditerranéen, et pénètre localement dans le niveau CP2 mais y est très rare. Localisé et rare en flanc nord ainsi que dans l'unité *cpx* du flanc sud, il est le plus souvent peu commun, ou même absent, dans les unités CV1, CV2 et CP1 de ce dernier, mais s'y montre localement abondant : il est ainsi dominant, codominant avec *Crematogaster auberti* ou tout au moins très abondant dans les stations TT, VE, TEno, TEse et TF (24-46 % des nids). Les stations, peu nombreuses, où il abonde se caractérisent toutes par le fait qu'elles sont à la fois riches en Thym (indice d'abondance-dominance au moins égal à 2) et pauvres ou relativement pauvres en *Lasius niger* (celui-ci fait moins de 16 % des nids, souvent beaucoup moins), mais la réciproque n'est pas toujours vérifiée : il est peu abondant dans la station TEso bien qu'elle soit riche en Thym et pauvre en *Lasius niger*. Sa rareté en flanc nord et dans l'unité *cpx* du flanc sud peut s'expliquer par le fait que ces milieux sont généralement pauvres en Thym et très riches en *Lasius niger* ; y contribue certainement, pour ce qui est du flanc nord, la xérophilie manifeste de l'insecte.

La limitation d'*A. gibbosa* par *Lasius niger*, si tant est qu'elle soit une réalité, peut résulter d'une compétition pour les sites de nidification. Quant au rôle du Thym, déjà souligné par Bernard (1974, 1975), l'on ne sait s'il est d'ordre trophique ou si le végétal et la Fourmi sont simplement favorisés par les mêmes facteurs écologiques ; toujours est-il que l'amplitude du Thym est très largement supérieure à celle de la Fourmi puisqu'il s'élève jusqu'à 1450 m d'altitude en flanc sud et abonde encore dans certaines stations du bas du montagnard-méditerranéen, comme la station TM.

Aphaenogaster (Attomyrma) subterranea (Latr.) (N4, N14, S1, S5) : rare, localisé, manifestement hygrophile, l'une des seules Fourmis du Ventoux à nidifier préférentiellement à l'intérieur de boisements denses. Les niveaux CV2 et CP1 du flanc sud sont peut-être partout trop arides pour lui.

Messor capitatus (Latr.) : n'a été observé que dans la station TT, où il est relativement abondant, et aux environs de celle-ci ; sans doute est-il strictement cantonné à certaines localités du pied du flanc sud (niveau CV1), dans des pelouses du *Brachypodium ramosi* à la fois très ensoleillées, peu denses et riches en *Fumana ericoides* et autres végétaux dont il récolte les graines.

Messor rufitarsis (F.) (N3, N14) : présent un peu partout dans l'euméditerranéen, nettement plus localisé dans le bas du supraméditerranéen ; il n'est nulle part abondant (au plus, 6 % des nids).

Pheidole pallidula (Nyl.) (N5, N9, N11) : présent un peu partout, mais souvent en faible densité, dans les niveaux chauds *cpx* et *CV1*, il y abonde localement — ceci semble particulièrement fréquent dans l'unité *cpx*, notamment lorsqu'elle est implantée sur des sables molassiques — et peut alors être dominant (stations JH, N5, S4), codominer avec *Lasius niger* (station N4), ou tout au moins venir en seconde position après ce dernier (station PSJ). Un peu plus localisé et plus rare dans le niveau *CV2*, et plus encore dans le niveau *CP1*, surtout en flanc nord, il peut encore y jouer un rôle important, voire codominant, sur les deux flancs du massif (station MIh ; localité N9 : 31 % des nids contre 52 % pour *Lasius niger*), mais ceci est assez exceptionnel.

Crematogaster (*Orthocrema*) *sordidula* (Nyl.) (N3, S12) : généralement rare ou absent ; se montre parfois relativement abondant (11-12 % des nids dans les stations VE et ROs).

Crematogaster (*Acrocoelia*) *auberti* Emery (S7, S34) : extrêmement rare en flanc nord ; très rare et localisé dans le niveau *CP2* du flanc sud ; présent un peu partout, mais le plus souvent en médiocre abondance, à plus basse altitude sur le flanc sud, tout au moins à proximité de l'arête occidentale car il se montre nettement plus localisé lorsqu'on s'éloigne, vers l'est, de celle-ci. Des populations importantes n'ont été observées que dans le secteur très particulier de la Tête de l'Emine (40-45 % des nids dans les stations TE_{no}, TE_{so} et TF), où il constitue l'espèce dominante, ou codominante avec *Aphaenogaster gibbosa*. C'est un vaste plateau karstique, très éventé, à peu près dépourvu de végétation arborée, portant des formations à Genêt de Villars ou de maigres pelouses à Fétuques et Potentille (voir les descriptions des stations), le sol est très superficiel si bien que l'Aphyllanthe, généralement commun dans le bas Ventoux, s'y montre très rare. La densité de la Fourmi décroît fortement dès que la strate arborée devient importante (station TE_{ne}) et/ou que la profondeur du sol augmente, ce qui va de pair avec une bien plus grande abondance de l'Aphyllanthe (station TE_{se}). La grande rareté de l'espèce en flanc nord et son abondance dans le secteur manifestement très aride de la Tête de l'Emine ne concordent guère avec ce que l'on connaît par ailleurs de son écologie puisqu'elle est généralement considérée comme nettement hygrophile (Bernard, 1968 ; Cagniant, 1973).

Crematogaster (*Acrocoelia*) *scutellaris* (Oliv.) (N2, N3) : espèce semi-arboricole, nidifiant parfois sous les pierres, banale mais assez peu abondante dans l'euméditerranéen, beaucoup plus localisée dans le bas du supraméditerranéen.

Genre *Diplorhoptrum* Mayr (N3, N15) : le Professeur F. Bernard a bien voulu identifier des échantillons de colonies provenant de différentes localités du Ventoux et y a reconnu les six

espèces suivantes : *banyulense* (Bern.), *monticola* (Bern.), *fugax* (Latr.), *nicaeense* (Bern.), *robustum* (Bern.) et *delta* (Bern.), *in litt.* Cette abondance d'espèces nous laisse un peu perplexe, d'autant qu'elles ne semblent guère se distinguer par leur écologie. Nous préférons, en conséquence, nous en tenir, au moins temporairement, à la conception classique du genre (Baroni-Urbani, 1971) et ne considérer que la seule grande espèce *fugax* (Latr.) s.l.¹. Sauf en limite supérieure de son aire de répartition, celle-ci est à peu près omniprésente, le plus souvent en petit nombre.

Temnothorax recedens (Nyl.) (S4) : rare, strictement cantonné au pied du massif.

Myrmecina graminicola (Latr.) (N4, S1, S35) : rare, au moins en apparence (mœurs semi-endogées).

Anergates atratulus (Schenck) : parasite permanent de *Tetramorium caespitum*, observé une seule fois, dans un nid de son hôte (station CH).

Genre *Leptothorax* Mayr : avec 18 espèces, c'est de loin le genre le mieux représenté au Ventoux, mais la fréquence relative de chacune de ces espèces est le plus souvent faible à minime : au plus 5 % des nids dans 121 des 128 cas observés (tableau I). La plupart nidifient au niveau du sol. Deux, *nylanderi* et *unifasciatus*, sont semi-arboricoles, nidifiant tantôt au niveau du sol, tantôt dans les rameaux morts des arbres (Chênes pubescents notamment). Quatre, *affinis*, *angustulus*, *kraussei* et *rabaudi*, sont plus ou moins strictement arboricoles ; leurs colonies ont été observées dans les rameaux morts des Chênes pubescents (*affinis* et *angustulus*), des Chênes verts et pubescents (*kraussei* et *rabaudi*).

Leptothorax ? *cordieri* Bondr., *nylanderi* (Först.) (N17), *parvulus* (Schenck) et *rottenbergii* (Emery) : espèces très rares au Ventoux puisque nous n'en avons observé qu'une à trois colonies. *L. rottenbergii*, non encore signalé de France à notre connaissance, se cantonne sans doute aux localités les plus chaudes du niveau CV1 du flanc sud ; les aires de répartition des trois autres espèces englobent au moins une partie du supraméditerranéen mais ne peuvent être, actuellement, délimitées exactement.

Leptothorax interruptus (Schenck), *lichtensteini* Bondr. (N5, S4) et *niger* Forel (N25) : ne constituent, en règle générale, qu'une fraction minime de la myrmécofaune.

Leptothorax grouvellei Bondr. : ressemble beaucoup à *niger*, tant par son mode de nidification en pleine terre que par sa

(1) La prise en compte de 6 espèces et non du seul *D. fugax* ne modifierait guère nos conclusions relatives à l'évolution latérale et altitudinale de la richesse et de la composition spécifiques des peuplements de Fourmis, ni celles relatives à la structure de ces peuplements (voir plus loin).

coloration foncée, mais s'en distingue nettement par des épines épinotales beaucoup plus longues et par la forme de son pétiole. N'a été observé qu'en flanc sud, à proximité de l'arête occidentale, dans les stations RA. MRn et MRs, où il est très peu abondant.

Leptothorax unifasciatus (Latr.) (N4, N17, S4, S22, S28) : présent à peu près partout dans l'euméditerranéen et dans le niveau CP1 du supraméditerranéen, généralement en petit nombre. Il y colonise surtout les lisières et ne joue un rôle important que dans les petites clairières assez ombragées et d'ambiance présylvatique (stations MIh et ROn). Beaucoup plus localisé dans les niveaux CP2 et CP3, et franchement rare dans le montagnard-méditerranéen.

Leptothorax tuberum (F.) (N4, S24, S28) : présent un peu partout, le plus souvent en petit nombre, dans la portion supraméditerranéenne de son aire de répartition ; très localisé à plus basse et plus haute altitude. Sa rareté dans l'euméditerranéen du flanc nord et son absence de l'euméditerranéen du flanc sud le distinguent des espèces précédente et suivante et conduisent à le placer parmi les Fourmis qui ne supportent pas les trop fortes chaleurs estivales.

Leptothorax racovitzai Bondr. (N5, N17, S26) : de tous les représentants du genre au Ventoux, c'est celui dont l'amplitude écologique est la plus vaste. Presque omniprésent, mais généralement peu abondant, dans toute son aire de répartition, il a localement une certaine importance, même à des altitudes relativement élevées (stations RR et TM).

Leptothorax pyrenaicus Bondr. (? = *melanocephalus* Emery) (N20) : typiquement alticole au Ventoux, où il est caractéristique des étages montagnards et orophiles. C'est, avec *Tetramorium caespitum* et *Formica lemni*, l'une des trois espèces à s'élever le plus haut en altitude : 1 860 m en flanc sud, sans doute pas plus de 1 750 m en flanc nord (limite altitudinale probable de la myrmécofaune sur ce versant). Présent un peu partout, mais généralement en petit nombre, il se montre assez abondant dans certaines stations riches en affleurements rocheux fissurés (station ANo), et paraît constituer régulièrement un élément important de la myrmécofaune dans les petites pelouses à fort recouvrement (faciès à *Ononis striata* de l'*Astragalus-Ononidetum cenisiae*) qui tapissent les fonds de combe humides et riches en terre fine du niveau supérieur HS2 de la hêtraie du flanc sud (stations FAs et SOb) : dans le premier cas, l'insecte nidifie dans les fentes des rochers, dans le second cas sous les cailloux.

Leptothorax nigriceps Mayr : espèce également alticole, mais n'occupant guère que les deux étages montagnards, et encore seulement en partie : en flanc sud, elle n'est présente qu'à proximité de l'arête occidentale (d'où son absence de la série du Hêtre

et du Sapin) ; en flanc nord, elle s'en éloigne un peu plus et se rencontre jusque dans le secteur du Mont Serein. Le déterminisme de sa localisation exclusive dans le secteur occidental des deux versants du massif est inconnu ; sa présence tant dans le montagnard-médioeuropéen froid et humide du flanc nord que dans le secteur le plus aride du flanc sud ne permet pas, en tout cas, de mettre en cause la température ni l'humidité. Il côtoie partout l'espèce précédente, mais est toujours moins abondant.

Leptothorax acervorum (F.) (N21, S30) : espèce également alticole, inféodée aux étages montagnards. Extrêmement rare en flanc sud, elle est présente un peu partout, en petit nombre, dans les secteurs bien ensoleillés du flanc nord, exception faite de la série supérieure du Pin sylvestre, donc du milieu montagnard le plus aride. Tout ceci, joint au fait que la série de la hêtraie-sapinière, milieu particulièrement humide, paraît être son domaine de prédilection, est sans aucun doute à mettre au compte de besoins en eau importants, nettement plus élevés que ceux des deux espèces alticoles précédentes.

Leptothorax angustulus (Nyl.) (N5, N6), *kraussei* Emery (N8, N13, S11, S34), *rabaudi* Bondr. (N2, N3, N13, N15) et *affinis* Mayr (N13, N17, S14) : espèces arboricoles, les deux dernières banales, les deux premières plus localisées. La première n'a été observée qu'en flanc nord, ce qui résulte peut-être de besoins assez élevés en humidité. A noter qu'une colonie d'*affinis* a été découverte en plein niveau CV1 de l'euméditerranéen (station TT), ce qui paraît tout à fait exceptionnel pour cette espèce.

Chalepoxenus gribodoi Menozzi (N4, S21) : ce parasite permanent de divers *Leptothorax* est assez rare et surtout très localisé si bien qu'il n'est pas possible, actuellement, de délimiter exactement son aire de répartition. Il a été observé dans les nids des espèces suivantes : *interruptus*, *nigriceps*, *pyrenaeus*, *racovitzai*, *tuberum*, *unifasciatus*.

Tetramorium caespitum (L.) (N2, N3, N14, N16, S2, S6, S26) : c'est la Fourmi de loin la plus répandue au Ventoux puisqu'il colonise toutes les unités de végétation étudiées et se rencontre depuis le pied du massif jusqu'à la limite altitudinale supérieure de la myrmécofaune. Toujours rare dans l'euméditerranéen (au plus 5 % des nids), et même fréquemment absent dans son niveau le plus chaud (unités *cpx* et CV1), il est encore généralement rare, parfois absent, dans le niveau inférieur CP1 du supraméditerranéen, mais est anormalement abondant dans les stations RON et TF dont on remarquera qu'elles se distinguent par la pauvreté spécifique de leur myrmécofaune, indice de conditions relativement difficiles. Il est présent partout en relative abondance dans le niveau CP2 mais n'y occupe le plus souvent qu'un rang subordonné (10-14 % des nids). A partir du niveau CP3 et dans l'ensem-

ble des étages montagnards et orophiles — sauf dans les milieux hostiles à toute myrmécophage, ce qui est, semble-t-il, le cas général au-dessus de 1750 m en flanc nord —, il est omniprésent et joue en général un rôle très important, dominant ou codominant (40 % des nids, en moyenne, pour les 31 stations étudiées). *Tetramorium caespitum* et *Formica lemani* sont les seules espèces importantes de Fourmis dans les étages montagnard-médioeuropéen (plancher exclu) et orophiles. Selon les stations, l'une des deux peut l'emporter plus ou moins largement sur l'autre, le principal facteur déterminant étant, semble-t-il, l'abondance des pierres dans le milieu considéré ; *Formica lemani* nidifie, en effet, de préférence sous les grosses pierres tandis que *T. caespitum* occupe surtout les petites (peut-être est-il évincé des grosses par *F. lemani*), si bien que la fréquence relative de la première de ces espèces est d'autant plus élevée — et celle de la seconde d'autant plus faible — que la densité en grosses pierres du milieu est plus importante. Comme *F. lemani*, *T. caespitum* peut nidifier à découvert, mais il paraît n'y parvenir que difficilement dans les pelouses denses à *Sesleria coerulea* ; c'est tout au moins la seule explication que nous voyons à sa rareté ou à son absence dans les stations RR et LOhe qui sont toutes deux des pelouses denses à Seslaire, pauvres ou très pauvres en pierres et cailloux, lesquels sont en outre monopolisés par d'autres espèces.

Au total, *Tetramorium caespitum* se montre apte à prospérer dans toutes les unités de végétation étudiées ; font peut-être exception les unités euméditerranéennes, ce qui pourrait alors signifier qu'il supporte mal les trop fortes chaleurs estivales ou une aridité trop accentuée. Mais il donne tout à fait l'impression de mal se défendre contre la concurrence des autres espèces, sans doute au niveau des sites de nidification disponibles, et d'être par suite d'autant plus abondant que les conditions de milieu sont plus difficiles et que la richesse spécifique est, en conséquence, plus réduite. Ceci expliquerait l'accroissement de son abondance relative (mais aussi, sans aucun doute, de son abondance absolue) avec l'altitude.

Bothriomyrmex ? corsicus Santschi (N3, N7, S23) : ce parasite temporaire des *Tapinoma* est rare et très localisé ; on peut donc, actuellement, délimiter exactement son aire de répartition.

Tapinoma erraticum (Latr.) (fig. 6) (N3, N16, S4, S6) : en flanc sud, il est assez souvent présent, mais en faible abondance (au plus 5 % des nids), dans la série méditerranéenne du Chêne pubescent *cpx*. Il est en revanche extrêmement rare dans le niveau inférieur CV1 de la série du Chêne vert, où il se cantonne à des secteurs anormalement humides, et disparaît dans son niveau supérieur CV2. Il réapparaît dans le niveau inférieur CP1 du supraméditerranéen, mais y est très rare (au plus 1 % des nids), sauf, parfois, au plafond (station RA). Omniprésent dans le reste

du supraméditerranéen et dans le montagnard-méditerranéen, c'est un élément notable bien que très secondaire de la myrmécofaune des unités *CP2* et *CP3* (5-12 % des nids, soit 8 % en moyenne), plus effacé de celle de la série du Pin sylvestre (2-8 % des nids). Il joue généralement un rôle important, souvent codominant avec *Tetramorium caespitum*, dans la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin, tout au moins dans son niveau supérieur *HS2* (19-33 % des nids), les pelouses presque fermées des fonds de combe de ce niveau lui étant toutefois moins favorables (8-10 % des nids dans les stations FAs et SOB).

En flanc nord, il est présent un peu partout, mais en faible abondance (au plus 5 % des nids), dans la variante xérophile *cp_x* de la série méditerranéenne du Chêne pubescent et abonde dans les pelouses mésohygrophiles de la variante mésophile *cp_m* (21 % des nids dans la station GR). Il est omniprésent dans le supraméditerranéen, avec des abondances relatives voisines de celles enregistrées en flanc sud dans les niveaux supérieurs de cet étage. Il occupe les deux séries montagnardes-méditerranéennes, mais s'y localise aux secteurs les plus chauds et les mieux ensoleillés (d'où son absence de la station SEn, trop ombragée) où son abondance relative ne dépasse guère les valeurs observées dans le supraméditerranéen ; son absence de la station PE, apparemment très favorable, résulte peut-être de la présence en assez grand nombre de *Formica rufa*.

Cette espèce se montre donc exigeante en humidité et relativement exigeante en chaleur, ce qui a pour conséquence une disjonction altitudinale de son aire de répartition en flanc sud (fig. 6). L'aridité excessive, sur ce versant, de la série du Chêne vert et du niveau inférieur *CP1* du supraméditerranéen est, sans nul doute, à l'origine de son absence ou de son extrême rareté dans ces milieux, alors que la plus grande fraîcheur qui règne, sur les deux versants, dans la variante xérophile *cp_x* de la série méditerranéenne du Chêne pubescent (sols plus profonds, à réserves hydriques plus importantes) lui permet de s'y maintenir un peu partout, tout en n'étant pas cependant suffisante pour qu'elle puisse y prospérer. Son abondance dans les très rares pelouses mésohygrophiles euméditerranéennes prouve bien, d'ailleurs, qu'elle supporte parfaitement les fortes chaleurs estivales et que le principal facteur limitant sa multiplication à basse altitude est l'aridité trop accusée. L'atténuation de ce facteur en altitude lui permet de prendre une certaine importance à partir du niveau *CP2* en flanc sud, tandis qu'en flanc nord, moins aride à niveau égal, il en est ainsi dès le niveau *CP1*. Toutefois, le bilan hydrique des unités *CP2*, *CP3*, *PS1* et *PS2* du flanc sud n'est pas assez favorable pour que l'espèce puisse y abonder, et ce n'est que dans les pelouses de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin, milieu moins xérique que la série du Pin sylvestre, qu'elle

trouve, en général, les conditions (humidité et chaleur) qui lui permettent d'égaliser et même souvent de dépasser ses performances dans les pelouses mésohygrophiles euméditerranéennes. En flanc nord, plus humide et donc *a priori* plus favorable, le climat moins chaud et moins ensoleillé, ainsi sans doute que la durée de l'enneigement aux altitudes élevées (facteur qui est peut-être également à l'origine de la relative médiocrité de son abondance dans les fonds de combe de la hêtraie du flanc sud), s'opposent à de telles performances et même limitent sa distribution au seul niveau inférieur des étages montagnards. On notera enfin que cette espèce est l'une des rares à supporter parfaitement l'inondation temporaire (stations GR et SUo).

Plagiolepis pygmaea (Latr.) (N5, N15) : très rare et localisé dans le montagnard-méditerranéen, il est omniprésent dans l'euméditerranéen et dans le supraméditerranéen (sauf, en flanc nord, dans le haut de ce dernier) mais y est généralement peu abondant : il constitue moins de 10 % des nids dans 23 stations sur 29, 12-14 % des nids dans les stations TEse et CR, 5 % des nids en moyenne dans ces 25 stations. Il peut toutefois former des populations importantes à basse altitude, ce qui est assez fréquent dans les niveaux chauds *cpx* et *CV1* (20 % des nids dans la station JH ; phénomène également observé dans les localités S7, S34, S35, S36), mais plus rare dans les niveaux *CV2* et *CP1* (19-30 % des nids dans les stations PI, TEso et BC, 30 % dans une localité du niveau *CP1* du flanc nord) ; il se montre alors parfois codominant, mais n'arrive au mieux qu'en seconde position, assez loin derrière l'espèce la mieux représentée.

Camponotus (Camponotus) ligniperda (Latr.) (N17, S15) : en flanc nord, il est absent ou très rare dans les secteurs trop secs et ensoleillés de son aire de répartition (d'où son absence de la série supérieure du Pin sylvestre) mais il est relativement commun ailleurs, principalement au niveau des lisières, dans les sous-bois clairs et dans les clairières ombragées, où il peut abonder localement (station SEn). En flanc sud, il est très rare et localisé. Tout ceci et son absence du bas Ventoux concordent bien avec ce que l'on connaît par ailleurs de l'écologie d'une espèce caractéristique des climats relativement froids et humides mais exigeant une belle saison suffisamment longue.

Camponotus (Camponotus) fallax (Nyl.) (N4, S3, S9, S34) : espèce semi-arboricole, observée dans les branches mortes des Chênes pubescents et, parfois, dans des bois morts (branches de Pin maritime) gisant au sol.

Camponotus (Camponotus) vagus (Scop.) (N4, N18, S17, S25, S35) : rare et localisé en raison de la rareté de ses sites potentiels de nidification (gros bois morts bien ensoleillés, sur pied ou abattus).

Camponotus (Tanaemyrmex) aethiops (Latr.) (incl. *margi-natus* (Latr.)) (N2, N3, N15) : espèce banale dans l'euméditerranéen et dans les deux niveaux inférieurs du supraméditerranéen, mais constituant généralement moins de 5 % de la myrmécofaune. Rare ou absent dans les pelouses éloignées de tout peuplement sylvatique (stations TEno, TEso, TEse, TF, CR) et dans les lieux trop humides (stations GR et SUo), il colonise surtout les clairières et les sous-bois clairs, et peut s'y montrer assez abondant (6-15 % des nids dans les stations JH, PZe, VE, SUE, ROs, ROn, BC, MZ), voire dominant ou codominant (25-31 % des nids dans les stations MIh et RA) bien qu'il soit loin d'en être toujours ainsi (stations PSJ, TEne, etc.) ; il paraît, en fait, ne prospérer que lorsque le sol est relativement profond et frais, ce qui se traduit souvent par l'abondance de *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum* ou *Genista hispanica*.

Camponotus (Tanaemyrmex) sylvaticus (Oliv.) (S7, S8, S34) : généralement très peu abondant, et même franchement rare dans le niveau CV2. L'exception de la station PSJ (11 % des nids) confirme l'opinion de Bernard (1958 a, 1973) pour qui cette espèce est favorisée par les sols croulants. De même que l'espèce suivante, il paraît bien être absent du flanc nord du massif.

Camponotus (Myrmosericus) cruentatus (Latr.) : rare et très localisé.

Camponotus (Myrmentoma) lateralis (Oliv.) (N2, N3, N11) : banal, mais toujours peu ou très peu abondant ; se rencontre surtout en lisière et dans les sous-bois ensoleillés.

Camponotus (Myrmentoma) piceus (Leach) (= *merula* Losana) (N2, N3, N10) : banal, mais d'abondance toujours médiocre (généralement moins de 5 % des nids, toujours moins de 10 %).

Colobopsis truncatus (SPIN.) (N3, N13, N15) : espèce arboricole banale, nidifiant dans les rameaux morts des Chênes verts et des Chênes pubescents.

Lasius (Lasius) alienus (Först.) (N16, N23, S20) et *Lasius (Lasius) niger (L.)* (N3, N15, N18, S4, S13, S16).

a) *Distributions comparées des deux espèces* (figure 3).

Lasius niger est une espèce banale et souvent très abondante dans l'étage euméditerranéen et dans le niveau inférieur CP1 du supraméditerranéen. En flanc nord, il disparaît presque totalement au-dessus de ce dernier, soit au-dessus d'une altitude d'environ 900 m : plus haut, on n'en trouve plus que de très rares colonies, localisées dans certains secteurs particulièrement chauds et bien exposés des niveaux CP2 et CP3 ; nous en avons découvert une colonie, isolée au milieu d'une population d'*alienus*, dans le montagnard-médioeuropéen, à 1 420 m d'altitude (station LI),

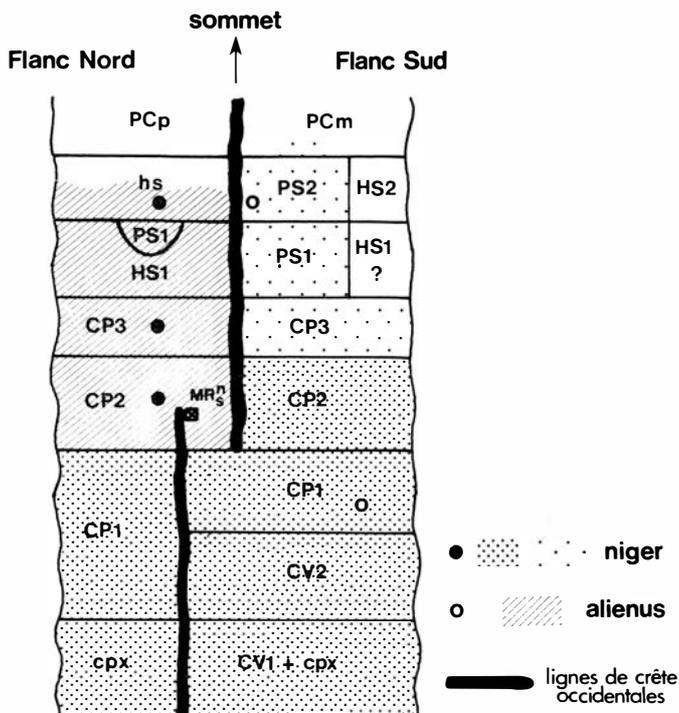


Figure 3. — Répartitions de *Lasius alienus* et de *Lasius niger* (en pointillés espacés : les milieux où cette dernière espèce est toujours rare) sur les deux flancs du massif ; les cercles pleins et évidés représentent les implantations isolées de chacune des deux espèces dans le territoire de l'autre. L'emplacement des stations MRn et MRs est indiqué.

mais ceci est certainement tout à fait exceptionnel et doit sans doute être imputé à une introduction accidentelle par l'homme, le secteur en question étant proche d'un lotissement de chalets. En flanc sud, il peut encore abonder dans le niveau CP2 mais se raréfie considérablement dès que l'on pénètre dans le niveau CP3, soit au-dessus d'une altitude d'environ 1200 m ; de très rares colonies s'observent encore dans la série supérieure du Pin sylvestre, dans le plancher de l'oroméditerranéen et, peut-être, dans la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin.

Lasius alienus colonise presque exclusivement le flanc nord du massif et y relaie l'espèce précédente en altitude. Il en occupe, en effet, les niveaux CP2 et CP3 du supraméditerranéen, le montagnard-méditerranéen et le bas du montagnard-médioeuropéen, et forme localement des populations importantes dans tous ces milieux. En flanc sud, il est généralement absent : nous en avons observé une colonie à 800 m d'altitude (station ROs : niveau CP1),

au milieu d'une importante population de *niger*, et une autre à 1 460 m d'altitude (localité S20 : niveau PS2), très près de l'arête occidentale du massif, dans un secteur où *niger* est lui-même extrêmement rare ; il abonde toutefois dans les stations MRn et MRs (niveau CP2) et n'est pas rare aux alentours de la station RA (plafond du niveau CP1), deux secteurs situés à proximité immédiate de l'arête occidentale et où *niger* est, quant à lui, très rare (RA) ou absent (MRn et MRs).

Les distributions des deux espèces sont donc complémentaires. Il est exceptionnel qu'une espèce — elle est alors très rare — pénètre dans un secteur relevant du territoire normalement occupé par l'autre, et rarissime de rencontrer les deux espèces côte à côte. Les interpénétrations entre leurs aires de répartition s'observent d'une part en flanc nord où, vers 1 000-1 100 m d'altitude, l'espèce normalement présente, *alienus*, est remplacée par de très rares colonies de *niger* dans les secteurs les plus chauds et secs, et d'autre part en flanc sud, où *alienus* déborde parfois à peu de distance au-delà de la ligne de crête (stations RA et S20). La découverte d'une colonie isolée d'*alienus* dans la station ROs, située au cœur du flanc sud, en pleine cédraie, très loin de tous les autres peuplements connus de l'espèce, pose un problème : peut-être existe-t-il en flanc sud, dans la zone d'influence de *niger*, un peuplement extrêmement lâche d'*alienus*, mais il se peut tout aussi bien que la présence de cette colonie soit accidentelle et résulte par exemple d'une introduction par l'homme. Reste le cas particulier des deux stations MRn et MRs, où *niger* fait défaut mais où *alienus* est très abondant, bien qu'elles relèvent théoriquement de la zone d'influence du premier. Ce phénomène s'explique aisément par le statut topographique ambigu des deux stations, découlant du dédoublement de la ligne de crête à leur niveau (voir la figure 3) : comme la crête méridionale domine légèrement la crête septentrionale, le secteur compris entre les extrémités de ces deux arêtes présente partout certaines caractéristiques de flanc nord, même là où l'orientation est au midi (cas des deux stations) ; il n'est donc pas surprenant que ce secteur, qui relève du niveau CP2, se rattache, sans doute en entier, au territoire normalement peuplé par *alienus* et non à celui normalement peuplé par *niger*.

L'explication des faits observés paraît *a priori* assez simple. *Lasius niger*, qui ne dépasse qu'exceptionnellement 900-1 000 m en flanc nord et 1 200 m en flanc sud, serait nettement thermophile. *Lasius alienus*, qui constitue des populations importantes à des altitudes élevées, serait moins exigeant en chaleur et même — voir sa disparition presque totale au-dessous du niveau CP2 — ne supporterait pas ou supporterait mal les fortes chaleurs estivales ; il serait en revanche nettement plus exigeant en humidité, ce qui expliquerait son absence presque totale en flanc sud, même dans des secteurs d'altitude moyenne à élevée (niveau CP3, monta-

gnard-méditerranéen) où cette quasi-absence ne peut être imputée ni à un climat trop froid (il l'est certainement moins que dans le montagnard-médioeuropéen du flanc nord), ni à une éventuelle concurrence par *niger*, puisque ce dernier y est rare ou très rare. Les données de la littérature sur ces sujets sont discordantes mais s'accordent plutôt mal, en moyenne, avec cette interprétation. Si *alienus* atteint une altitude plus élevée que *niger* dans les Apennins (Baroni-Urbiani, 1971) et abonde dans certains pâturages de haute montagne (Bernard, 1950), c'est en général *niger* qui est considéré, explicitement ou implicitement, comme la moins exigeante en chaleur des deux espèces (Kuznetsov, 1929 cité par Wilson, 1955 ; Bernard, 1950 ; Baroni-Urbiani, 1971 ; Cagniant, 1973) ; qui plus est, *alienus* est commun aux environs de Marseille, donc dans une région aux fortes chaleurs estivales (Bernard, 1968). De même, si *alienus* est parfois cité comme tolérant mieux les terrains humides que *niger* (Bernard, 1958 a, 1968), c'est généralement cette dernière espèce qui est considérée comme la plus hygrophile des deux (Diver, 1940 cité par Wilson, 1955 ; Gaspar, 1972 ; Cagniant, 1973 ; Buschinger, 1975). Le problème du déterminisme des aires de répartition des deux espèces au Ventoux reste donc posé. Il est d'ailleurs possible que leurs exigences écologiques ne soient pas seules en cause et qu'intervienne également une certaine concurrence interspécifique, mais ce dernier facteur ne peut expliquer, à lui seul, l'ensemble des faits observés.

b) *Observations complémentaires sur Lasius niger.*

C'est dans l'ensemble, et de loin, la Fourmi la plus importante dans l'étage euméditerranéen et dans le niveau inférieur CP1 du supraméditerranéen ; il en est encore ainsi, mais à un moindre degré, dans le niveau CP2 du flanc sud. Élément presque constant de la myrmécofaune de tous ces milieux (boisements trop denses et éboulis à trop maigre végétation exclus), il y est généralement, mais non toujours, très abondant dès lors que l'humidité n'y est pas excessive (il est rare ou absent dans les pelouses mésohygrophiles) :

— A proximité des peuplements forestiers, dans leurs clairières et à l'intérieur même de ces peuplements lorsqu'ils sont suffisamment clairsemés, c'est le plus souvent l'espèce dominante et même, en général, largement dominante. Il en est ainsi pour tous les types de peuplement : taillis euméditerranéens de Chêne pubescent (40 % et 56 % des nids dans deux localités) ; boisements artificiels de Pins maritimes, purs ou mêlés de Chênes pubescents, implantés dans l'unité *cpx* (59 % et 64 % des nids dans deux localités) ; taillis de Chêne vert des niveaux CV1 et CV2 (30 % à 63 % des nids dans vingt localités ; soit, au total, 49 % des 1 044 nids recensés) ; taillis supraméditerranéens de Chêne pubescent (40-45 % des nids dans les stations BC et MZ) ; faciès supraméditerranéens à Pin sylvestre (52 % des nids dans une localité du

niveau CP1 du flanc nord) ; boisements artificiels euméditerranéens et supraméditerranéens de Pin noir (41-73 % des nids dans les stations PSJ, PZe, PZo, PI, PC, TEne et SUE ; au total, 52 % des 552 nids recensés) ; boisements artificiels supraméditerranéens de Cèdre (28-29 % des nids dans les stations ROs et JM). Au total, on peut estimer que *Lasius niger* constitue 40 à 50 % de l'ensemble des nids peuplant tous ces milieux.

— On observe toutefois un certain nombre d'exceptions. L'espèce paraît souvent rare dans les faciès à Pin d'Alep dominant de l'unité CV1 (incidence du facteur édaphique ? ces faciès recouvrent, en effet, fréquemment des substratums particuliers, calcaires marneux ou sables molassiques), et dans les pelouses à fort recouvrement dominées par des Graminées hautes (*Brachypodium pinnatum* : station ROn ; *Bromus erectus* : stations JH et RA). Il arrive également qu'elle soit rare ou médiocrement abondante dans des stations, telle MIh, ne sortant pas, en apparence, de l'ordinaire.

— En flanc sud, *Lasius niger* est peu abondant, voire absent, dans les formations dépourvues, ou presque dépourvues de strate arborée et éloignées de tout peuplement sylvatique (0-12 % des nids dans les stations TT, TEno, TEso, TEse, TF et CR). L'incidence de la strate arborée est très marquée : l'insecte pullule dans le petit boisement TEne mais devient rare à une centaine de mètres de celui-ci (TEno) ; il est assez peu abondant (16 % des nids) dans la grande clairière VE mais devient dominant (51 % des nids) dans le taillis de Chêne vert assez clair (70 % de recouvrement) qui l'environne ; il est dominant dans un maigre taillis (30 % de recouvrement) de Chênes du niveau CV2, mais la plupart de ses colonies y sont installées à proximité immédiate des arbres et il devient rare (6 % des nids) dès que s'y ouvre une clairière de quelques dizaines de mètres de diamètre. Selon la station, l'incidence bénéfique des peuplements sylvatiques sur la Fourmi se fait sentir à plus ou moins longue distance (de quelques mètres à plusieurs dizaines de mètres), d'autant plus loin, semble-t-il, que ces peuplements sont plus hauts et plus denses et que le degré d'aridité du milieu est moins élevé.

— En flanc nord, au contraire, tout au moins dans le niveau CP1, *Lasius niger* abonde également dans les formations non ou peu arborées, éloignées de tout peuplement sylvatique (48-57 % des nids dans trois localités de ce type).

Au total, *Lasius niger* se comporte surtout comme une espèce de forêt claire ou clairière, tout à la fois rare dans les formations asylvatiques (sauf en flanc nord) et absente des boisements trop denses. Ce comportement forestier prononcé en flanc sud (plus aride que le flanc nord) résulte sans doute de la recherche d'une ambiance suffisamment humide. Les descriptions des stations

montrent par ailleurs que cette espèce peut abonder dans des milieux de caractéristiques (pente, exposition, végétation) très diverses.

c) *Observations complémentaires sur Lasius alienus.*

Il peut abonder aussi bien à proximité de peuplements forestiers spontanés ou plantés (taillis de Chêne pubescent, pineraies de Pins noirs, de Pins sylvestres ou de Pins à crochets) que loin de ceux-ci, et aussi bien dans des pelouses denses à Graminées hautes (stations MRn, MRs, RR) que dans des formations herbacées très ouvertes (station SEs). Il joue souvent un rôle important dans les niveaux CP2 et CP3 (où c'est fréquemment l'espèce dominante) et dans les deux séries montagnardes-méditerranéennes du flanc nord ; son absence de la station PE, qui lui est apparemment très favorable, est aussi surprenante que celle de *Tapinoma erraticum* (cf. supra) et s'explique peut-être également par la relative abondance de *Formica rufa*. Il devient rare dans le montagnard-médioeuropéen, n'abondant que dans la station FB qui se distingue par sa végétation (pelouse ouverte à *Brachypodium pinnatum*) des pelouses mésophiles fermées qui sont la règle à ce niveau et qui bénéficie sans doute d'un microclimat plus chaud que la normale.

Lasius (Lasius) brunneus (Latr.) (fig. 6) (N2, N17, N20, S15, S26) : rare ; la large disjonction altitudinale de son aire de répartition (il n'a été observé que dans les formations mésophiles euméditerranéennes puis dans le plafond du supraméditerranéen et dans le montagnard-méditerranéen) ne peut s'expliquer que par des besoins importants en eau (cf. infra, VI.2.).

Lasius (Lasius) emarginatus (Oliv.) (N1) : strictement cantonné aux formations mésophiles euméditerranéennes, il est donc au moins aussi hygrophile que l'espèce précédente mais nettement plus exigeant en chaleur.

Lasius (Austrolasius) carniolicus Mayr (S35, S36) : rare, au moins en apparence (mœurs semi-endogées) ; paraît absent du flanc nord.

Lasius (Cautolasius) flavus (F.) (fig. 6) (N6, N12, N17, S4, S6, S22, S33) : en flanc nord, il est présent, mais très rare, dans les formations xérophiles euméditerranéennes *cp_x* ; il est en revanche relativement abondant dans les pelouses mésohygrophiles (station GR) des formations mésophiles *cp_m*. Il est présent un peu partout dans le supraméditerranéen, mais toujours en petit nombre, et dans les deux étages montagnards où il est plus fréquent et se montre même abondant, voire codominant, dans certains secteurs de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin (station PE). En flanc sud, il est présent, mais très rare, dans le niveau inférieur CV1 de la série du Chêne vert — ainsi, sans doute,

que dans l'unité *cp x* — et s'y localise à l'ombre ou à mi-ombre dans les secteurs les plus frais. Absent, semble-t-il, dans le niveau *CV2* de la série du Chêne vert, dans tout le supraméditerranéen et dans le niveau inférieur du montagnard-méditerranéen¹, il réapparaît dans le niveau supérieur des deux séries montagnardes-méditerranéennes, généralement en faible densité, mais alors qu'il est assez répandu dans l'unité *HS2*, même loin des peuplements sylvatiques, il ne colonise guère que les lisières et les sous-bois clairs de l'unité plus xérique *PS2*. Il pénètre localement dans le plancher de l'oroméditerranéen.

Cette espèce a donc une aire de répartition continue en flanc nord mais largement disjointe, ou cela revient presque au même, en flanc sud. Son abondance dans la pelouse GR prouve qu'elle supporte bien non seulement l'inondation temporaire mais aussi les fortes chaleurs estivales. Les singularités dont elle fait preuve (relative abondance dans certaines formations de plaine puis dans les étages montagnards, s'opposant à son absence ou à sa rareté dans les autres milieux ; abondance moyenne plus élevée, à niveaux de végétation égaux ou homologues, en flanc nord qu'en flanc sud, sauf en limite supérieure de son aire de répartition ; préférence marquée pour les formations sylvatiques dans l'unité *PS2* du flanc sud mais non dans son unité *HS2*) ne peuvent donc s'expliquer que par des besoins importants en eau (*cf. infra*, VI.2.).

Formica (Serviformica) cunicularia Latr. (fig. 4 et 6) (N2, N3, N16, S22, S26) : cette espèce ne présente une certaine abondance que lorsque sont satisfaites les deux conditions suivantes : 1) sol suffisamment profond et riche en terre fine, ce qui se traduit par le fait que l'abondance de la Fourmi est souvent, mais non toujours, maximale dans des pelouses à fort recouvrement (stations RA, SUo, MRn, JM, RR, FE) ; 2) proximité de peuplements sylvatiques feuillus ou résineux (Chêne pubescent, Hêtre, Cèdre, Pin noir, Pin sylvestre, Pin à crochets) ou tout au moins de peuplements arbustifs assez denses (Amélanchiers, Buis, Alisiers) : bien que ne pénétrant pas en sous-bois, *F. cunicularia* se comporte surtout, au Ventoux, comme une espèce de lisière et de petites clairières.

L'espèce est présente çà et là, mais toujours en petit nombre, dans la série méditerranéenne du Chêne pubescent (variantes *cp m* et *cp x*) des deux flancs du massif ; elle est extrêmement rare dans le niveau *CV1* de la série du Chêne vert, et absente de son niveau *CV2*. En flanc sud, elle est encore extrêmement rare dans

(1) En raison de la difficulté qu'il y a parfois à repérer les colonies de cette espèce, on ne peut être tout à fait certain de son absence dans tous ces milieux ; il est sûr, en tout cas, qu'elle y est, au mieux, extrêmement rare et localisée.

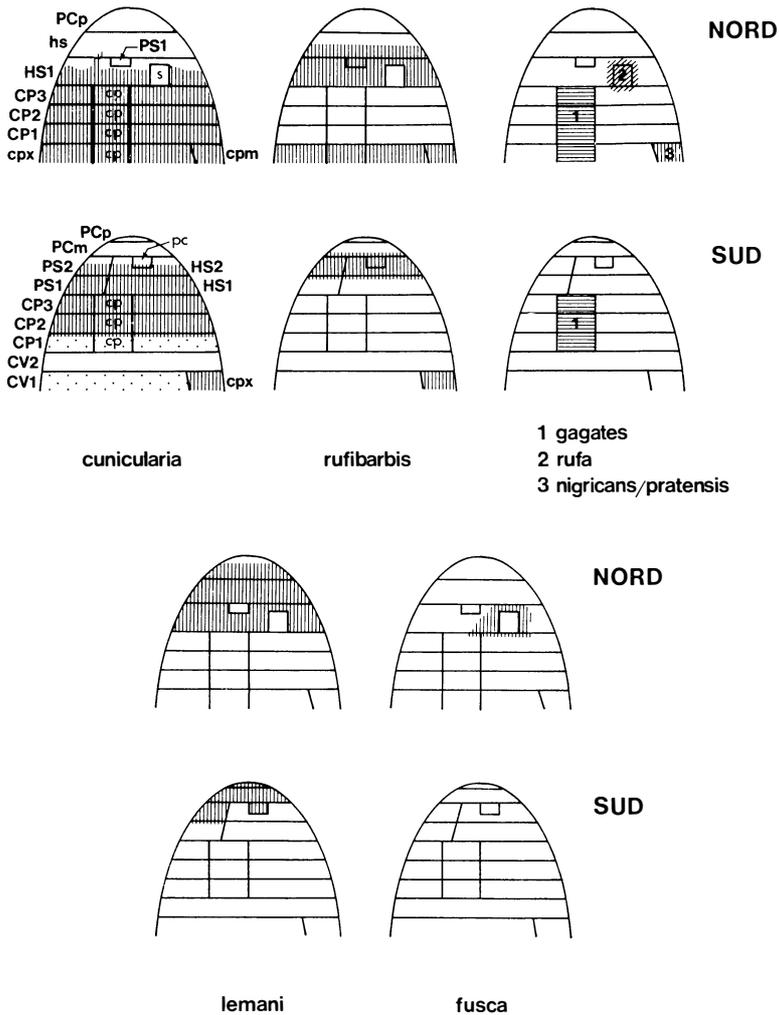


Figure 4. — Répartitions des sept espèces de *Formica* sur les deux flancs du massif ; les milieux où *Formica cunicularia* est présente mais extrêmement rare sont figurés en pointillés. On a distingué dans l'unité *cpx* du flanc nord et dans les trois unités supraméditerranéennes les formations comportant du Chêne pubescent (*cp*) ; dans la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin du flanc nord, la sapinière presque pure (*s*) ; dans celle du flanc sud, le petit boisement artificiel de Pin à crochets (*pc*).

le niveau inférieur *CP1* (plafond exclu) du supraméditerranéen¹ tandis qu'en flanc nord, c'est un élément assez constant de sa myrmécofaune : elle s'y montre plus abondante que dans la série méditerranéenne du Chêne pubescent tout en étant encore peu fréquente (moins de 5 % des nids ; le cas particulier de la station SUo sera envisagé plus loin), et y nidifie de préférence dans les secteurs peu ensoleillés. Sur les deux flancs du massif, elle est presque omniprésente dans le plafond du niveau *CP1* et dans les niveaux *CP2* et *CP3* du supraméditerranéen, et y joue souvent un rôle important, voire codominant, lorsque se trouvent satisfaites les deux conditions énoncées plus haut (stations MRn, JM, JT, RR, FE)², ce qui n'est que rarement le cas en flanc nord où les niveaux en question sont généralement occupés par des éboulis ou par des boisements denses. Elle pénètre profondément dans les étages montagnards, mais sans en atteindre le plafond. En flanc sud, elle disparaît 100 m environ au-dessous de celui-ci, soit vers 1 450 m d'altitude dans la série du Pin sylvestre et vers 1 520 m dans celle du Hêtre et du Sapin (qui s'étend plus haut) ; plutôt rare dans la première (pas plus de 5 % des nids), elle est plus abondante dans la seconde, tout en n'y atteignant pas les densités observées à plus basse altitude (pas plus de 10 % des nids). En flanc nord, elle disparaît généralement avant le plafond du montagnard-méditerranéen (d'où, sans doute, son absence de la série du Pin sylvestre qui n'est représentée que dans le haut de l'étage) mais pénètre néanmoins localement dans le plancher du montagnard-médioeuropéen (station ANe) ; elle est généralement rare ou absente dans les formations montagnardes, ce qui rend assez surprenante sa relative abondance (9 % des nids) dans la station ANe.

Cette espèce se distingue donc, elle aussi, par la disjonction altitudinale de son aire de répartition en flanc sud. Ce fait et d'autres singularités permettent de cerner ses exigences climatiques : 1) elle abonde (sept colonies) dans la minuscule pelouse SUo et supporte donc très bien les sols périodiquement gorgés d'eau ; sa rareté (une seule colonie) dans la vaste pelouse GR, elle aussi périodiquement inondée, ne résulte donc pas de cette particularité et ne peut être, par suite, attribuée qu'à l'altitude bien moindre de cette station. Elle tolère donc mal les fortes chaleurs estivales, ce que corrobore d'ailleurs sa préférence marquée, à basse altitude, pour les secteurs peu ensoleillés ; 2) sa moindre rareté dans

(1) Sa relative abondance (3 % des nids) dans la station MIh est exceptionnelle ; du même ordre que les valeurs enregistrées en flanc nord dans le niveau *CP1*, elle résulte manifestement de l'exposition au nord-ouest de cette station.

(2) D'où son absence dans les stations BC (éboulis pauvres en terre fine) et CR (sol très superficiel), et sa rareté dans la station BR (éloignement des peuplements sylvatiques). Sa relative rareté dans la station MZ fait problème ; peut-être faut-il l'imputer à une concurrence de *Lasius niger* qui y pullule (40 % des nids).

l'unité *cp x* que dans l'unité plus aride *CV1*, son absence de l'unité *CV2* (la plus aride, sans doute, de toutes celles du Ventoux), le fait que sa densité diminue nettement lorsqu'on passe de la station mésohygrophile *SUo* au reste de l'unité *CP1* du flanc nord puis de ce milieu à l'unité *CP1* (plus aride) du flanc sud, enfin sa plus grande abondance, en flanc sud, dans la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin que dans la série, plus xérique, du Pin sylvestre témoignent d'une hygrophilie certaine. La conjonction de cette caractéristique et d'une mauvaise tolérance vis-à-vis des températures élevées explique vraisemblablement qu'elle recherche la proximité des peuplements arborescents ou arbusitifs ; 3) son abondance diminue fortement dans le montagnard-méditerranéen, et cela de façon beaucoup plus marquée, en moyenne, sur le flanc nord que sur le flanc sud. Elle exige donc un climat relativement chaud ; 4) tout à la fois hygrophile et exigeante en chaleur mais craignant les températures trop élevées, *Formica cunicularia* trouve son optimum climatique dans les niveaux supérieurs *CP2* et *CP3* de l'étage supraméditerranéen.

Formica (Serviformica) rufibarbis F. (fig. 4 et 6) (*N1*, *N19*, *S1*, *S19*, *S21*) : très rare dans les formations xérophiles euméditerranéennes *cp x* des deux flancs du massif, cette espèce est assez commune dans les jardins de la ville de Malaucène ainsi, peut-on le noter, que dans ceux de la ville d'Avignon, tous milieux se rattachant aux formations mésophiles euméditerranéennes *cp m* , mais elle est absente de la pelouse mésohygrophile *GR*. Elle fait totalement défaut dans la série du Chêne vert, dans le supraméditerranéen et, en flanc sud, dans le niveau inférieur (plafond exclu) du montagnard-méditerranéen. Elle réapparaît en altitude, mais n'y colonise que des pelouses bien ensoleillées. En flanc sud, elle se rencontre depuis le plafond du niveau inférieur du montagnard-méditerranéen jusqu'au sommet de son niveau supérieur et même, localement, jusque dans le plancher de l'oroméditerranéen ; rare dans la série du Pin sylvestre (niveau *PS2*), absente des petites pelouses à fort recouvrement (stations *FAs* et *SO b*) tapissant les fonds de combe du niveau *HS2* de celle du Hêtre et du Sapin, elle joue parfois (station *FAn*) un rôle assez important dans les autres pelouses et garrigues basses de ce niveau *HS2*, tout en y étant nettement localisée. En flanc nord, elle apparaît dès le plancher du montagnard-méditerranéen, occupe cet étage en entier et pénètre profondément dans le montagnard-médioeuropéen, dont elle ne semble pas, toutefois, atteindre le plafond ; généralement peu abondante, elle joue parfois un rôle assez important (station *ANo*), et se montre même codominante dans la station *FB*, ce qui paraît tout à fait exceptionnel pour l'étage montagnard-médioeuropéen, mais il est vrai que la végétation de cette station (pelouse ouverte à *Brachypodium pinnatum*) s'oppose nettement aux pelouses mésophiles fermées qui sont la règle dans cet étage.

Formica rufibarbis se caractérise donc par la très large disjonction altitudinale de son aire de répartition sur les deux flancs du massif. Cette singularité, sa bien moindre abondance en flanc sud dans la série du Pin sylvestre que dans celle du Hêtre et du Sapin, enfin le fait qu'elle réapparaît en altitude dès le pied des étages montagnards en flanc nord mais seulement à mi-hauteur de ceux-ci en flanc sud (plus aride à niveaux de végétation identiques) impliquent des besoins en eau importants, nettement supérieurs à ceux de l'espèce précédente. A en juger par sa (très) relative abondance à Malaucène et à Avignon, elle supporte peut-être mieux que cette dernière les fortes chaleurs estivales, mais d'un autre côté, le fait qu'elle s'élève sensiblement plus haut (d'une centaine de mètres environ) sur chacun des deux flancs du massif prouve qu'elle est moins exigeante en chaleur. Nettement plus avide qu'elle en soleil, elle ne se présente nullement comme une espèce de lisière ou de petites clairières (sauf, peut-être, en plaine) mais comme une espèce de pelouses largement dégagées et très ensoleillées. Enfin, son absence de la station GR montre qu'à l'inverse de l'espèce précédente, elle ne tolère pas les sols gorgés d'eau, ce qui, joint à ses exigences en soleil, explique son absence de la petite clairière SUo.

Formica (Serviformica) gagates Latr. (fig. 4) (N4, N11, N15) : strictement inféodée en flanc sud au supraméditerranéen, cette espèce apparaît en flanc nord dès le niveau *cpx*, mais seulement là où celui-ci consiste en boisements assez denses et exposés au nord ; elle ne tolère donc manifestement pas les températures trop élevées ni, peut-être, les milieux trop arides. On la rencontre toujours à proximité, au moins relative, de Chênes pubescents¹ (ceux-ci pouvant être, d'ailleurs, de simples arbustes), si bien qu'elle est absente des faciès naturels à Pin sylvestre et des plantations de résineux lorsque ces peuplements sont trop pauvres en ce feuillu. Elle est, en règle générale, peu abondante dans le territoire étudié.

Formica (Serviformica) fusca L. (fig. 4) (N17, N24) : c'est, avec l'espèce précédente et *Formica rufa*, l'une des trois Fourmis du Ventoux les plus spécialisées quant à leurs rapports avec la végétation sylvatique. Elle ne nidifie en effet qu'à l'intérieur ou à proximité des peuplements forestiers méditerranéens comportant des individus âgés de Sapin (*Abies alba*). Elle est ainsi totalement absente en flanc sud, où ce résineux fait défaut (exception faite de rarissimes jeunes régénérations). En flanc nord, elle est absente

(1) Fait déjà noté par Bernard (1968), mais cet auteur se montre trop restrictif lorsqu'il écrit que la femelle fondatrice « semble avoir besoin du contact avec le tronc ou les racines d'un Chêne pour réussir sa reproduction » ; en fait, les nids de la Fourmi sont parfois distants de plus de 10 mètres du Chêne le plus proche.

de la série supérieure du Pin sylvestre, dépourvue de Sapins, mais aussi, semble-t-il, de la série de la hêtraie-sapinière et, par suite, de l'étage montagnard-méditerranéen. Elle est également absente, sur ce versant, d'une grande partie de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin, à savoir des peuplements purs ou mixtes à Hêtre et/ou Pin sylvestre, des boisements artificiels en Pin sylvestre, Pin noir ou Pin à crochets, et enfin de la sapinière presque pure qui s'étend entre les vallats de Perrigot et du Mont Serein, milieu trop fermé et dont les petites trouées sont densément occupées par *Formica rufa*. Son domaine se réduit finalement aux clairières des peuplements mixtes à Hêtre et Sapin qui s'étendent çà et là du plancher au plafond de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin, et aux quelques peuplements mixtes à Chêne pubescent et à Sapin qui les prolongent vers le bas, dans le plafond du niveau supérieur CP3 du supraméditerranéen ; sa densité y est généralement faible mais peut être localement importante (station PE).

L'inféodation étroite, au Ventoux, de cette espèce aux formations méditerranéennes à Sapin, donc aux formations méditerranéennes les plus froides et humides, est tout à fait remarquable. Elle suggère que *F. fusca* est une espèce à la fois très hygrophile, relativement thermophile (elle est absente de la série de la hêtraie-sapinière), mais ne supportant pas la forte chaleur. Le fait qu'elle paraisse ne nidifier qu'à proximité, au moins relative, de Sapins âgés est assez surprenant. Il concorde toutefois avec les observations d'Eichhorn (1971) puisque, selon cet auteur, *F. fusca* est étroitement liée, en Europe centrale, aux peuplements naturels de Sapins.

Formica (Serviformica) lemani Bondr. (fig. 4) (N22, S18, S31) : cette espèce n'est présente que dans les étages montagnards et orophiles, et encore n'occupe-t-elle qu'en partie le montagnard-méditerranéen. En flanc sud, elle est absente de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin, exception faite d'un petit boisement artificiel de Pin à crochets (localité S31) implanté dans le niveau supérieur HS2 ; elle colonise en revanche la série supérieure du Pin sylvestre : absente du bas de celle-ci, elle apparaît, avec les premiers Pins à crochets, au plafond de son niveau PS1 (vers 1 400 m), reste peu fréquente dans son niveau PS2, occupé par des peuplements mixtes à Pin sylvestre et Pin à crochets, et enfin commence à jouer un rôle important, bien qu'encore subordonné, au plafond de ce niveau (station COs), donc dans des peuplements mixtes à Pin à crochets prédominant. En flanc nord, elle apparaît dès le plancher du montagnard-méditerranéen et colonise, généralement en très faible densité, tous les types de peuplements de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin (niveau HS1), qu'il s'agisse de la hêtraie mixte à Sapin et/ou à Pin sylvestre, des faciès naturels à Pin sylvestre ou des boisements artificiels de

Pin sylvestre, Pin noir ou Pin à crochets ; elle est toutefois absente de la sapinière presque pure qui s'étend entre les vallats de Per-rigot et du Mont Serein (les raisons en sont les mêmes que pour *Formica fusca*), ainsi que de la série supérieure du Pin sylvestre (niveau *PS1*, dépourvu de Pins à crochets) qui se cantonne, rap-pelons-le, en adret du Mont Serein.

L'espèce est omniprésente dans les étages montagnard-médio-européen et orophiles, tout au moins là où une myrmécofaune peut se maintenir, soit jusqu'au sommet, ou presque, en flanc sud (sta-tions SCH et SCT), mais seulement jusque vers 1 750 m d'altitude en flanc nord. Mis à part certains secteurs du bas du montagnard-médioeuropéen, où son abondance est encore médiocre, elle joue un rôle considérable dans tous ces milieux, où la seule autre espèce à présenter des densités élevées est *Tetramorium caespitum*. Selon la station, l'une des deux espèces l'emporte plus ou moins sur l'autre (*cf. supra*). Il arrive que *F. lemani* pullule littéralement, comme dans la station CO qui est de ce fait la plus densément peuplée en Fourmis de toutes celles étudiées au Ventoux.

Formica lemani est donc, au Ventoux, une espèce strictement alticole, exigeant un climat relativement rigoureux. Le fait qu'elle n'apparaisse qu'au plafond du niveau inférieur du montagnard-méditerranéen en flanc sud alors qu'elle est présente dès le pied de cet étage en flanc nord n'est guère surprenant, car il est vrai-semblable que ce niveau est plus chaud (trop chaud) en flanc sud qu'en flanc nord à certaines époques de l'année ou à certaines heures de la journée. Son absence de la série du Pin sylvestre en flanc nord alors qu'elle y colonise celle du Hêtre et du Sapin n'est pas non plus anormale : l'unité *PS1* du flanc nord, du fait de sa situation topographique particulière (en adret du Mont Serein), se rapproche en effet beaucoup de son homologue du flanc sud, qui n'abrite pas non plus la Fourmi en raison de son climat trop chaud. Son absence des formations naturelles de l'unité *HS2* du flanc sud est, en revanche, plus difficile à expliquer. La cause n'en est manifestement pas climatique, comme le confirme la présence de l'insecte dans l'unique peuplement (artificiel) de Pin à crochets existant dans cette unité. A ne considérer que le flanc sud du massif, il apparaît le fait remarquable que l'aire de répartition de *F. lemani* y coïncide à peu près exactement avec l'aire naturelle du Pin à crochets (niveau supérieur de la série du Pin sylvestre, séries méditerranéenne et préalpine du Pin à crochets) et n'en déborde qu'au niveau du petit boisement artificiel susdit. L'hypo-thèse selon laquelle la Fourmi serait strictement inféodée au Pin à crochets doit toutefois être rejetée, car elle colonise, en flanc nord, des peuplements totalement dépourvus de cette essence. En fait, l'unité *HS2* du flanc sud se distingue de tous les milieux peuplés par *F. lemani*, et notamment de la série du Hêtre et du Sapin du flanc nord, en ce qu'elle est occupée par une hêtraie

pure d'où les résineux sont à peu près totalement absents (des faciès à Pin sylvestre existent en revanche dans l'unité *HS1* du flanc sud) sauf, justement, au niveau du petit boisement de Pins à crochets. On est ainsi amené à émettre l'hypothèse suivante : *Formica lemani* ne peut s'installer qu'à proximité, au moins relative, de résineux (divers Pins et le Sapin, dans le cas du Ventoux). Son aire potentielle au Ventoux, telle que la définit le seul climat, comprend, en plus des étages orophiles, l'ensemble des étages montagnards en flanc nord (série du Pin sylvestre exclue, en raison de sa localisation topographique) mais le seul niveau supérieur du montagnard-méditerranéen en flanc sud. En raison de la présence générale de résineux en flanc nord, l'espèce y occupe l'ensemble de son aire potentielle. En flanc sud au contraire — à moins d'une intervention de l'homme —, elle est exclue, faute de résineux, du niveau supérieur de la série du Hêtre et du Sapin et ne peut occuper l'ensemble de son aire potentielle que dans le secteur occidental du massif, au niveau de la série du Pin sylvestre ; il en résulte qu'elle y apparaît dès 1 400 m d'altitude, alors qu'elle ne se montre que vers 1 600 m d'altitude (pied de l'oroméditerranéen) dans le secteur centro-oriental (boisement de Pin à crochets exclu). La concordance, dans le secteur occidental du flanc sud, entre l'apparition de la Fourmi et celle du Pin à crochets n'est qu'une coïncidence, résultant des exigences climatiques propres à chacune des deux espèces. Cette hypothèse rend compte de tous les faits observés, à ceci près qu'elle explique assez mal la présence de la Fourmi dans certaines pelouses culminales (la station SCH, par exemple) dépourvues de toute végétation arborée ; il est vrai que ces pelouses ne sont jamais très éloignées des premiers individus de Pin à crochets.

Formica lemani est une espèce très plastique, ne craignant pas les fortes pentes (stations LOhe, LOho), occupant aussi bien les milieux largement dégagés que les fruticées denses, les lisières et les petites clairières mal ensoleillées, et pouvant abonder dans des formations aussi différentes que les pelouses écorchées de l'*Astragalo-Ononidetum cenisiae* (station CVe) et les pelouses mésophiles fermées de l'*Anthoxantho-Deschampsietum* (station LOB).

Formica (Formica) rufa L. (fig. 4) (N17) : comme *Formica fusca*, cette espèce n'est présente qu'en flanc nord et se montre exclusivement inféodée aux formations méditerranéennes à Sapin, mais les aires de répartition des deux Fourmis se montrent complémentaires. *Formica rufa* nidifie, en effet, principalement à l'intérieur du seul peuplement à peu près pur (quelques Hêtres en mélange) de Sapin de l'étage montagnard-méditerranéen, à savoir la sapinière qui s'étend en ubac entre les vallats de Perigot et du Mont Serein. Ses nombreuses colonies occupent les trouées ensoleillées de ce milieu très fermé et y ont édifié des dômes de volume souvent considérable (plusieurs m³). C'est sans

doute, en dehors peut-être de certains *Leptothorax*, la seule espèce de Fourmi à peupler cette sapinière. Elle nidifie également à la périphérie de celle-ci, là où la hêtraie, voire même la chênaie à Erables du plafond du supraméditerranéen, sont encore riches en Sapin, et y côtoie *Formica fusca* (station PE), mais elle y est beaucoup plus rare et n'y édifie que des dômes aplatis et de dimensions comparativement médiocres, preuve que le milieu lui est moins favorable. A l'encontre de *F. fusca*, qui peut nidifier loin de la sapinière, *F. rufa* ne s'éloigne jamais beaucoup de celle-ci.

Formica rufa est donc présente depuis le plafond du niveau supérieur CP3 du supraméditerranéen jusque dans celui de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin. Elle paraît absente de l'étage montagnard-médioeuropéen, mais il est vrai qu'il n'y existe pas de sapinière à peu près pure, tout au moins dans les limites du territoire étudié. La sapinière méditerranéenne du Ventoux, formation épargnée par l'homme, est le vestige de peuplements sans doute bien plus étendus autrefois, ce qui fait de *F. rufa* une espèce relictive sur le massif. Le microclimat particulier de la sapinière, et notamment l'humidité constamment élevée qui y règne, explique sans doute que la Fourmi se rencontre exclusivement dans ce milieu ou, à la rigueur, à sa périphérie.

Formica (Formica) nigricans Emery aut pratensis Retz. (fig. 4) : une seule colonie a été observée, dans une petite clairière des bois mixtes de feuillus relevant de la variante mésophile euméditerranéenne *cpm* (localité N2).

Polyergus rufescens (Latr.) (S17) : parasite obligatoire permanent du genre *Formica*. Rare et très localisé, il n'a été rencontré que dans des colonies de *F. cunicularia*. Son aire de répartition au Ventoux est très mal connue.

Cataglyphis cursor (Fonsc.) (N3, S24, S27, S28) : en flanc nord, il se cantonne aux formations xérophiles euméditerranéennes tandis qu'il s'élève jusque dans le montagnard-méditerranéen en flanc sud. Il est généralement peu abondant, ou même absent, mais joue néanmoins un rôle relativement important dans certaines localités de l'étage euméditerranéen et du niveau CP1 du flanc sud (10-12 % des nids dans les stations PZe, PI, ROs et BC). Sa découverte dans la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin du flanc sud est assez surprenante, ne serait-ce que par l'altitude anormalement élevée (1 350 m au moins) qu'il y atteint ; il y paraît d'ailleurs étroitement localisé mais n'est pas rare dans la localité S24.

Proformica nasuta (Nyl.) (S29, S32) : peuplant uniquement le haut du supraméditerranéen et le montagnard-méditerranéen du flanc sud, il abonde dans les formations du niveau CP2 dès lors qu'elles sont dépourvues de végétation arborée et éloignées de boisements denses (station CR), mais est rare ou absent dans le

reste de ce niveau, peut-être en raison d'une concurrence par *Lasius niger* qui y est alors très abondant ; son absence du secteur MRn-MRs — où *Lasius niger* est d'ailleurs remplacé par *L. alienus* — résulte plutôt de ce que celui-ci se rattache par certaines caractéristiques au flanc nord du massif (*cf. supra*). Il abonde partout dans le niveau CP3 du supraméditerranéen ainsi que dans la série supérieure du Pin sylvestre (milieux où *L. niger* est toujours rare ou absent) et s'y montre parfois largement dominant (45 % des nids dans la station TM), tandis qu'il est peu fréquent dans la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin, où il paraît se cantonner aux secteurs les plus secs et les plus dégradés. *Proformica nasuta* demande donc un climat relativement rude, mais bien ensoleillé et relativement sec à en juger de son absence du flanc nord et de sa relative rareté au niveau de la hêtraie du flanc sud.

IV. — EVOLUTION LATÉRALE ET ALTITUDINALE DE LA RICHESSE ET DE LA COMPOSITION SPECIFIQUES DE LA MYRMECOFAUNE (figures 5 a-c).

Les schémas de la figure 5, construits à partir des données de la figure 1, rendent compte des phénomènes observés. On a considéré que ne font partie de la myrmécofaune d'une zone de végétation ni les espèces dont la présence est jugée « anormale », ni celles qui n'en occupent que le plancher ou le plafond, mais on y a inclus celles dont la présence, non observée, est néanmoins « presque certaine ». Quant aux espèces dont la présence est seulement « hypothétique », on peut en tenir compte ou non dans le calcul des paramètres étudiés, ceux-ci se voyant alors affectés de deux valeurs différentes. Cette imprécision n'a guère de conséquence sur l'allure générale des phénomènes. En raison de la composition particulière de la myrmécofaune des pelouses mésohygrophiles de l'unité *cpm* et de l'absence de formations équivalentes à plus haute altitude¹, tout au moins dans les limites du territoire étudié, il ne sera pas tenu compte de cette unité — sauf indication contraire — lorsqu'il sera question de l'étage euméditerranéen ou de la série méditerranéenne du Chêne pubescent.

L'analyse des données recueillies appelle les commentaires suivants :

1) Des six étages de végétation, les plus riches sont très nettement les étages euméditerranéen et supraméditerranéen, qui rassemblent chacun les deux tiers environ de la myrmécofaune

(1) Exception faite de la clairière SUo, mais celle-ci ne possède aucune espèce qui ne soit présente dans les formations xérophiles environnantes, sans doute en raison de sa très faible superficie et de son ensoleillement réduit.

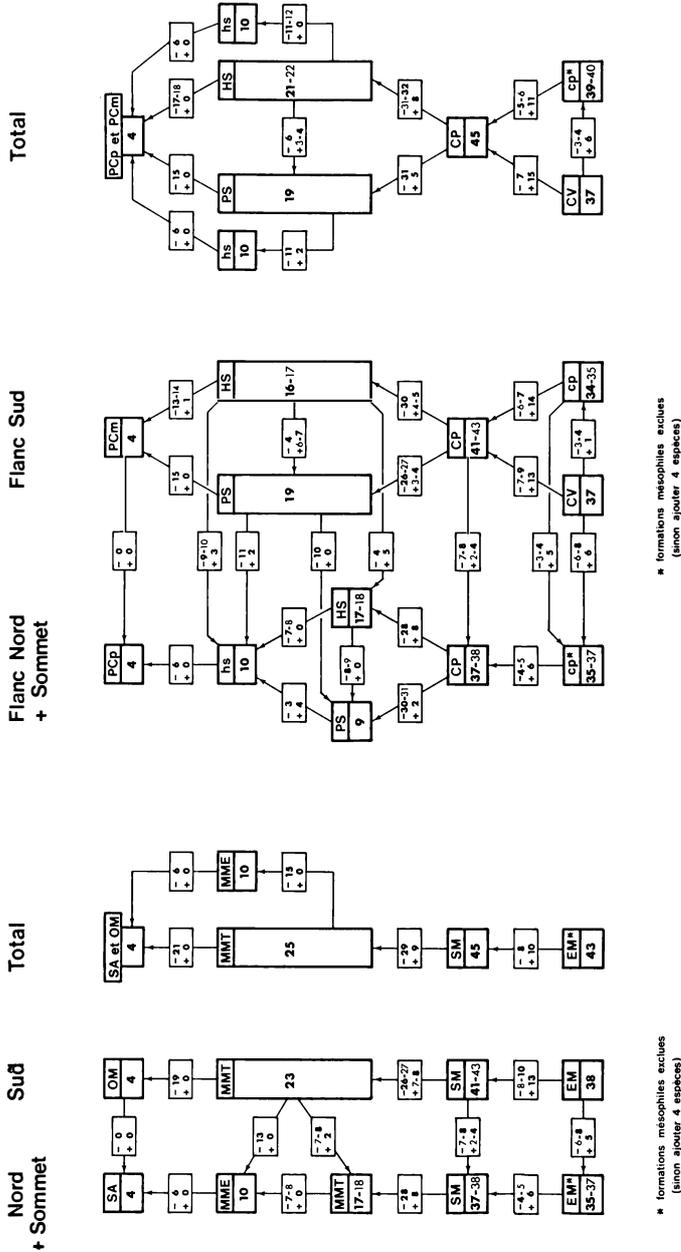
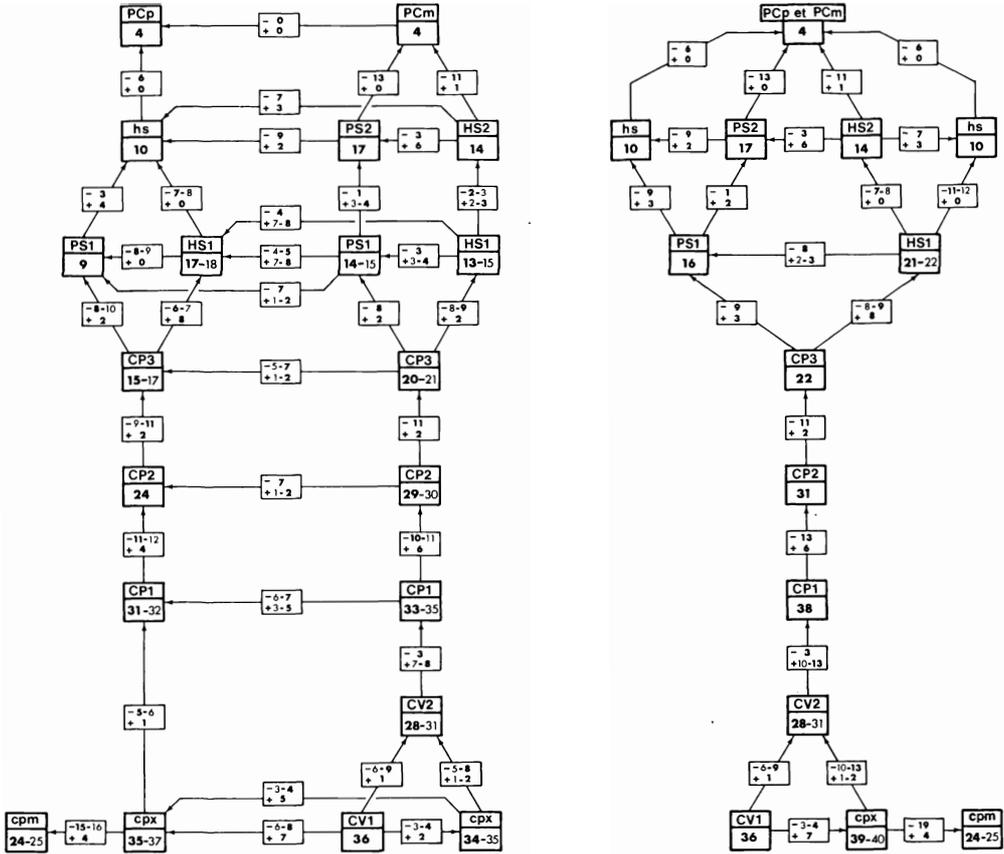


Figure 5 a-b. — Evolution latérale et altitudinale de la richesse et de la composition de la myrmécofaune, envisagée à l'échelle de l'étage (fig. 5 a) et de la série (fig. 5 b) de végétation. Les zones de végétation sont figurées par des carrés ou des rectangles à contours épais qui mentionnent leur richesse ; les nombres des espèces qui disparaissent et qui apparaissent lorsqu'on passe de l'une à l'autre (lignes fléchées) sont mentionnés dans des rectangles à contours fins. On a distingué les valeurs ne tenant pas compte des espèces dont la présence est seulement hypothétique (chiffres en caractère gras) et celles tenant compte de ces espèces (chiffres en caractères maigres) (voir texte).

Flanc Nord
+ Sommet

Flanc Sud

Total



5c Unités de végétation

Figure 5 c. — Evolution latérale et altitudinale de la richesse et de la composition de la myrmécophage, envisagée à l'échelle de l'unité de végétation. Mêmes conventions que pour les figures 5 a et b.

recensée ; leur richesse totale, formations mésophiles incluses, est de cinquante-sept espèces, soit 89 % de cette myrmécophage. La série de végétation la plus riche est la série supraméditerranéenne du Chêne pubescent. L'unité de végétation la plus riche est, de très peu, la variante xérophile euméditerranéenne *cp_x*.

2) Les formations subalpines et oroméditerranéennes sont, à l'opposé, les plus pauvres en espèces : bien que largement représentées au Ventoux, elles ne possèdent chacune que quatre espèces, qui sont d'ailleurs les mêmes dans les deux cas. Entre la plus riche et la plus pauvre des unités de végétation du Ventoux, la richesse est divisée par un coefficient 10 ; pour les séries comme pour les étages de végétation, ce même coefficient est égal à 11.

3) L'élévation en altitude s'accompagne généralement d'une diminution de la richesse¹. Il y a ainsi appauvrissement considérable de la myrmécofaune lorsqu'on passe de l'étage supraméditerranéen aux étages montagnards (vingt espèces en moins) puis de ceux-ci aux étages orophiles (vingt et une espèces en moins), ou bien de la série supraméditerranéenne du Chêne pubescent à l'une ou l'autre des deux séries montagnardes-méditerranéennes (de vingt-trois à vingt-six espèces en moins). Mais cette règle souffre d'importantes exceptions :

— L'étage supraméditerranéen est un peu plus riche que l'étage euméditerranéen, fait *a priori* un peu surprenant mais qui résulte sans doute de ce que l'euméditerranéen atteint presque sa limite septentrionale au Ventoux et s'y trouve, par suite, appauvri de ses espèces les plus thermophiles ou les moins résistantes au froid. La série supraméditerranéenne du Chêne pubescent est nettement plus riche (de cinq-huit espèces) que la série du Chêne vert et que la série méditerranéenne du Chêne pubescent (l'écart entre les deux séries du Chêne pubescent n'est toutefois que de une-deux espèces en flanc nord) ; son niveau inférieur *CP1* est beaucoup plus riche (de sept-dix espèces) que le niveau supérieur *CV2* de la série du Chêne vert.

— En flanc nord, la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin, représentée par son seul niveau *HS1*, est aussi riche, sinon plus riche, que le niveau supérieur *CP3* de la série supraméditerranéenne du Chêne pubescent ; quant à la série de la hêtraie-sapinière, elle est un peu plus riche que celle du Pin sylvestre.

— En flanc sud, il y a stabilisation ou léger accroissement de la richesse lorsqu'on s'élève, à l'intérieur d'une même série, du niveau inférieur au niveau supérieur du montagnard-méditerranéen (successions *PS1-PS2* et *HS1-HS2*).

4) Que l'on considère le massif dans son ensemble ou l'un seulement de ses deux versants, l'appauvrissement de la myrmécofaune est presque aussi important, voire plus important (en flanc nord), du plancher *CP1* au plafond *CP3* du seul étage supraméditerranéen que du plafond de cet étage aux formations oro-

(1) Le même phénomène est enregistré lorsqu'on considère la richesse moyenne stationnelle et non, comme ici, la richesse totale de chaque zone de végétation.

philes : ainsi, le niveau *CP3* abrite, dans son ensemble, seize espèces de moins que le niveau *CP1* et dix-huit espèces de plus que les niveaux *PCp* et/ou *PCm*. Ce phénomène, qui résulte de la très importante amplitude altitudinale de la série supraméditerranéenne du Chêne pubescent (en flanc sud, par exemple, celle-ci s'étage de 650 à 1 300 m d'altitude environ, soit une dénivelée de 650 m), souligne la diversité des climats occupés par cette série et la sensibilité de la myrmécofaune à l'abaissement des températures.

5) En règle générale, le passage du flanc sud au flanc nord du massif s'accompagne d'un appauvrissement de la myrmécofaune. On note toutefois trois exceptions à cette règle. Tout d'abord, la richesse des formations orophiles est la même sur les deux versants du massif. Ensuite, la série méditerranéenne du Chêne pubescent est au moins aussi riche, sinon un peu plus riche, en flanc nord qu'en flanc sud. Enfin, le niveau *HS1* de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin est plus riche en flanc nord qu'en flanc sud, ce qui va d'ailleurs de pair avec une plus grande diversité de la végétation forestière spontanée (présence du Sapin en flanc nord mais non en flanc sud), les deux phénomènes étant plus ou moins directement liés (voir le cas de *Formica fusca* et de *F. rufa*).

6) Certains niveaux altitudinaux sont occupés par deux ou trois zones de végétation qui se relaient latéralement. On constate que la série méditerranéenne du Chêne pubescent (formations mésophiles exclues) se montre un peu plus riche que la série du Chêne vert, mais qu'en flanc sud, elle est légèrement plus pauvre que sa véritable formation homologue, le niveau inférieur *CV1* de cette dernière ; les formations mésophiles *cpm* se distinguent, quant à elles, par la pauvreté de leur myrmécofaune. Pour ce qui est des séries montagnardes, celle du Hêtre et du Sapin est un peu plus riche que celle du Pin sylvestre, toutes deux étant nettement plus riches que celle de la hêtraie-sapinière ; à l'échelle de l'unité de végétation, on observe une nette prédominance de l'unité *HS1* sur l'unité *PS1* tandis que, plus haut, l'unité *PS2* l'emporte sur l'unité *HS2*, elle-même plus riche que l'unité *hs* ; certaines de ces conclusions doivent toutefois être modifiées lorsqu'on considère séparément chaque versant du massif : on notera, en particulier, la pauvreté relative de l'unité *PS1* du flanc nord, phénomène qui résulte notamment de sa très faible extension géographique.

7) Le passage latéral ou altitudinal d'une zone de végétation à une autre ou du flanc sud au flanc nord du massif s'accompagne toujours, sauf entre les formations orophiles, de la disparition de certaines espèces et/ou de l'apparition d'espèces nouvelles. Ces gains et ces pertes sont comptabilisés sur la figure 5. On en retiendra qu'en règle générale, quelle que soit la succession altitudinale ou latérale envisagée, il y a à la fois gain et perte, c'est-à-dire un

certain renouvellement de la composition de la myrmécofaune. C'est ainsi, par exemple, que 22 % des espèces de l'étage supra-méditerranéen et 35 % de celles de l'étage montagnard-méditerranéen n'existent pas dans l'étage sous-jacent, et qu'inversement, 19 % des espèces de l'étage euméditerranéen (formations mésophiles exclues) et 64 % de celles de l'étage supraméditerranéen n'existent plus dans l'étage suivant. Ce renouvellement n'est pas tel, toutefois, que la faune orophile diffère totalement de la faune euméditerranéenne puisque deux des quatre espèces peuplant la calotte sommitale, à savoir *Tetramorium caespitum* et *Myrmica sabuleti*, se rencontrent dès le pied du massif. Outre le cas des deux étages orophiles, cette règle du renouvellement de la myrmécofaune présente deux exceptions :

— Au-dessus d'un certain seuil altitudinal, variable selon le niveau de perception adopté et selon que l'on distingue ou non les deux versants du massif, mais qui se situe le plus souvent au sommet de l'étage montagnard-méditerranéen, l'élévation en altitude n'entraîne plus aucun renouvellement de la myrmécofaune mais seulement son appauvrissement¹. Il en résulte que les formations montagnardes-médioeuropéennes et orophiles ne possèdent en propre aucune espèce.

— En flanc nord, la myrmécofaune peuplant le petit îlot auquel se résume la série du Pin sylvestre ne diffère que par un appauvrissement très marqué de celle peuplant la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin.

En résumé, quel que soit le niveau de perception adopté et à condition de considérer comme un tout l'ensemble des formations orophiles, *chacune des zones de végétation du Ventoux diffère de toutes les autres par la richesse et/ou par un certain renouvellement de la myrmécofaune, en général par les deux à la fois*, et il en est de même lorsqu'on compare, à niveaux de végétation identiques ou homologues, les deux versants du massif. La première constatation prouve que les grands ensembles (étages, séries, unités de végétation) définis et délimités au Ventoux d'après des critères exclusivement phytoécologiques correspondent à des réalités écologiques différentes pour la myrmécofaune ; la seconde illustre l'incidence bien connue de l'exposition sur les peuplements animaux et souligne la variabilité, à l'intérieur d'une même unité de végétation, des facteurs climatiques perçus par les Fourmis.

(1) En flanc sud, le passage de l'unité HS2 aux formations orophiles fait exception puisqu'il y a alors apparition d'une nouvelle espèce, en l'occurrence *Formica lemani* ; cette exception n'est toutefois que relative puisque nous savons que la Fourmi est apte à coloniser cette unité lorsqu'on y introduit des résineux.

V. — STRUCTURE DES PEUPEMENTS.

V.1. — CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES.

Bien que la richesse et la composition des peuplements de Fourmis du Ventoux soient largement variables, il ressort des données du tableau I que la structure de ces peuplements est relativement uniforme dans ses grandes lignes. La myrmécofaune arboricole, qui occupe une strate tout à fait particulière, étant laissée de côté, la structure de tous les peuplements présente, en effet, les caractéristiques générales suivantes :

1) Les espèces à l'origine d'au moins 10 % des nids — nous les qualifierons d'espèces *importantes* — sont en très petit nombre (ligne S_{si} du tableau) : elles ne sont le plus souvent que deux ou trois (77 % des relevés), parfois quatre ou cinq (12 % et 7 % des relevés) ; il peut même n'y en avoir qu'une seule (3 % des relevés). Dans 82 % des stations, ces espèces importantes constituent à elles seules plus de 70 % des nids.

2) L'une de ces espèces — parfois deux, très rarement trois — se détache nettement des autres par son abondance et peut être qualifiée de *dominante* ; les fréquences de cette ou de ces espèces sont soulignées sur le tableau I. L'espèce dominante — ou chacune des espèces codominantes — fournit le plus souvent plus de 30 % des nids du peuplement, fréquemment beaucoup plus : dans trois stations sur quatre, 40 % au moins des nids recensés sont le fait d'une seule espèce.

Les peuplements de Fourmis sont donc, en règle générale, très hiérarchisés : une ou deux (très rarement trois) espèces dominantes, zéro à deux (rarement trois ou quatre) espèces importantes mais nettement subordonnées, enfin un nombre variable d'espèces peu fréquentes ou rares.

V.2. — DIVERSITÉ ET ÉQUIRÉPARTITION DES PEUPEMENTS.

La *diversité* d'un peuplement rend compte de l'inégale répartition des individus — les nids, dans le cas présent — entre les espèces. Des divers indices utilisables, le plus performant est celui de Shannon et Weaver qui dérive de la théorie de l'information et exprime la quantité moyenne d'information par espèce fournie par l'échantillon étudié sur la structure du peuplement dont il a été tiré (voir à ce sujet Daget et al., 1972 ; Blondel, 1975 ; Daget, 1976). Cet indice a l'avantage de pouvoir se calculer à partir des seules fréquences relatives et d'être, par suite, indépendant de la taille de l'échantillon. Sa valeur en bits est donnée par la formule suivante, où p_i est la fréquence relative de l'espèce i et S la richesse du peuplement :

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

Cette valeur peut varier entre 0 (peuplements monospécifiques) et $\log_2 S$ (toutes les espèces ont la même fréquence relative $1/S$). Nous l'avons calculée pour chaque station (tableau I), en faisant abstraction de la myrmécofaune arboricole. Bien que la richesse des stations puisse être considérée bien connue, il arrive que les fréquences relatives de certaines espèces (au plus trois par station) n'aient pu être déterminées. Ceci n'affecte guère, toutefois, la valeur de l'indice de diversité car il s'agit, par nature, d'espèces rares ou très rares, et l'on sait (Daget et al., 1972) que la contribution à cet indice des espèces dont la fréquence relative est inférieure à 1 % tombe à moins de 0,1 bits. Les données du tableau I sont regroupées sur le tableau II. Il apparaît que l'indice de diversité des peuplements de Fourmis varie largement d'une station à l'autre (de 0,60 à 3,27 bits) et que cette variabilité est importante à l'intérieur de chaque grand type de milieu. On note toutefois que l'indice de diversité tend à décroître lorsqu'on s'élève en altitude, ce qui n'est pas surprenant puisque cet indice est en partie fonction de la richesse du peuplement : au niveau des étages euméditerranéen et supraméditerranéen, il oscille autour d'une valeur moyenne de l'ordre de 2,5 à 2,7 bits ; cette valeur moyenne diminue dans les étages montagnards (tout au moins dans leurs niveaux supérieurs) et n'est plus que de 1 bit environ dans les étages orophiles.

TABLEAU II

Valeurs extrêmes et moyennes de l'indice de diversité H' et de l'équirépartition J' des peuplements de Fourmis, regroupés par unités ou groupes d'unités de végétation (n = nombre de relevés).

Unités de végétation	Versant	n	H'	\bar{H}'	J'	\bar{J}'
cpx + CV1 + CV2	S	7	2,25-2,93	2,67	0,57-0,77	0,69
CP1	S	11	1,53-3,27	2,51	0,53-0,84	0,68
CP2 + CP3	S	8	1,92-3,11	2,57	0,62-0,81	0,73
PS1 + PS2	S	3	1,72-2,11	2,00	0,54-0,71	0,64
HS2	S	6	1,01-2,27	1,56	0,61-0,75	0,68
HS1	N	3	2,44-2,68	2,59	0,77-0,81	0,79
hw	N	4	1,54-2,79	2,18	0,55-0,82	0,66
PCm	S	7	0,95-1,34	1,09	0,31-1,00	0,60
PCp	N + S	3	0,60-1,12	0,90	0,30-0,77	0,59
<u>Total</u> (station SGT exclue)	N + S	57	0,60-3,27	-	0,30-1,00	0,67

Etant fonction de la richesse, paramètre qui varie largement d'un peuplement à l'autre, l'indice de diversité ne permet pas, en fait, de comparer les structures de ces peuplements. Il faut

faire appel pour cela à un indice pondéré, l'*équirépartition* ou *équitabilité*, rapport entre la diversité observée et la diversité maximale potentielle (voir à ce sujet les auteurs déjà cités) :

$$J' = \frac{H'}{\log_2 S}$$

Cet indice varie entre 0 et 1. Plus il est élevé, plus les espèces tendent à être également distribuées dans le peuplement et par suite, plus ce dernier peut être considéré comme équilibré. Les valeurs de cet indice pour les différentes stations sont portées sur le tableau I et ont été regroupées dans le tableau II. Elles ont été calculées en faisant abstraction de la myrmécofaune arboricole. On observe à nouveau une forte variabilité d'une station à l'autre, même lorsque celles-ci relèvent d'un même grand type de milieu. Cette variabilité est maximale pour les formations orophiles, ce qui résulte de la grande pauvreté spécifique de leurs peuplements et du fait que la presque totalité des nids y sont l'œuvre de deux espèces, *Tetramorium caespitum* et *Formica lemani*, dont les fréquences relatives sont extrêmement variables. Mais il est beaucoup plus intéressant de remarquer que, pour tous les milieux considérés, l'équirépartition fluctue autour d'une valeur moyenne presque constante (0,6 à 0,7 ; exceptionnellement 0,8), dont les variations ne sont sans doute pas significatives eu égard au petit nombre des relevés effectués dans chaque milieu. Au total, pour l'ensemble des stations, la valeur moyenne de l'équirépartition est égale à 0,67. Les peuplements étudiés se montrent donc, en moyenne, assez peu équilibrés¹. Cette observation concorde tout à fait avec les conclusions tirées précédemment du simple examen de la hiérarchisation des espèces au sein de ces peuplements. Compte tenu de la grande variété des milieux étudiés, on peut donc émettre l'hypothèse que la structure des peuplements de Fourmis obéit à une loi assez générale selon laquelle leur équirépartition serait, en moyenne, de l'ordre de 0,65 dans tous les types de milieu.

V.3. — ESPÈCES DOMINANTES ET AUTRES ESPÈCES IMPORTANTES DANS LES DIVERSES UNITÉS DE VÉGÉTATION.

Le tableau III mentionne, pour chaque unité de végétation et en distinguant les deux versants du massif, d'une part toutes les espèces susceptibles d'être dominantes, et d'autre part, les autres espèces éventuellement importantes. Chaque peuplement de Fourmis est ainsi dominé ou codominé par une ou deux, très rarement trois, des espèces mentionnées dans la colonne « espè-

(1) A titre de comparaison, l'équirépartition des peuplements d'Oiseaux dans nos régions est le plus souvent égale ou supérieure à 0,9 (Blondel, 1975) ; il est vrai que l'unité de mesure est alors l'*individu* tandis que c'est le *nid* pour la myrmécofaune.

TABEAU III

Espèces susceptibles d'être dominantes et autres espèces éventuellement importantes (au moins 10 % des nids) dans les différentes unités de végétation (boisements trop denses et éboulis à végétation trop clairsemés exclus).

Les espèces dont le nom est souligné sont généralement dominantes, ou codominantes, dans l'une de végétation considérée ; celles dont le nom figure entre parenthèses ne dominent jamais seu mais sont au mieux codominantes. On a souligné les formations sylvatiques constituées, s d'essences introduites, soit d'essences indigènes plantées hors de leur bioclimat habituel.

Unité de végétation	Versant	Formations sylvatiques naturelles ou artificielles proches des milieux étudiés ou dont ceux-ci dérivent	Espèces susceptibles d'être dominantes ou codominantes	Autres espèces éventuellement importantes
cpm	N	bois mixtes de feuillus : cas particulier des pelouses mésohygrophiles	<u>Myrmica scabrinodis</u>	Tapinoma erraticum, Lasius flavus
cpx	N ou S	chênaie pubescente ou pineraie de Pins maritimes	<u>Lasius niger</u> , Pheidole pallidula	Plagiolepis pygmaea, Camponotus aethiops, Cataglyphis cursor
CV1	S	chênaie verte à Pin d'Alep ou pineraies de Pins d'Alep ou de Pins noirs	<u>Lasius niger</u> , Pheidole pallidula, Aphaenogaster gibbosa (1)	Plagiolepis pygmaea, Camponotus aethiops, C. sylvaticus, Cataglyphis cursor, Crematogaster auberti
CV2	S	chênaie verte à Buis ou pineraie de Pins noirs	<u>Lasius niger</u> , (Pheidole pallidula), Aphaenogaster gibbosa (1)	Plagiolepis pygmaea, Camponotus aethiops, Cataglyphis cursor, Crematogaster auberti, Cr. sordidula
CP1	S	chênaie pubescente à Buis et Chêne vert, pineraie de Pins noirs ou cédraie	<u>Lasius niger</u> , (Pheidole pallidula), Aphaenogaster gibbosa (1), Crematogaster auberti (2), Camponotus aethiops, Tetramorium caespitum, (Plagiolepis pygmaea)	Cataglyphis cursor, Crematogaster sordidula
CP2	S	chênaie pubescente à Buis, pineraie de Pins noirs ou cédraie	<u>Lasius niger</u> , Proformica nasuta, Tetramorium caespitum	Plagiolepis pygmaea, Camponotus aethiops, Tapinoma erraticum, Formica cunicularia
CP3	S	chênaie pubescente à Buis et à Erables	<u>Tetramorium caespitum</u> , Proformica nasuta, (Formica cunicularia)	Tapinoma erraticum
CP1	N	chênaie pubescente à Buis et Chêne vert ou pineraie de Pins sylvestres ou de Pins noirs	<u>Lasius niger</u> , (Pheidole pallidula), (Plagiolepis pygmaea)	Camponotus aethiops, Tapinoma erraticum, Tetramorium caespitum
CP2	N (3)	chênaie pubescente à Buis ou pineraie de Pins sylvestres	<u>Lasius alienus</u> , (Formica cunicularia)	Tapinoma erraticum, Tetramorium caespitum, Myrmica sabuleti
CP3	N	chênaie pubescente à Buis et à Frables ou pineraie de Pins sylvestres	<u>Lasius alienus</u> , (Formica cunicularia), Tetramorium caespitum	Tapinoma erraticum
PS1	S	pineraie de Pins sylvestres	<u>Tetramorium caespitum</u> , Proformica nasuta	
PS2	S	pineraie mixte de Pins sylvestres et de Pins à crochets	<u>Tetramorium caespitum</u> , (Proformica nasuta)	Formica lemami
HS2	S	hêtraie cas particulier des fonds de combe	<u>Tetramorium caespitum</u> , (<u>Tapinoma erraticum</u>) <u>Tetramorium caespitum</u>	Formica rufibarbis, Myrmica sabule pyrenaicus
PS1	N	pineraie de Pins sylvestres	<u>Tetramorium caespitum</u>	Tapinoma erraticum, Lasius alienus
HS1	N	sapinière hêtraie à Sapins et/ou Pins sylvestres, ou pineraie de Pins sylvestres, Pins noirs ou Pins à crochets	<u>Formica rufa</u> <u>Tetramorium caespitum</u> , (Lasius alienus), (Lasius flavus), (Camponotus ligniperda), (Formica fusca (4))	Tapinoma erraticum, Formica rufibarbis
hs	N	hêtraie-sapinière ou pineraie de Pins à crochets	<u>Tetramorium caespitum</u> + <u>Formica lemami</u>	Lasius alienus (5), Formica rufibarbis (5)
PCm ou PCp	N ou S	pineraie de Pins à crochets	<u>Tetramorium caespitum</u> + <u>Formica lemami</u>	

(1) seulement dans certains secteurs à la fois pauvres ou assez pauvres en Lasius niger et riches en Thym.

(2) sur le plateau karstique du secteur de la Tête de l'Emine; Lasius niger y est très rare.

(3) y compris le secteur des stations MRn et MRs.

(4) n'est présent qu'à proximité, au moins relative, de Sapins âgés.

(5) seulement dans le bas de l'unité de végétation; Formica rufibarbis peut, exceptionnellement, y être codominant.

ces dominantes » et comporte, en outre, zéro à quatre autres espèces importantes mais subordonnées, à savoir certaines des autres espèces mentionnées dans la même colonne et/ou certaines des espèces mentionnées dans la colonne suivante. Des représentants du genre *Leptothorax* ainsi que *Diplorhoptrum fugax* font parfois partie des espèces importantes (voir le tableau I) ; ils n'ont pas été mentionnés en raison du caractère très sporadique de ce phénomène, sauf dans le cas des peuplements des fonds de combe de l'unité HS2 du flanc sud où *Leptothorax pyrenaicus* paraît bien jouer constamment un rôle important.

On retiendra en particulier de ce tableau que le nombre des espèces susceptibles de jouer un rôle important est élevé puisqu'elles sont 29 au total, en y incluant *Leptothorax unifasciatus*, *L. racovitzai*, *L. tuberosum* et *Diplorhoptrum fugax*. Celui des espèces éventuellement dominantes est nettement plus réduit ; elles ne sont que 17, et encore n'y en a-t-il qu'une dizaine à jouer ce rôle sur de grandes surfaces : *Pheidole pallidula*, *Tetramorium caespitum*, *Tapinoma erraticum*, *Lasius alienus*, *Lasius niger*, *Formica lemni*, et, à un moindre degré, *Aphaenogaster gibbosa*, *Crematogaster auberti*, *Formica cunicularia* et *Proformica nasuta*.

Deux grands ensembles bioclimatiques s'individualisent finalement au Ventoux : d'une part, celui regroupant l'étage euméditerranéen et les deux niveaux inférieurs du supraméditerranéen, et d'autre part, celui regroupant les étages montagnards et orophiles. Le premier est largement dominé par *Lasius niger* (que remplace *Lasius alienus* en flanc nord du niveau CP2), sauf au niveau des formations échappant à l'influence des peuplements forestiers, mais celles-ci sont finalement assez rares ; le second est largement dominé par *Tetramorium caespitum* et (cas des étages montagnard-médioeuropéen et orophiles) par *Formica lemni*.

VI. — INCIDENCE DE CERTAINS FACTEURS DU MILIEU SUR LES ESPECES ET LES PEUPELEMENTS DE FOURMIS.

VI.1. — INCIDENCE DU CLIMAT THERMIQUE.

La distribution des différentes espèces de Fourmis, au Ventoux comme ailleurs, est déterminée fondamentalement par le climat thermique. Il en va de même, mais dans une moindre mesure, de leur abondance et, par suite, de la distribution de leurs types de peuplement. Par le truchement de la végétation, dont l'étagement est lui aussi déterminé fondamentalement par ce même facteur, il est possible de définir la gamme des climats thermiques habités par chaque espèce ou par chaque type de peuplement et de distinguer, pour chaque espèce, les climats favo-

rables à sa multiplication de ceux où elle n'abonde jamais. C'est ce qui a été fait dans les chapitres précédents. On remarquera en particulier (fig. 1) que les exigences thermiques des espèces diffèrent considérablement de l'une à l'autre, à tel point qu'il est difficile — même à l'intérieur d'un même genre, *Leptothorax* par exemple — d'en trouver deux d'identiques sous ce rapport. Il résulte de ce phénomène une *zonation altitudinale marquée de la myrmécofaune*.

En raison des contrastes thermiques bien connus entre versants nord et sud, les limites altitudinales inférieure et supérieure des aires de répartition des espèces sont, en règle générale, plus élevées en flanc sud qu'en flanc nord du Ventoux, mais il en va de même, en moyenne, pour les zones de végétation si bien que cette opposition entre les versants s'atténue souvent beaucoup lorsqu'on rapporte les limites des aires de répartition à la végétation et non plus à l'altitude. Toutefois, du fait qu'à niveau de végétation égal, le climat du flanc nord est, dans une certaine mesure (valeurs extrêmes de la température, rythme nycthéral de celle-ci, durée de la saison froide), plus froid que celui du flanc sud, les aires de répartition, rapportées aux zones de végétation, de certaines espèces exigeantes en chaleur ou craignant le froid s'élèvent nettement plus en flanc sud qu'en flanc nord (cas de nombreuses espèces, comme *Tapinoma erraticum*), tandis qu'inversement, celles de certaines espèces exigeantes en froid ou craignant la chaleur débutent nettement plus bas en flanc nord qu'en flanc sud (cas de *Leptothorax tuberum*, *Formica gagates*, *Formica lemani*).

Si l'on admet — ce qui reste à démontrer — qu'une zone de végétation correspond à un type singulier de climat thermique, il est possible d'envisager la généralisation des faits observés au Ventoux. On ne peut toutefois s'y risquer actuellement qu'avec une grande prudence, ceci pour deux raisons. Tout d'abord, la température n'est pas le seul facteur à régler la distribution des espèces et il se peut très bien qu'une zone de végétation convenant parfaitement à une espèce par son climat thermique ne satisfasse nulle part, dans les limites du territoire étudié, ses exigences dans d'autres domaines (humidité, sol, alimentation, etc.) mais y réponde dans une autre région. Ensuite, chaque zone de végétation, tout en reflétant un type particulier de climat général, n'en regroupe pas moins des climats thermiques stationnels variés (les oppositions de versant en sont un exemple), lesquels ne sont certainement pas tous représentés au Ventoux. A ce propos, il faut souligner tout particulièrement le fait que le Ventoux se caractérise par des climats de montagne qui, pour une zone de végétation donnée, diffèrent sans doute assez nettement de leurs homologues de plaine par certaines de leurs caractéristiques (le rythme nycthéral de la température, par exem-

ple) ; des investigations menées en plaine à travers les zones de végétation étudiées au Ventoux nous amèneraient donc vraisemblablement à modifier certaines de nos conclusions relatives à l'amplitude écologique des espèces. Dans ce même ordre d'idées, il faut aussi noter qu'au Ventoux, les séries préalpine et méditerranéenne du Pin à crochets n'occupent que la calotte sommitale et sont, en conséquence, soumises à un climat vraisemblablement plus rigoureux que dans les régions où elles sont éloignées des sommets, ce qui peut avoir des répercussions sur la distribution de certaines espèces.

En fonction de ses exigences en chaleur (ou en froid), chaque espèce de Fourmi est donc apte à occuper un certain nombre de zones de végétation qui constituent son aire potentielle de répartition. Du fait de la variabilité du climat thermique à l'intérieur d'une même zone de végétation, les limites de cette aire peuvent varier d'un secteur géographique à un autre, par exemple du flanc sud au flanc nord d'un même massif montagneux ou d'un secteur de plaine à un secteur de montagne. Mais les espèces sont soumises à d'autres facteurs limitants que la température, ce qui explique que certaines n'occupent en réalité qu'une partie de leur aire potentielle. Ainsi, *Formica lemani* est-elle absente, en flanc sud, des formations naturelles de l'unité HS2 bien que celles-ci relèvent certainement de son aire potentielle. Ces facteurs limitants qui, tout comme la température, régissent non seulement la distribution mais aussi l'abondance des espèces et, par suite, la distribution des types de peuplement, sont très divers. Nous en étudierons deux, le degré d'aridité du milieu et le couvert végétal, dont le rôle a déjà été évoqué plus haut à maintes reprises.

VI.2. — INCIDENCE DU DEGRÉ D'ARIDITÉ DU MILIEU. LE PROBLÈME DES AIRES DE RÉPARTITION DISJOINTES.

Nous avons exposé, dans la première partie de ce travail, comment évolue vraisemblablement le degré d'aridité du milieu lorsqu'on passe latéralement ou altitudinalement d'une zone de végétation à une autre, ou du flanc sud au flanc nord du Ventoux. Les Fourmis sont très sensibles à ce facteur, ce qui a des répercussions, parfois assez spectaculaires, sur leur distribution et sur leur abondance :

1) L'incidence de l'aridité est particulièrement remarquable chez celles des espèces exigeantes en eau dont l'aire potentielle de répartition, définie par le climat thermique, part du pied du massif et englobe un grand nombre de niveaux de végétation. Elle se traduit en effet, au moins en flanc sud, par une *disjonction altitudinale plus ou moins importante de leur aire de répartition*, ou tout au moins par le fait que ces espèces sont extrêmement rares dans certains niveaux de végétation tout en étant plus

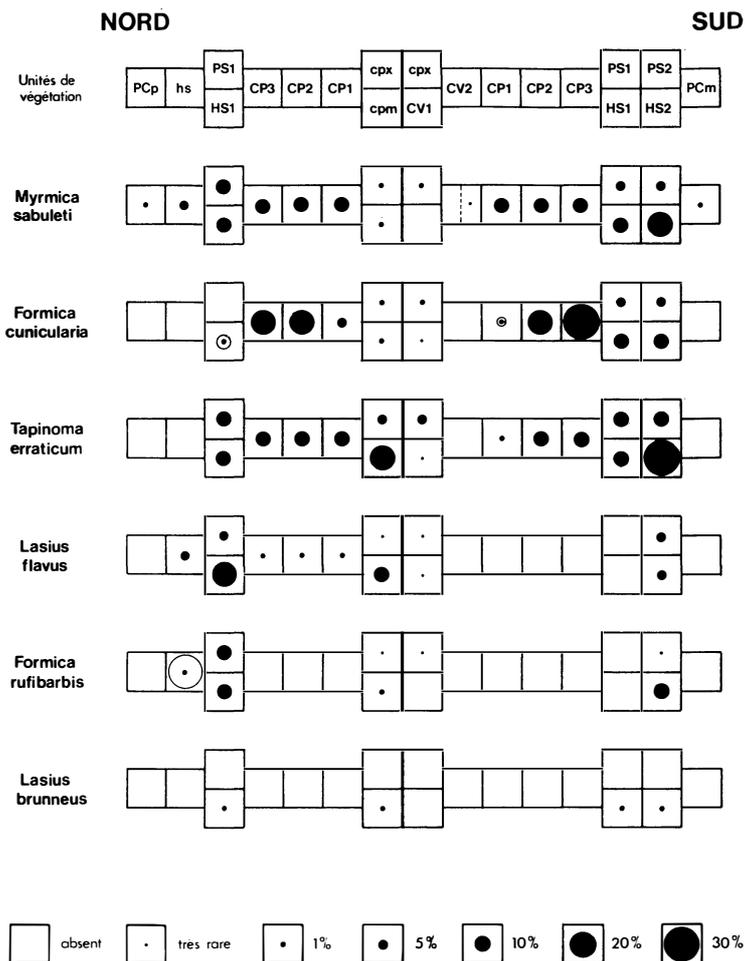


Figure 6. — Disjonction altitudinale des aires de répartition de six espèces de Fourmis. Les ronds noirs donnent l'ordre de grandeur de l'abondance relative maximale de chaque espèce dans chaque unité de végétation (plancher et plafond exclus) ; les abondances relatives de *Formica cunicularia* dans les stations MIh (unité CP1 du flanc sud) et ANe (plancher de l'unité hs du flanc nord, assimilé ici à l'unité HS1) et de *F. rufibarbis* dans la station FB (unité hs du flanc nord) étant jugées anormalement élevées, elles sont figurées par des cercles de plus grand diamètre que les ronds noirs, lesquels se rapportent à la valeur jugée « normale » de l'abondance relative maximale. La station SUo n'a pas été prise en considération. On notera que *Myrmica sabuleti* est absent du bas de l'unité CV2.

communes à des altitudes à la fois plus basses et plus élevées¹. Ce phénomène résulte de ce que les formations de moyenne altitude sont à la fois plus arides, dans l'ensemble, que certaines formations de piémont et que les formations d'altitude plus élevée. Il a été observé chez les six espèces suivantes : *Formica cunicularia*, *Formica rufibarbis*, *Lasius brunneus*, *Lasius flavus*, *Tapinoma erraticum* et *Myrmica sabuleti*, qui sont toutes aptes, a priori, à coloniser une large bande altitudinale s'étendant du niveau inférieur de l'étage euméditerranéen jusqu'aux étages montagnards ou même (*M. sabuleti*) jusqu'aux étages orophiles. La figure 6 indique quelles sont, en fait, les unités de végétation occupées par chacune de ces espèces sur chaque versant du massif et donne l'ordre de grandeur de son abondance relative maximale dans chacun de ces milieux ; cette dernière donnée est évidemment assez approximative et de plus insuffisante, mais il ne fait guère de doute que la connaissance des abondances absolues maximales réelles des espèces ne modifierait pas l'allure générale des phénomènes observés.

En raison de la diversité des besoins en eau des six espèces et de la diversité de leurs réactions à d'autres facteurs du milieu (température, inondation temporaire), les schémas présentés diffèrent plus ou moins l'un de l'autre, et nous renvoyons à leur sujet aux commentaires dont chaque espèce a déjà fait l'objet. On fera simplement ici les remarques générales suivantes :

— Les six espèces sont absentes, ou au mieux extrêmement rares, dans le niveau CV2 du flanc sud, donc dans l'unité de végétation dont on a des raisons de penser qu'elle est, dans l'ensemble, la plus aride de toutes celles du Ventoux.

— Dans le niveau inférieur de l'euméditerranéen, l'abondance relative maximale des espèces tend à décroître lorsqu'on passe latéralement de l'unité *cpm* à l'unité *cpx* puis à l'unité CV1, ce qui est bien conforme à l'ordre d'aridité croissante de ces trois unités de végétation ; ce phénomène est d'autant plus marqué que les espèces supportent mieux les fortes chaleurs et l'inondation temporaire et qu'elles sont, en conséquence, mieux adaptées aux pelouses mésohygrophiles euméditerranéennes.

— La disjonction des aires de répartition ou la raréfaction des espèces dans certains niveaux altitudinaux intermédiaires sont souvent moins importantes en flanc nord qu'en flanc sud, voire même font défaut en flanc nord, ce qui est logique puisque le flanc nord est moins aride que le flanc sud et que la série du Chêne vert n'y a pas été étudiée parce que quasiment absente.

(1) Il n'est pas tout à fait certain, en effet, que *Lasius flavus* soit totalement absent des niveaux CV2, CP1 à CP3, PS1 et HS1 du flanc sud, mais il est sûr qu'il y est, au mieux, extrêmement rare.

— Les espèces qui supportent bien simultanément les fortes chaleurs estivales et l'inondation temporaire, ce qui est le cas pour *Lasius flavus* et pour *Tapinoma erraticum*, présentent une abondance maximale d'une part dans les pelouses mésohygrophiles euméditerranéennes du pied du massif, d'autre part vers le haut de leurs aires de répartition, dans certaines pelouses montagnardes.

— Par ordre croissant de besoins en eau, les six espèces peuvent sans doute être classées comme suit : d'abord *Formica cunicularia*, *Myrmica sabuleti* et *Tapinoma erraticum*, puis *Lasius flavus*, enfin *Formica rufibarbis* et *Lasius brunneus*. Cet ordre se traduit, en tout cas, par une disjonction altitudinale de plus en plus marquée de leurs aires de répartition.

2) D'autres espèces, comme *Camponotus ligniperda*, *Leptothorax acervorum*, *Myrmica scabrinodis* ou *Lasius emarginatus*, font montre également de besoins importants en eau mais ont des exigences thermiques plus strictes, qui ne leur permettent d'occuper qu'un nombre limité de niveaux de végétation. Les conditions d'aridité de ces niveaux au Ventoux font que l'on n'observe pas, pour ces espèces, de phénomènes de même nature que ceux décrits ci-dessus, mais il est vraisemblable que la xéricité trop accentuée du bas du massif exclut *Myrmica scabrinodis* et *Lasius emarginatus* de certaines unités de végétation : manifestement thermophiles mais aussi très hygrophiles, ces deux espèces se cantonnent à la variante mésophile *cpm* du niveau inférieur de l'étage euméditerranéen alors qu'elles coloniseraient sans doute le niveau supérieur de cet étage et même, peut-être, une partie du supraméditerranéen si ces milieux présentaient au Ventoux des faciès suffisamment humides.

3) A niveau de végétation égal, certaines espèces hygrophiles se montrent nettement plus abondantes en flanc nord qu'en flanc sud, du fait de la moindre aridité du premier. Il en est ainsi, par exemple, pour *Formica cunicularia* et pour *Tapinoma erraticum* dans le niveau *CP1* du supraméditerranéen ou, d'une façon générale, pour *Camponotus ligniperda* et pour *Leptothorax acervorum*. A l'extrême, *Formica fusca* et *F. rufa* sont toutes deux exclusivement cantonnées en flanc nord mais le phénomène est ici plus complexe, car à l'hygrophilie manifeste de ces espèces se superpose leur inféodation étroite, bien que de nature mal définie, au Sapin, essence elle aussi très hygrophile et, par suite, absente du flanc sud. La localisation exclusive, semble-t-il, de *Leptothorax angustulus* en flanc nord traduit peut-être également des besoins en eau élevés. A des altitudes importantes, l'opposition entre les deux versants du massif peut disparaître, voire même s'inverser, en raison des exigences en soleil et en chaleur de certaines espèces ; c'est le cas pour *Tapinoma erraticum* qui ne pénètre pas, en flanc nord, dans l'unité *hs* alors qu'il colonise, en flanc sud,

les unités homologues mais plus chaudes et plus sèches *PS2* et *HS2*, et se montre, qui plus est, particulièrement abondant en certains points de la seconde.

4) A l'inverse, la localisation exclusive de *Proformica nasuta* en flanc sud résulte très vraisemblablement de sa xérophilie ; il en est peut-être de même pour *Myrmica specioides*, mais ceci est moins certain. L'absence de *Cataglyphis cursor* dans le supra-méditerranéen du flanc nord a sans doute, au moins en partie, la même cause, et il est possible qu'il en soit également ainsi de la grande rareté de *Crematogaster auberti* sur ce versant.

5) En flanc sud, dans l'étage montagnard-méditerranéen, l'opposition marquée entre le secteur occidental, plus sec et occupé par la série supérieure du Pin sylvestre, et le secteur centro-oriental, plus humide et occupé par la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin, se traduit par l'abondance plus élevée de *Proformica nasuta*, espèce xérophile, dans le premier milieu, de *Formica cunicularia*, *F. rufibarbis*, *Tapinoma erraticum*, *Myrmica sabuleti* et *Lasius flavus*, espèces plus ou moins hygrophiles, dans le second¹. En flanc nord, l'opposition entre ces deux types de milieux se fait également sentir, mais à un moindre degré, car la série du Pin sylvestre y est moins aride qu'en flanc sud.

VI.3. — INCIDENCE DU COUVERT VÉGÉTAL. LES RÉPERCUSSIONS DES REBOISEMENTS.

Au Ventoux, plusieurs espèces de Fourmis se montrent plus ou moins étroitement inféodées à certains végétaux, ce qui a des répercussions sur leur abondance et limite parfois beaucoup leur répartition. Ce phénomène, dont le déterminisme est encore mal connu, a été observé chez les cinq espèces suivantes (non comprises les espèces arboricoles, dont la présence et l'abondance sont, évidemment, étroitement dépendantes de la composition de la végétation) : *Aphaenogaster gibbosa*, tout d'abord, n'abonde que dans des stations où le Thym est lui-même abondant ; ceci n'a toutefois pas d'incidence sur sa distribution car le Thym est un élément constant, ou presque, de la végétation de son aire potentielle de répartition et il est, en outre, peu probable que la présence de cette Labiée soit indispensable pour qu'il puisse s'installer. Un deuxième exemple est offert par *Formica gagates*, qui ne nidifie qu'à proximité, au moins relative, d'un Chêne pubescent ; cette particularité a des répercussions importantes sur la distribution de la Fourmi puisque celle-ci se trouve exclue de vastes secteurs de son aire potentielle, à savoir ceux peuplés par des résineux en boisements purs, naturels ou artificiels, et

(1) Dans le cas de *Lasius flavus*, ceci ne se vérifie que pour les pelouses éloignées des peuplements sylvatiques.

ceux occupés par des formations très dégradées (pelouses, buxaiés, etc.) d'où le Chêne a été totalement éliminé. Moins exigeante, *Formica lemani* paraît n'avoir besoin pour s'implanter que de la présence de résineux, qu'il s'agisse de Pins d'espèces diverses ou du Sapin, et encore n'est-il pas nécessaire que ceux-ci se trouvent à proximité immédiate. Ceci n'en a pas moins des répercussions importantes sur sa distribution puisqu'il faut sans doute voir là l'explication de l'absence, en flanc sud, de la Fourmi dans les formations naturelles de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin alors que le niveau supérieur de cette série lui convient climatiquement. Deux espèces enfin, *Formica fusca* et *F. rufa*, sont strictement inféodées au Sapin et, par suite, n'occupent vraisemblablement qu'une partie de leur aire potentielle (définie par le seul climat thermique).

Vers le milieu du siècle dernier, le massif du Ventoux était presque totalement déboisé au-dessous d'une altitude d'environ 1200 m et l'était en grande partie au-dessus de ce niveau. Les vastes opérations de reforestation conduites depuis un siècle ont considérablement modifié cet état de fait, au point que le massif (calotte sommitale exclue) se trouve aujourd'hui presque complètement recouvert d'un manteau forestier, il est vrai souvent peu dense et très clairié. Les reboisements ont sans doute favorisé, quelle qu'ait été l'essence utilisée, *Formica cunicularia* et *Campotonus aethiops*, deux espèces qui se plaisent surtout à proximité des formations sylvatiques, tout au moins au Ventoux. Les plantations de Chêne pubescent réalisées dans l'étage supraméditerranéen ont certainement favorisé *Formica gagates* et lui ont permis de coloniser des milieux d'où il se trouvait exclu en raison de l'absence de ce feuillu ; inversement, l'introduction massive du Pin noir et du Cèdre a chassé la Fourmi de certaines stations supraméditerranéennes comportant autrefois des pieds de Chêne aujourd'hui éliminés par ces résineux. En flanc sud, l'enrésinement en Pin à crochets d'une petite parcelle relevant de l'unité HS2 a permis à *Formica lemani* de pénétrer dans un milieu jusqu'alors interdit et qu'il pourrait sans doute coloniser en entier, avec des densités voisines de celles enregistrées dans l'unité PS2, si le résineux (ou un autre) y était largement introduit. En flanc nord, l'enrésinement massif en Pin à crochets ou en Pin noir de certains secteurs autrefois déboisés de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin favorise la reconstitution des peuplements naturels mixtes à Hêtre et Sapin — les jeunes régénérations de ces deux essences sont souvent abondantes en sous-bois des pineraies —, ce qui devrait s'accompagner à terme d'une extension importante de l'aire actuellement occupée par *Formica fusca*.

Dans les exemples qui viennent d'être cités, les répercussions de la reforestation ont été finalement modestes, car portant sur des espèces dont l'abondance reste, en tout état de cause, généré-

ralement médiocre. En revanche, *les répercussions de la reforestation ont été très importantes (bouleversement de l'organisation des peuplements, accroissement vraisemblable de leur densité) là où Lasius niger s'est montré sensible à cette modification du milieu*, ce qui a été le cas dans l'euméditerranéen et dans les deux niveaux CP1 et CP2 du supraméditerranéen du flanc sud. Vers le milieu du siècle dernier, ce vaste territoire était presque totalement déboisé, si bien que *L. niger* devait y être très généralement rare ou, au mieux, médiocrement abondant, comme il l'est encore dans les formations non arborées qui y subsistent de nos jours ; *Pheidole pallidula* (dans le bas du massif), *Aphaenogaster gibbosa*, *Crematogaster auberti*, *Proformica nasuta* (dans le niveau CP2), peut-être d'autres espèces encore, dominaient les peuplements de Fourmis. Les reboisements massifs, quelle qu'ait été l'essence utilisée (Chêne vert, Chêne pubescent, Pin maritime, Pin noir, Cèdre), ont radicalement modifié cet état de fait en favorisant la multiplication de *Lasius niger* (ce qui a vraisemblablement eu pour effet d'accroître la densité totale de la myrmécofaune), à un point tel que celui-ci pullule, ou tout au moins est le plus souvent l'espèce dominante, dans les clairières des plantations forestières âgées et à proximité de ces plantations ; notons que, si l'hypothèse d'une limitation des populations d'*Aphaenogaster gibbosa* par *Lasius niger* est exacte, l'accroissement de la densité du second s'est accompagné de la diminution de la densité du premier là où celui-ci était autrefois abondant. En flanc nord du massif, tout au moins dans l'unité CP1, il est, au contraire, probable que la reforestation n'a pas ou guère eu d'effets sur *Lasius niger* puisque celui-ci y abonde même dans les milieux asylvatiques éloignés des peuplements forestiers, sans doute en raison de la moindre aridité de ce versant.

VII. — LES PEUPELEMENTS DE FOURMIS DE LA CALOTTE SOMMITALE.

La calotte sommitale — ensemble des deux étages orophiles — est recouverte presque partout d'éboulis calcaires. Sa végétation forestière (bois de Pin à crochets) s'éclaircit fortement en altitude jusqu'à faire place à une vaste zone culminale presque asylvatique au-dessus d'une limite qui se situe vers 1 750 m en flanc nord, et s'abaisse en flanc sud de 1 750 m environ à l'ouest jusque vers 1 550 m à l'est. Le climat se caractérise par sa rigueur : la température moyenne annuelle au sommet n'est que de + 3,4°C ; les vents sont à la fois très fréquents et violents (leur vitesse peut dépasser 250 km/h au sommet) ; le manteau neigeux atteint localement une épaisseur considérable, surtout en flanc nord où il

se maintient en outre tard en saison (jusqu'à fin juin en certains endroits) ¹.

Bien que la calotte sommitale relève de deux complexes phytogéographiques distincts, le complexe médioeuropéen et le complexe méditerranéen, ceci n'influe ni sur la composition, ni sur l'organisation de la myrmécofaune. Celle-ci se caractérise par une grande pauvreté spécifique puisqu'elle ne comporte (sauf au niveau du plancher de la calotte sommitale) que quatre espèces : *Formica lemani* et *Leptothorax pyrenaeus*, strictement alticoles, *Tetramorium caespitum* et *Myrmica sabuleti*, plus ou moins ubiquistes. Encore doit-on remarquer que si les trois premières atteignent, ou peu s'en faut, le sommet, *Myrmica sabuleti* ne paraît pas dépasser une altitude d'environ 1 700 m sur les deux flancs du massif. En outre, deux des espèces, *Leptothorax pyrenaeus* et *Myrmica sabuleti*, ne sont jamais présentes qu'en petit nombre, si bien que la myrmécofaune se réduit presque, en fait, aux deux seules espèces *Formica lemani* et *Tetramorium caespitum*, qui constituent partout, à elles deux, au moins 90 % des nids. Nous avons vu que l'une ou l'autre de ces deux espèces peut prédominer plus ou moins largement selon la station, le principal facteur déterminant étant, très vraisemblablement, la richesse du milieu en grosses pierres.

La presque totalité du flanc nord (falaises exclues) de la calotte sommitale et une grande partie de son flanc sud, notamment la plus grande partie de sa zone culminale asylvatique, sont occupées par des éboulis mobiles ou mal fixés que colonise une maigre végétation herbacée relevant des groupements de *Iberidetum candolleanae* (taux de recouvrement : 5-15 %) ou de *Aveno-Galietum villarsi* (taux de recouvrement : 20-40 %). Toutes ces formations sont totalement, ou peu s'en faut, dépourvues de myrmécofaune. Les éboulis à végétation clairsemée étant déjà généralement très pauvres en Fourmis à basse altitude, il n'est pas surprenant que ce phénomène soit encore plus accentué dans le cas présent.

Le reste de la calotte sommitale est occupé par les formations suivantes :

1) En *flanc nord* (étage subalpin), de très rares pelouses xérophiles fermées ou en voie de fermeture du *Seslerio-Sempreviretum* sont installées sur des éboulis fixés, de pente parfois très accentuée, et sur de petits replats. Leur myrmécofaune est assez abondante (stations LOhe et LOho) tant que l'altitude ne dépasse pas 1 750 m environ, ce qui correspond à peu près à la limite supérieure actuelle de la forêt, mais ceci n'est peut-être qu'une

(1) Pour plus de détails sur le climat du sommet du Ventoux, consulter les travaux de Gontard (1952 et 1955).

coïncidence. Plus haut, la myrmécofaune fait, semble-t-il, totalement défaut, quelles que soient d'ailleurs les caractéristiques du milieu : nous avons, par exemple, vainement cherché une Fourmi dans tout le secteur de Fontfiolle (1 750-1 800 m) qui donne pourtant l'impression d'être localement très favorable à ces insectes. Cette disparition de la myrmécofaune à haute altitude résulte sans aucun doute à la fois de la durée excessive de l'enneigement et de la durée trop réduite de l'ensoleillement, donc d'un régime thermique trop rigoureux.

2) En flanc sud, au-dessous de 1 800-1 850 m (étage oroméditerranéen), ce sont soit les pelouses xérophiles de l'*Astragalo-Ononidetum cenisiae*, soit les pelouses mésophiles de l'*Anthoxantho-Deschampsietum*. Les premières, de recouvrement moyen à élevé (40-80 %), occupent les pentes douces (station CVe, station CS en partie) et font place sur certains replats à un faciès presque fermé à *Ononis cenisia*, *Carex praecox*, etc. (station CS en partie) ; lorsqu'on s'élève en altitude, elles hébergent tout d'abord une myrmécofaune abondante (station CVe, par exemple), puis, à partir d'une limite correspondant sensiblement, semble-t-il, à celle de la forêt, la densité de la myrmécofaune se met à décroître, tout en devenant étroitement dépendante du degré de recouvrement de la végétation : plus les pelouses sont clairsemées, plus les Fourmis s'y montrent rares. Les secondes, fermées ou presque fermées, occupent les secteurs un peu déprimés et les creux à neige, et ne sont guère représentées que dans la zone culminale asylvatique (stations SOh, CVo, CS en partie) ; elles se montrent riches en Fourmis, quelle que soit l'altitude, dès lors que des abris (cailloux, pierres) sont présents en nombre suffisant, ce qui est presque toujours le cas.

Au-dessus de 1 800-1 850 m (étage subalpin), le sommet proprement dit est occupé en flanc sud par une formation xérophile particulière, l'*Androsaco-Gentianetum caricetosum rupestris*. Bien que de recouvrement moyen à élevé (40-80 %), ces pelouses sont à peu près totalement dépourvues de Fourmis : leur exploration méthodique sur une surface d'environ 2 hectares (station SCT) n'a permis de découvrir qu'une seule colonie (de *Formica lemani*). Elles font place, dans la petite dépression SCH, à une pelouse fermée à *Poa alpina*, de tendance très nettement mésophile, qui héberge au contraire une myrmécofaune abondante : c'est là que *Formica lemani*, *Tetramorium caespitum* et *Leptothorax pyrenaeus* atteignent leur altitude maximale (1 860 m) au Ventoux.

A l'encontre de ce que l'on observe en flanc nord, la myrmécofaune peut donc coloniser le flanc sud à peu près jusqu'au sommet, mais tandis que la myrmécofaune des pelouses xérophiles se raréfie au fur et à mesure que l'altitude s'accroît — et cela d'autant plus vite que le recouvrement de ces pelouses est plus faible — jusqu'à disparaître à peu près totalement dans le grou-

pement culminant de l'*Androsaco-Gentianetum*, celle des pelouses mésophiles reste abondante partout. La température n'est donc pas un facteur limitant en flanc sud, même à très haute altitude. En fait, ce sont certainement les vents, à la fois très fréquents et violents, qui, par leur action desséchante sur le sol, sont le principal facteur limitant sur ce versant. En raison du climat rigoureux qui règne, même en été¹, à haute altitude, les colonies doivent rester à proximité de la surface du sol durant toute la belle saison afin de bénéficier de l'échauffement superficiel, et cette nécessité devient d'autant plus impérieuse que l'on s'élève plus haut. Elles ne peuvent donc se maintenir que dans les milieux où la couche superficielle du sol reste suffisamment humide au cours de l'été — ce qui va de pair avec une végétation herbacée abondante — malgré l'action desséchante des vents, laquelle se fait d'autant plus sentir que l'on se rapproche plus du sommet. Ceci explique que le degré de recouvrement des pelouses ait une incidence de plus en plus marquée sur la densité de la myrmécofaune au fur et à mesure que l'on s'élève en altitude. Ceci explique également que les pelouses mésophiles, dont le sol conserve toute l'année une humidité élevée du fait, notamment, de leur localisation dans des secteurs déprimés à enneigement important et prolongé, constituent des milieux particulièrement favorables et sont même les seuls à être vraiment colonisés à haute altitude. La durée de l'enneigement est donc un facteur très favorable aux Fourmis en flanc sud alors que c'est un facteur limitant important en flanc nord.

VIII. — CONCLUSIONS.

Grâce à la remarquable diversité écologique du Mont Ventoux, des investigations portant sur un territoire relativement restreint ont permis de cerner, en général indirectement (par le biais de la végétation) mais avec une certaine précision, les exigences écologiques de plusieurs dizaines d'espèces de Fourmis. Il apparaît nettement des données recueillies que la distribution des espèces et des grands types de peuplement est fondamentalement déterminée, dans l'ensemble, par le climat thermique, ce qui se traduit par une zonation altitudinale marquée des premières et des seconds. On a également pu mettre en évidence l'incidence, parfois considérable, d'autres facteurs du milieu, notamment celle du degré d'aridité qui, en raison des caractéristiques du massif, se traduit en particulier par la disjonction altitudinale des aires de répartition d'espèces à la fois hygrophiles et eurythermes, et

(1) Au sommet, la température moyenne du mois de juillet, calculée sur 12 ans, n'est que de + 11,3 °C et s'abaisse certaines années à + 8,4 °C.

celle de la composition de la flore puisqu'il est apparu que certaines Fourmis sont inféodées plus ou moins strictement à une ou plusieurs espèces végétales. On a enfin de sérieuses raisons de penser que la reforestation a profondément transformé l'organisation de la myrmécofaune dans certaines unités de végétation, tout en ne modifiant pas, ou guère, sa composition.

Est-ce à dire que les peuplements de Fourmis du Ventoux, ou même ceux de la seule portion étudiée de celui-ci (environ la moitié du massif), ne posent plus aujourd'hui de problèmes ? Il n'en est évidemment rien : les distributions de plusieurs espèces ne sont encore qu'imparfaitement connues tandis que celles d'autres espèces présentent des singularités qui n'ont pas encore reçu de réponse satisfaisante ; la variabilité de la densité de certaines espèces à l'intérieur d'une même unité de végétation reste trop souvent inexplicquée ; l'intensité de dénombrement, ou tout simplement d'observation, est loin d'avoir été partout suffisante dans un massif aussi varié et complexe. Les conclusions tirées des données recueillies sont donc parfois fragiles et il est vraisemblable que des recherches complémentaires amèneraient à en nuancer, voire à en infirmer, certaines.

Le Ventoux rassemble la plupart des séries de végétation et de leurs subdivisions (sous-séries, etc.) connues de la France méridionale calcaire. Ce travail est donc aussi une contribution à la définition de la richesse, de la composition et de la structure des myrmécofaunes peuplant chacun de ces milieux. Les résultats acquis ne peuvent toutefois, nous l'avons vu, être généralisés qu'avec prudence en raison du fait que le Ventoux ne rassemble pas toutes les variantes possibles de chaque unité de végétation, notamment pour ce qui est du climat thermique et du bilan de l'eau. Des recherches portant sur d'autres régions sont donc nécessaires pour disposer d'un échantillonnage satisfaisant de tous les cas possibles, ce qui conduira d'ailleurs vraisemblablement à affiner la définition des milieux et, par suite, à subdiviser certaines des unités de végétation en entités plus homogènes. On peut ainsi espérer parvenir un jour à prédire, avec une chance raisonnable de succès, les principales caractéristiques de la myrmécofaune peuplant un lieu donné, une fois connus un certain nombre de paramètres simples et aisément cartographiables, comme l'unité de végétation dont il relève, le stade dynamique atteint par sa végétation, sa position topographique, etc.

Nous insisterons, pour conclure, sur le fait que l'étude des peuplements de Fourmis bénéficie d'un certain nombre d'avantages que ne réunissent pas la plupart des autres groupes d'insectes : présence d'adultes tout au long de l'année ; richesse moyenne d'une station relativement élevée (15-20 espèces) à basse et moyenne altitudes ; relative facilité de la mise en évidence des colonies (sauf pour les quelques espèces à mœurs plus ou moins

endogées), si bien que l'on peut, sans trop grande peine, établir un inventaire complet ou à peu près complet des espèces peuplant une station et définir, avec une bonne précision, l'organisation du peuplement correspondant ; longévité des colonies et, par suite, permanence dans le temps des peuplements, dont la composition, l'organisation et la densité ne sont guère affectées par les saisons et ne subissent, en comparaison de ce qu'il en est souvent pour les autres groupes d'insectes, que des variations de très faible amplitude d'une année à l'autre, sauf, évidemment, en cas de modification importante du milieu. On ajoutera que ce groupe, dont l'activité trophique est très diversifiée, joue certainement un rôle considérable dans le fonctionnement des écosystèmes, bien qu'il faille, malheureusement, se contenter plus souvent de conjectures que de preuves dans ce domaine. Outre certaines difficultés d'ordre taxinomique, le principal obstacle soulevé par l'étude de peuplements de Fourmis réside dans le fait qu'il est, actuellement, à peu près impossible d'évaluer en nombres d'individus les densités de peuplement des espèces, si bien que l'on doit se limiter au dénombrement de leurs colonies.

SUMMARY

The composition of the ant communities and the relative frequency of each species are described, as well as their ecological and altitudinal amplitudes. The richness and/or the composition of the communities differs from one vegetation zone to another. All the communities show a very hierarchical structure. The Shannon Weaver index of evenness is roughly equal in all communities. The communities are very varied, but three species are predominant over the mountain : *Lasius niger*, *Tetramorium caespitum* and *Formica lemani*.

Of the environmental features, temperature is the most important, producing a marked altitudinal zonation of species and communities. The effects of aridity are important among certain species, leading to vertical discontinuities in their ranges. The vegetation cover affects species dependant on particular plants ; these species have been considerably affected by reafforestation, especially on the lower parts of the southern slopes, leading to a notable increase in *L. niger*. At the summit, the main limiting factor is temperature on the northern slope ; and the dessicating effects of the winds on the southern slopes.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié de l'aide de divers spécialistes de la taxinomie des Fourmis. Je remercie très vivement le Dr A. Abbott (The Institute of terrestrial Ecology, Wareham, G.B.), le Prof. F. Bernard (Université de Nice) et le Dr A.

Francœur (Université du Québec à Chicoutimi) qui ont bien voulu identifier, respectivement, les *Myrmica*, les *Diplorhoptrum* et les *Serviformica*, et suis tout particulièrement reconnaissant à M. L. Plateaux (Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, Paris) qui n'a pas hésité à consacrer beaucoup de temps à l'identification des centaines de colonies de *Leptothorax* que je lui ai soumises.

BIBLIOGRAPHIE

- BARONI-URBIANI, C. (1971). — Catalogo delle specie di *Formicidae* d'Italia. *Mem. Soc. ent. Ital.*, 50 : 1-287.
- BENOIS, A. et MARRO, J.-P. (1973). — Action prédatrice des Fourmis sur les œufs de Bombylides. *Entomophaga*, 18 : 321-331.
- BERNARD, F. (1950). — Notes biologiques sur les cinq Fourmis les plus nuisibles dans la région méditerranéenne. *Rev. Path. vég. Ent. agric. Fr.*, 29 : 26-42.
- BERNARD, F. (1958 a). — Les Fourmis de l'île de Port-Cros. Contribution à l'écologie des anciennes forêts méditerranéennes. *Vie et Milieu*, 9 : 340-360.
- BERNARD, F. (1958 b). — Résultats de la concurrence naturelle chez les Fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord : évaluation numérique des sociétés dominantes. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 49 : 302-356.
- BERNARD, F. (1968). — *Les Fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale*. Masson & Cie, Paris, 411 pages.
- BERNARD, F. (1973). — Tendances calcicoles et silicicoles chez les Fourmis méditerranéennes. *Proc. VII Congr. IUSSE*, London : 16-21.
- BERNARD, F. (1974). — Rapports entre Fourmis et végétation près des gorges du Verdon. *Ann. 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 sociaux*, 22 : 151-168.
- BLONDEL, J. (1975). — L'analyse des peuplements d'oiseaux, éléments d'un diagnostic écologique. I. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). *La Terre et la Vie*, 29 : 533-589.
- BUSCHINGER, A. (1975). — Die Ameisenfauna des Bausenberges, der nordöstlichen Eifel und Voreifel (*Hym.*, *Formicidae*) mit einer quantitativen Auswertung von Fallenfängen. *Beitr. Landespflege Rhld.-Pfalz*, Beiheft 4 : 251-273.
- CAGNIANT, H. (1973). — *Les peuplements de Fourmis des forêts algériennes. Ecologie, biocénotique, essai biologique*. Thèse Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 464 pages.
- DAGET, J. (1976). — *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris, 172 pages.
- DAGET, J., LECORDIER, C. et LÉVÊQUE, C. (1972). — Notion de nomocénose : ses applications en écologie. *Bull. Soc. Ecol.*, 3 : 448-462.
- DIVER, C. (1940). — The problem of closely related species living in the same area. In " *The new systematics* " edited by J. Huxley, Oxford Univ. Press : 303-328.
- EICHHORN, O. (1971). — Zur Verbreitung und Okologie von *Formica fusca* L. und *F. lemni* Bondroit in den Hauptwaldtypen der mitteleuropäischen Gebirgswälder (zugleich ein Beitrag zum « Weisstannenproblem » im Thüringer Wald). *Ztschr. f. ang. Ent.*, 68 : 337-344.
- GASPAR, Ch. (1972). — Les Fourmis de la Famenne. III. — Une étude écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 9 : 99-125.

- GONTARD, P. (1952). — Introduction à l'étude phytogéographique du Mont Ventoux en Provence. I. — Climatologie générale. *Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. Zool. Montpellier, sér. Botanique*, 5 : 15-39.
- GONTARD, P. (1955). — *Contribution à l'étude géobotanique du Mont Ventoux en Provence (étages supérieurs)*. Thèse, Fac. Sciences, Montpellier, 741 pages.
- KUZNETZOV-UGAMSKIJ, N.N. (1929). — Die Ameisenfauna Daghestans. *Zool. Anz.*, 83 : 34-35.
- LÉVIEUX, J. (1969). — L'échantillonnage des peuplements de Fourmis terricoles. In : M. LAMOTTE et F. BOURLIÈRE, *Problèmes d'écologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*, Masson & Cie. Paris : 289-300.
- WILSON, E.O. (1955). — A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, 113, 1, 205 pages.