

REMARQUES SUR LA STRUCTURE  
ET L'EVOLUTION DES COMMUNAUTES  
DE VERTEBRES TERRESTRES  
I. STRUCTURE D'UNE COMMUNAUTE  
II. RAPPORTS ENTRE PREDATEURS ET PROIES \*

par Jose A. VALVERDE,  
*Consejo Superior de Investigaciones Scientificas, Madrid.*

Ce travail est basé sur l'étude d'une communauté de Vertébrés terrestres habitant un milieu peu modifié par l'influence humaine, l'*Halimietum* du Coto Doñana dans l'embouchure du Guadalquivir, en Espagne méridionale. Le lecteur désireux de connaître plus en détail les caractéristiques de cet habitat et des espèces qui y vivent devra se reporter à mes travaux antérieurs (Valverde 1958 et 1960). Bornons-nous ici à rappeler qu'il s'agit d'une garrigue à *Halimium halimifolium* parsemée de Chênes lièges *Quercus suber* isolés ou en boqueteaux, et bordée de prairies naturelles environnant des marais ou marismas de vaste étendue. L'ensemble constitue un habitat très représentatif du biome méditerranéen.

Nous ne considérerons dans le présent travail que les Vertébrés de la garrigue à *Halimium*, à l'exclusion des espèces de marécages, soit au total 3 Amphibiens, 13 Reptiles, 41 Oiseaux et 23 Mammifères. Pour établir les rapports trophiques existant entre ces espèces, nous avons étudié tout d'abord le régime alimentaire de chacune d'elles dans la région considérée, en particulier celui des

---

\* Cet article est le premier d'une courte série où j'ai l'intention de développer les idées présentées lors d'une conférence faite le 16 mars 1963 au Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, à Paris (voir résumé dans *La Terre et La Vie*, 17 : 245-246). Ce travail a, par ailleurs, fait l'objet d'une thèse de Doctorat es Sciences préparée à l'Université de Madrid sous la direction du Professeur F. BERNIS. Je tiens à remercier le Professeur F. BOURLIERE et M. J. BLONDEL qui ont bien voulu revoir la version française de cet article.

prédateurs. Nous avons complété ces données par des observations faites dans d'autres habitats ibériques comparables et par les indications tirées de la littérature spécialisée. Au total, c'est plusieurs milliers de proies qu'il nous a fallu déterminer.

Sur cette base, nous avons établi les diagrammes des pages qui vont suivre et qui représentent les relations alimentaires qui existent entre les Vertébrés du Coto Doñana — de façon schématique bien entendu, afin d'en souligner les traits fondamentaux. La communauté de la garrigue à *Halimium* y est représentée lors de la période de reproduction des différentes espèces (printemps ou début de l'été), c'est-à-dire à la saison où le métabolisme des membres de la communauté est à son maximum. En hiver, la structure est différente, car Amphibiens et Reptiles sont en diapause hivernale (donc « hors-circuit ») et la faune avienne est par ailleurs différente de celle du reste de l'année, par suite du départ de certaines espèces nidificatrices et de l'arrivée d'un certain nombre d'hivernants.

\*\*

*Structure générale de la communauté de Vertébrés de la garrigue à Halimium.* La structure générale d'une

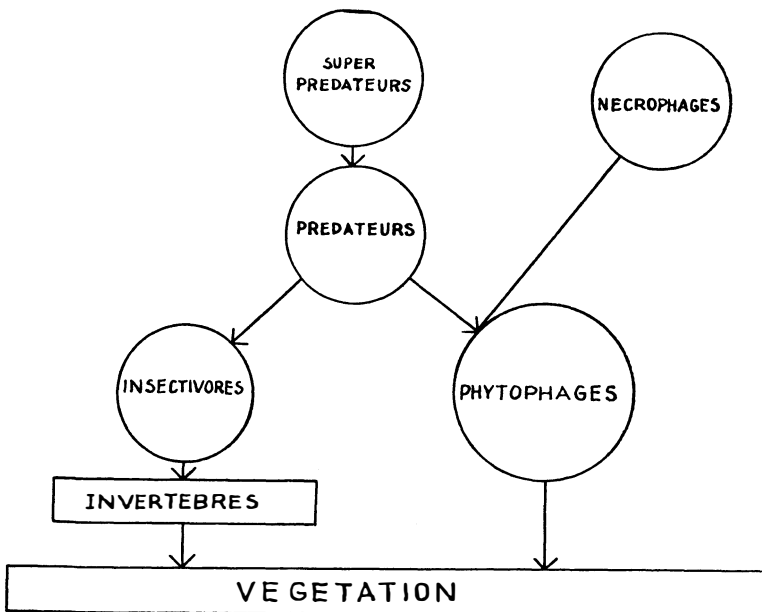


Figure 1. — Schéma général de la structure d'une communauté de Vertébrés terrestres.

communauté de Vertébrés terrestres est représentée sur la figure 1, où les flèches indiquent le sens dans lequel s'établissent les principaux rapports trophiques. On voit qu'il existe deux chaînes alimentaires parallèles, celle des Vertébrés « insectivores » et celle des Vertébrés phytophages. Les premiers se nourrissent aux dépens des divers types d'Invertébrés, alors que les seconds tirent directement leur subsistance de la végétation, qu'il s'agisse de feuilles, de fruits ou de graines. Vertébrés « insectivores » et phytophages servent tous les deux de proies à des prédateurs, eux-mêmes chassés parfois par des « super-prédateurs ». Quant aux Vertébrés nécrophages, ils s'attaquent de préférence aux cadavres des grands phytophages, ou du moins à ce que les prédateurs en laissent. Sous la latitude du Coto Doñana, une même espèce de Vertébré carnivore peut jouer alternativement le rôle de prédateur, de super-prédateur ou de nécrophage. Un tel schéma est valable pour toutes les communautés.

Quand on étudie la structure d'une communauté biotique la première chose à faire est donc de placer, après étude du régime alimentaire, chaque espèce à l'étage qui lui correspond dans ce schéma général simplifié. La chose n'est pas toujours facile, comme on le verra plus loin, du fait que beaucoup d'espèces ont un régime mixte, ou variant suivant l'âge et les saisons.

Mais il y a plus. En étudiant la communauté des Vertébrés de l'*Halimietum* du Coto Doñana, nous avons été frappés par le fait que certaines classes semblaient vivre d'une façon indépendante par rapport aux autres. En d'autres termes, tout semblait se passer comme si la communauté des Vertébrés de la garrigue à *Halimium* était en réalité formée de plusieurs microcommunautés juxtaposées (celle des Amphibiens, celle des Reptiles et celle des Mammifères) n'ayant presque pas de rapports trophiques entre elles. De telles microcommunautés indépendantes pourraient donc probablement continuer à subsister si les autres disparaissaient.

Lors de nos recherches au Sahara espagnol (Valverde, 1957) nous avons déjà remarqué que « la communauté reptilienne garde toujours une certaine indépendance, constituant une sorte de système économique fermé ». Ce fait, particulièrement net en zone aride, l'est encore dans le sud de l'Espagne où les Reptiles ont leurs propres proies, comme leurs propres prédateurs et super-prédateurs ; ils sont à peine chassés par les Mammifères et les Oiseaux. La même réflexion s'applique également à la microcommunauté des Mammifères. Dans l'Arctique, et aussi pendant l'hiver sous les latitudes tempérées, les

communautés de Vertébrés terrestres sont également composées uniquement de Mammifères et d'Oiseaux.

Historiquement d'ailleurs, il y a eu au fur et à mesure de l'apparition des différentes classes de Vertébrés terrestres, superposition progressive dans les mêmes milieux des microcommunautés d'Amphibiens (les premières constituées), puis des microcommunautés de Reptiles, puis de celles des Mammifères et des Oiseaux. Les faunes actuelles d'Amphibiens et de Reptiles vivant dans un habitat donné ne sont que le reliquat de ces microcommunautés originelles.

Nous avons donc, au Coto Doñana comme au Sahara, étudié dans le détail les rapports trophiques existant entre les membres des diverses microcommunautés. Ceux-ci peuvent être résumés de la façon suivante :

*La microcommunauté des Amphibiens ou Amphicoenose* (figure 2) est composée de trois espèces : *Pelobates cultripes*, *Hyla arborea* et *Bufo calamita*. Toutes sont insectivores, mais chacune occupe une niche écologique différente. Toutes peuvent parfaitement subsister sans la présence des autres Vertébrés. Ces trois Amphibiens sont cependant la proie d'une couleuvre (*Natrix maura*), de quelques oiseaux (*Milvus migrans* et *Tyto alba*) et peut-être d'un Mammifère (*Mustela putorius*).

*La microcommunauté des Reptiles* (figure 3) est composée de 13 espèces, dont deux seulement vivent aux dépens de membres d'autres microcommunautés. La structure de cette Reptocoenose est la suivante :

a) A l'étage insectivore on trouve d'abord six espèces ayant chacune une niche différente : *Tarentola mauritanica* (Tm) est nocturne. *Blanus cinereus* (Bc) est endogé et *Chalcides bedriagae* (Cb) semi-endogé. *Lacerta bogaiei* (Lb) vit sur les troncs de chêne liège, alors que *Psammodromus algirus* (Ps a) habite les terrains herbeux ou les broussailles et *Acanthodactylus erythrurus* (Ae) les sols sablonneux dégagés. Tous ces Reptiles sont de purs insectivores, seuls les grands *Acanthodactylus* mangeant occasionnellement quelques fruits ou de petits lézards. Tous sont également la proie des couleuvres herpétophages.

b) L'étage phytophage, inexistant dans la microcommunauté des Amphibiens, apparaît ici où il est représenté par une seule espèce, *Testudo graeca* (Tg) qui n'a pas d'ennemis parmi les autres Vertébrés de la région.

c) Les prédateurs sont représentés par deux couleuvres *Coronella girondica* (Cg) et *Vipera latastii* (Vl)

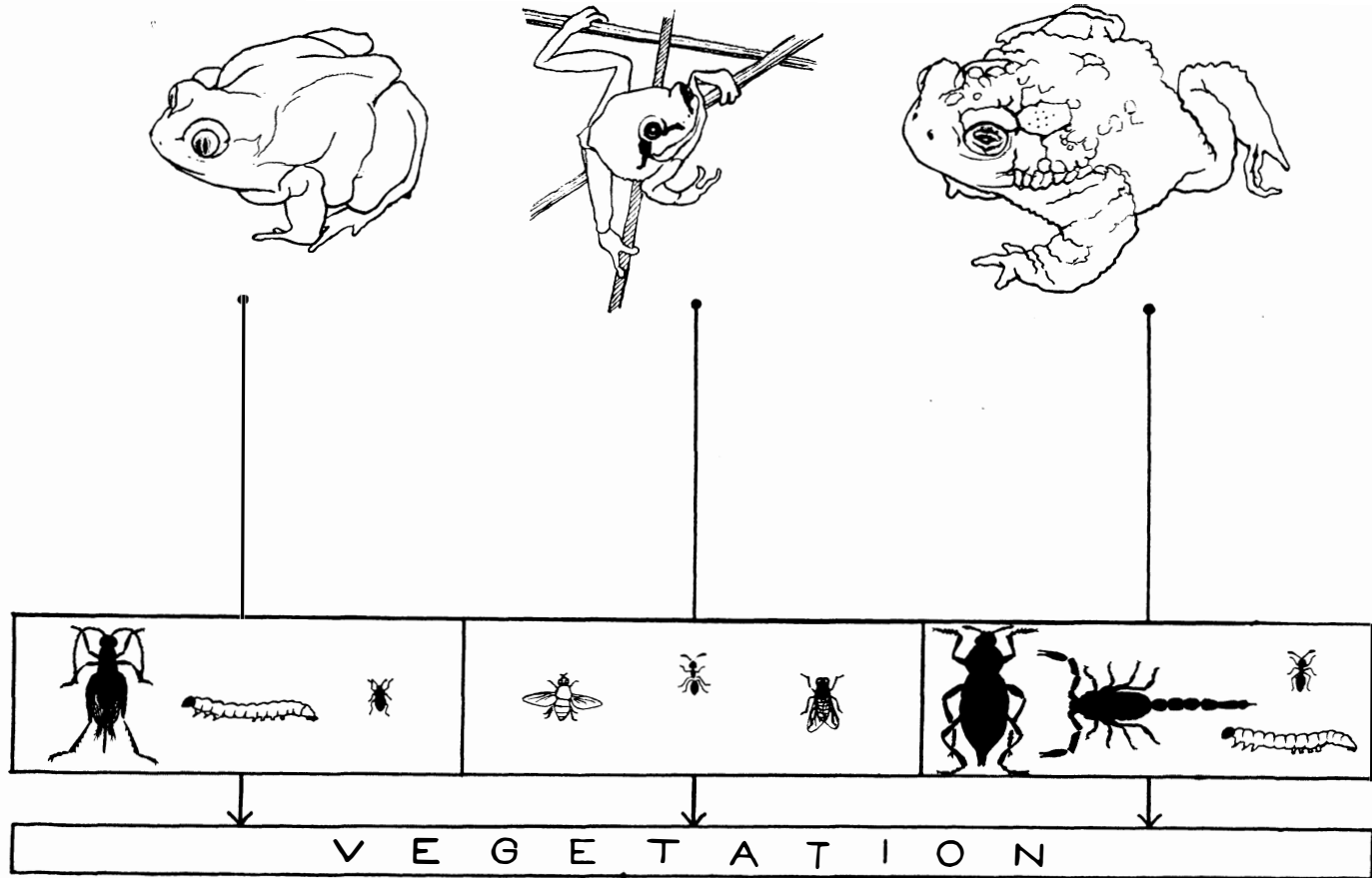


Figure 2. — Structure de la microcommunauté des Amphibiens du Coto Doñana. Les trois espèces appartiennent au même niveau trophique (insectivores) et il n'existe aucun prédateur. Tous ces Amphibiens peuvent vivre de façon parfaitement indépendante par rapport aux autres microcommunautés de Vertébrés.

et un lézard *Lacerta lepida* (Ll). La Coronelle mange essentiellement des Reptiles, alors que la Vipère de Lataste s'attaque en plus aux petits Mammifères qui composent 24 % de son régime dans notre région. *Lacerta lepida* est essentiellement insectivore, mais les grands individus mangent parfois de petits Reptiles et des fruits. L'inclusion de ce lézard parmi les prédateurs peut donc être discutée, mais sa position relative ne change finalement rien à la structure de la microcommunauté.

d) L'étage des superprédateurs est ici représenté par *Malpolon monspessulanus* qui, bien qu'essentiellement chasseur de lézards, s'attaque aussi aux serpents, y compris les grands *Elaphe* et à d'autres *Malpolon*. Nous avons étudié en détail le régime de cette espèce et son évolution avec l'âge. Au total la Couleuvre de Montpellier mange surtout des Reptiles dans la garrigue du Coto Doñana (77 %), les Mammifères ne contribuant que peu (8 %) à son alimentation et les Oiseaux encore moins (3 %). Fait important, le régime d'un même individu varie beaucoup au fur et à mesure qu'il grandit : les jeunes mangent surtout des insectes et les sujets de taille moyenne principalement de petits lézards. A partir de leur 15<sup>e</sup> année les *Malpolon* s'attaquent surtout aux grands *Lacerta lepida*, à d'autres couleuvres et à quelques Mammifères. Ce serpent devient donc partiellement super-prédateur à un âge avancé, empiétant alors sur les micro-communautés de Vertébrés homéothermes. Nous ne possédons dans notre région aucun Serpent ophidiophage, super-prédateur strict, comme c'est le cas dans certaines communautés tropicales.

Les deux serpents qui vivent surtout aux dépens d'autres microcommunautés sont *Elaphe scalaris* (Es) et *Natrix maura* (Nm). La Couleuvre à échelons mange surtout des Mammifères (54 %), des insectes (25 %) et des Oiseaux (12 %). *Natrix maura* consomme surtout des Amphibiens (85 %) et des Invertébrés (16 %).

A deux exceptions près, la microcommunauté des Reptiles du Coto Doñana constitue donc une entité écologique quasi indépendante des autres. Elle est également assez complète, seule la catégorie des nécrophages faisant défaut.

Signalons ici qu'un Oiseau présent à Doñana, le Circaète Jean le Blanc (*Circaetus gallicus*) vit essentiellement aux dépens des Reptiles et que d'autres, notamment *Milvus migrans* et *M. milvus*, en mangent occasionnellement. La Mangouste *Herpestes ichneumon* s'attaque peut-être aussi à quelques couleuvres.

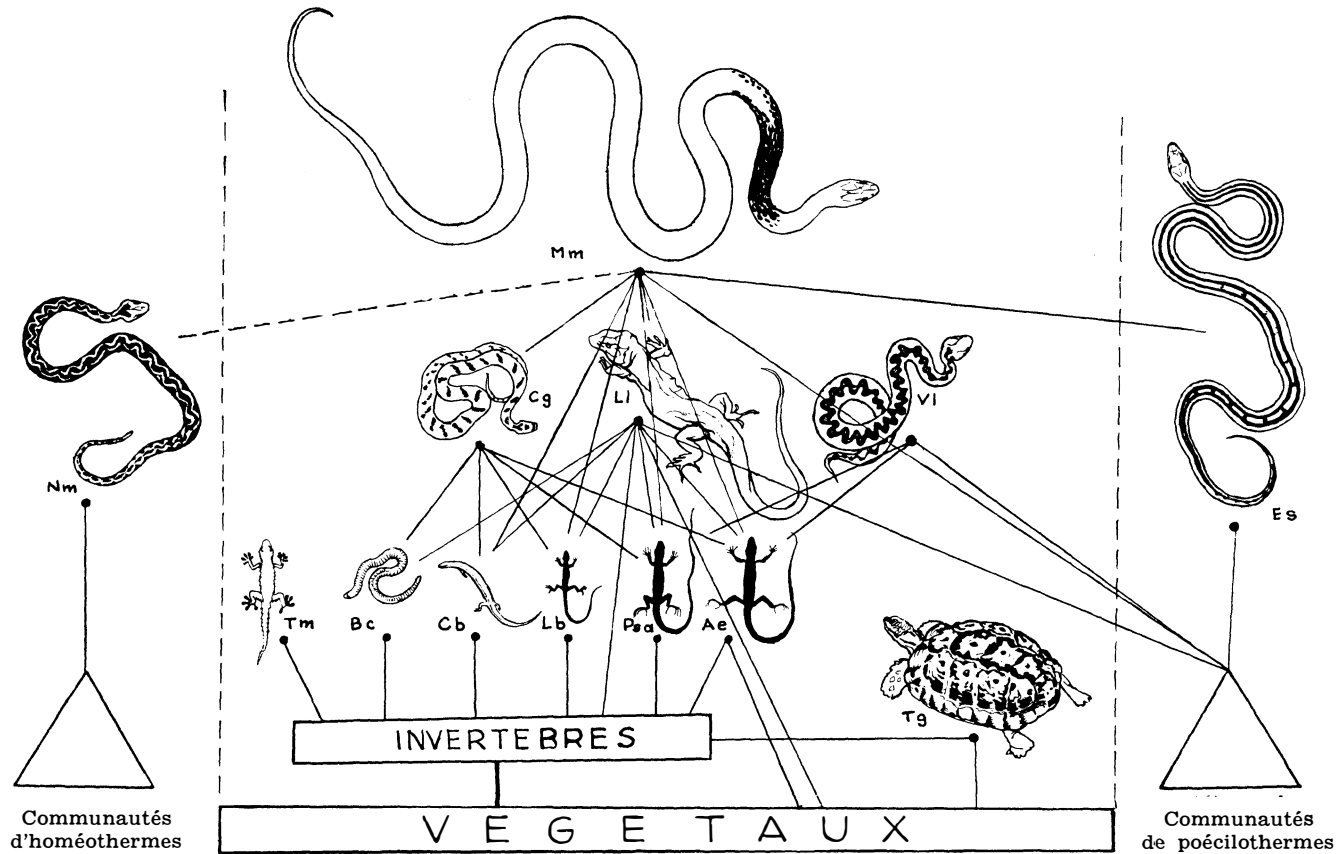


Figure 3. — Structure de la microcommunauté des Reptiles du Coto Doñana. Elle est composée par les niveaux trophiques suivants : insectivore (6 espèces), phytophage (1 espèce), prédateur (5 espèces) et superprédateur (1 espèce). Deux des prédateurs seulement dépendent pour leur alimentation d'animaux appartenant à d'autres microcommunautés de Vertébrés, la Reptocoenose est donc presque indépendante.

La *microcommunauté des Mammifères* est schématisée dans la figure 4, à laquelle il faudrait ajouter probablement d'autres espèces de Chauve-souris, en plus de *Pipistrellus*. Le Loup, mentionné dans le cercle en tirets, est éteint depuis peu au Coto Doñana. Il nous a malheureusement été impossible d'étudier en détail le régime alimentaire des Mammifères de notre région et nous avons dû compléter nos quelques observations (analyses stomacales et détermination des proies de quelques Carnivores, en particulier *Vulpes*, *Lynx*, *Herpestes* et *Genetta*) par les données de la bibliographie. Nous pensons cependant que notre schéma représente de façon assez fidèle la structure de la Mastocoenose.

Celle-ci se compose des niveaux trophiques suivants :

a) L'étage insectivore. Mis à part les Chiroptères (*Pipistrellus pipistrellus*, *Myotis myotis oxygnathus*) nous ne trouvons ici que trois espèces, *Suncus etruscus*, *Crocidura russula* et *Erinaceus europaeus*. Les niches exactes des deux premières ne nous sont pas connues ; celle de la troisième, par contre, est très particulière.

b) L'étage phytophage est représenté par trois groupes occupant chacun une niche très différente :

— les Rongeurs. *Eliomys lusitanicus* (très semblable à *E. quercinus*) et *Rattus rattus* sont tous deux arboricoles, surtout à Doñana, avec cette différence qu'*Eliomys* préfère les terrains plus arides. *Apodemus sylvaticus* semble se trouver partout dans l'*Halimium* alors que *Mus musculus* est inféodé au voisinage des maisons. *Pitymys duodecimcostatus* mène une vie endogée. Ces Rongeurs semblent donc tous avoir des niches bien différentes.

Des deux Lagomorphes, le Lapin, *Oryctolagus cuniculus*, vit au milieu des broussailles ; il est l'aliment de base des Carnivores et des Rapaces, alors que *Lepus capensis* vit en terrain ouvert.

Parmi les Artiodactyles, *Cervus elaphus* est surtout un brouteur de broussailles, vivant dans la garrigue et les prairies, alors que *Dama dama* (espèce introduite) est un brouteur d'herbes qui vit dans les prairies.

Le Sanglier, *Sus scrofa*, mange surtout des racines, des bulbes et des substances variées, y compris même des cadavres. Ce Mammifère a nettement une tendance omnivore, quoiqu'il soit essentiellement phytophage.

c) L'étage prédateur. Il est représenté par 9 espèces, dont la répartition trophique est difficile à préciser, mais peut néanmoins être résumée comme suit :

— Amphibiophages : *Putorius putorius* occasionnellement.



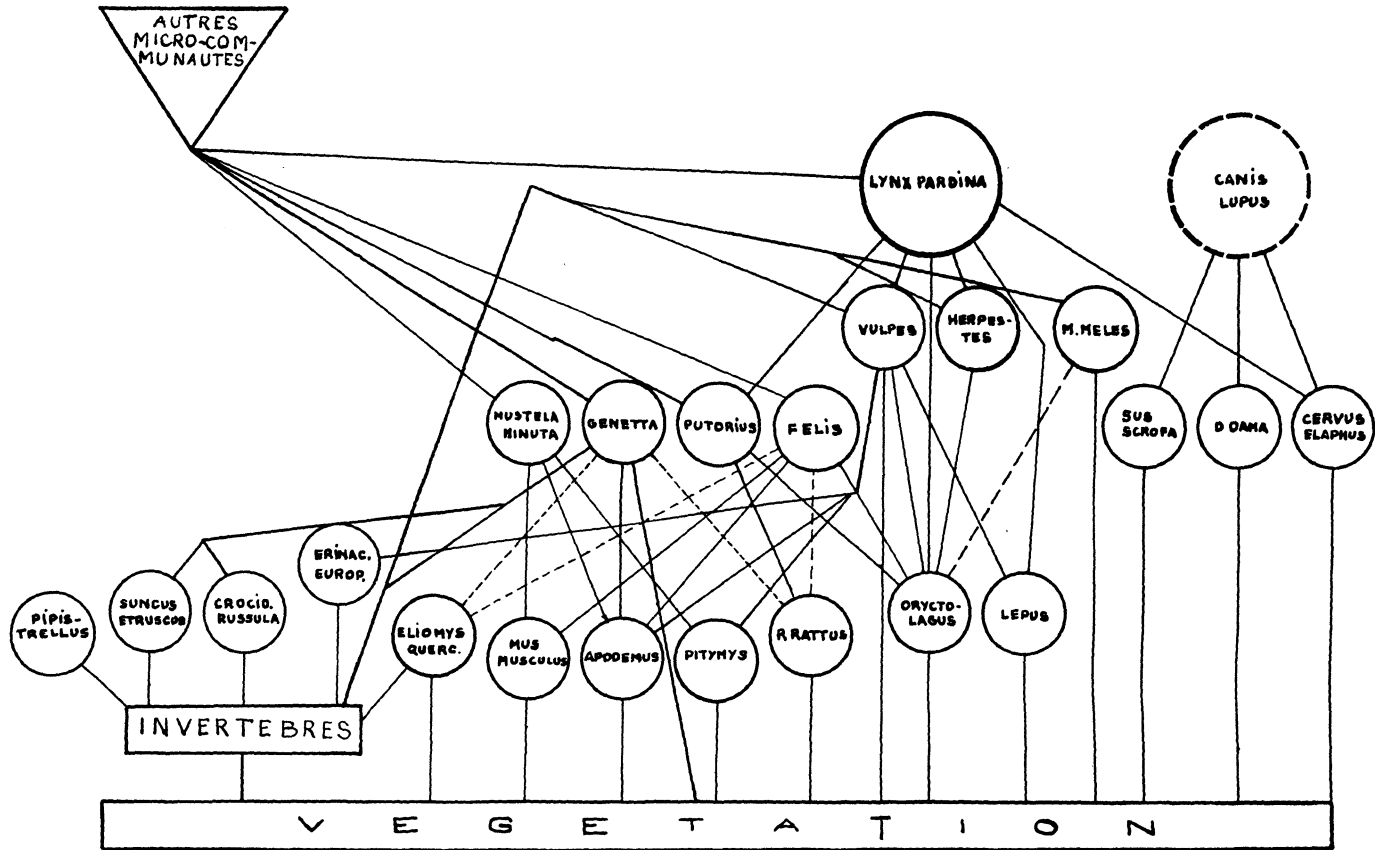


Figure 4. — Structure de la microcommunauté des Mammifères du Coto Doñana. Quelques rares prédateurs seulement s'attaquent aux membres des autres microcommunautés de Vertébrés, mais ces apports ne sont vraiment essentiels pour aucun d'entre eux. La Mastocoenose peut donc vivre en complète indépendance.

— Herpétophages : *Genetta genetta*, *Mustela minuta* et *Herpestes ichneumon* tous occasionnellement.

— Ornithophages : *Genetta genetta*, *Felis sylvestris*, et *Lynx pardina*, ce dernier régulièrement, tous les autres occasionnellement.

— Mangeant des Mammifères : tous, mais il y a lieu de distinguer ici trois types de prédateurs : ceux qui s'attaquent aux Rongeurs (*Mustela minuta*, *Genetta* et *Felis*), ceux qui s'attaquent aux Lapins (*Putorius*, *Felis sylvestris*, *Vulpes*, *Herpestes* et *Lynx*) et ceux qui s'attaquent aux Artiodactyles (*Canis lupus* et *Lynx* occasionnellement).

Le Blaireau, *Meles meles*, est un chasseur partiel, surtout insectivore au sens large du terme (mange des *Lombricus*, etc.) et omnivore.

d) L'étage superprédateur. Il est représenté notamment par le *Lynx* qui tue parfois d'autres Carnivores, y compris des Renards.

L'indépendance de la microcommunauté de Mammifères est donc très claire. En imaginant que les autres microcommunautés disparaissent, seules quelques espèces en seraient affectées, mais aucune de façon à mettre son avenir en réel danger. La structure de la microcommunauté est trophiquement presque complète, seuls les nécrophages font défaut — niche vacante qu'occupent parfois le Loup, le Renard et même le Sanglier.

*La microcommunauté des Oiseaux* (Ornithocoenose). Les principaux groupes trophiques sont difficiles à établir du fait de l'éclectisme du goût des oiseaux. Beaucoup d'espèces mangent aussi bien des insectes que des graines, des fruits, ou même des microvertébrés et des charognes (Corvidés). Cependant, le schéma de la figure 5 semble représenter assez correctement la réalité, des modifications mineures pouvant être introduites sans transformation significative de l'ensemble. Comme chez les Mammifères, nous étudierons d'abord la structure de la microcommunauté, puis son indépendance relative.

a) Dans l'étage insectivore nous distinguerons 5 groupes, d'après la niche et la taille des oiseaux :

— Les Oiseaux diurnes de petite taille, mangeant des petits insectes : *Sylvia melanocephala*, *Sylvia undata*, *Hippolais polyglotta* et *Luscinia megarhyncha*, qui ont chacun une niche différente et des exigences respectivement de plus en plus grandes en couvert et humidité. *Saxicola torquata* se nourrit à terre en terrain découvert.

— Les Oiseaux diurnes insectivores : *Turdus merula*, qui mange au sol dans les broussailles ; *Oriolus oriolus*,

qui se nourrit dans les arbres ; *Picus viridis* spécialiste des fourmis et *Lanius senator* qui chasse les Coléoptères (Tenebrionidae, Carabidae, etc.) en terrain découvert, ainsi que quelques petits lézards. Merle et Lorient sont partiellement frugivores.

— Les Oiseaux de taille un peu forte, mangeant des insectes et quelques petits Vertébrés : *Athene noctua*, qui capture surtout des Scarabéidae et des Tenebrionidae, auxquels il ajoute quelques micromammifères et le crapaud *Pelobates* ; *Otus scops*, nocturne, qui chasse dans les arbres ; *Lanius excubitor*, qui capture de grands Coléoptères et quelques lézards.

— Les Oiseaux purement insectivores, mangeurs de grands insectes : *Burhinus oediconemus*, chassant au sol, la nuit en terrain découvert ; *Caprimulgus ruficollis* chassant au vol, la nuit ; *Merops apiaster*, chassant également au vol, mais de jour ; *Clamator glandarius* qui mange surtout les larves de Lépidoptères coloniaux, au sol ou sur les arbres.

— Les Oiseaux de petite taille se nourrissant d'insectes et de graines : *Lullula arborea* au sol, et *Parus major* qui mange aussi quelques substances végétales.

b) L'étage phytophage comprend trois groupes :

— Les mangeurs de graines, oiseaux de petite taille : *Carduelis carduelis* qui récolte les graines de Composées, qu'il consomme en général sur la plante même ; *Galerida malabarica*, qui mange des Graminées au sol, mais qui est également partiellement insectivore.

— Les Oiseaux de forte taille, omnivores, mais largement granivores, appartenant à la famille des Corvidés : *Corvus corax*, maraudeur qui s'attaque aux nids, mais qui est également charognard ; *Corvus monedula*, essentiellement granivore, *Pica pica*, surtout insectivore, et *Cyanopica cyanea*, qui mange des insectes et des fruits dans les bois (cette espèce habite, à Doñana, en dehors de l'*Halimietum*).

— Les Oiseaux essentiellement granivores, de forte taille : *Columba palumbus*, mangeant en terrain découvert, et *Alectoris rufa* dans les broussailles. Tous les deux ajoutent des feuilles à leur régime, et *Alectoris* des insectes.

Les phytophages ont donc des niches différentes, comme les insectivores, avec peu ou pas de concurrence entre eux.

c) L'étage prédateur. C'est ici, probablement, que la diversité des régimes alimentaires atteint son maximum. L'analyse des proies de chaque espèce étant fondamentale

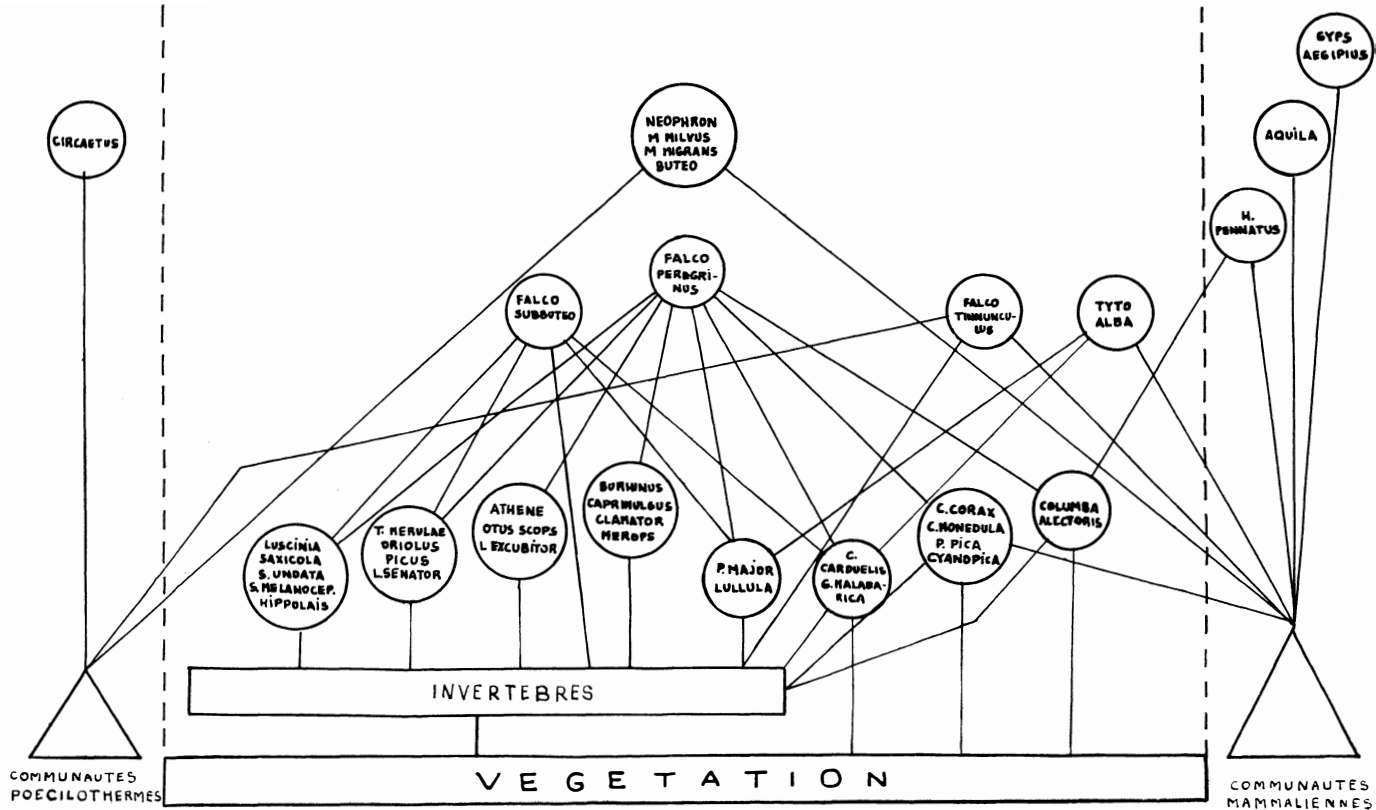


Figure 5. — Structure de la microcommunauté des Oiseaux au Coto Doñana. On voit d'emblée que la plupart des oiseaux prédateurs (11 sur 13) vivent aux dépens des autres microcommunautés.

pour préciser la place de chaque oiseau dans la communauté, nous donnons donc des pourcentages précis pour chaque espèce.

— Les mangeurs d'Oiseaux comptent deux faucons : *Falco peregrinus* (98,5 % sur 89 proies déterminées), et *Falco subbuteo* (6,6 % d'Oiseaux sur 265 proies, le reste — 93,3 % — étant composé d'insectes volants).

— Les mangeurs d'autres animaux sont nombreux : *Aquila heliaca* (75 % environ des proies sont des Lapins de garenne, base de son régime) ; *Hieraaetus pennatus* (Oiseaux, quelques Mammifères et Reptiles, pas de pourcentages relevés) ; *Buteo buteo* (sur 211 proies nous avons : 77 % d'Insectes, 1 % de Batraciens, 7 % de Reptiles, 4 % d'Oiseaux et 11 % de Mammifères) ; *Milvus milvus* (sur 232 proies nous avons : 70,6 % d'Insectes, 10,5 % d'Oiseaux et 18,9 % de Mammifères) ; *Milvus migrans* (sur 316 proies, les Insectes étant exclus, nous avons : 12,6 % de Poissons, 3 % d'Amphibiens, 10,1 % de Reptiles, 34,4 % d'Oiseaux, pour la plupart jeunes, 40,8 % de Mammifères) ; *Circaetus gallicus* (pratiquement 100 % de Reptiles) ; *Falco tinnunculus* (sur 1 288 proies déterminées, 95,7 % sont des Insectes, 2 % des Reptiles, 1 % des Oiseaux et 1 % des Mammifères) ; *Tyto alba*, dont l'alimentation varie beaucoup suivant les couples, se nourrit essentiellement à Doñana de micro-mammifères, de crapauds *Pelobates*, et à un moindre degré d'Oiseaux.

d) L'étage superprédateur ne compte qu'une seule espèce presque exclusivement superprédatrice, à savoir l'ophidiophage *Circaetus*, signalé plus haut, qui mange surtout des *Natrix maura*, *Malpolon* et *Elaphe*, mais aussi beaucoup de lézards *Lacerta lepida*.

e) L'étage nécrophage est représenté par deux grands vautours, *Gyps fulvus* et *Aegypius monachus*, vivant à 100 % aux dépens des cadavres d'Artiodactyles ; ainsi que par un petit vautour au régime mixte, *Neophron percnopterus*, mangeant des proies plus petites.

La structure de la microcommunauté des Oiseaux est donc complète à Doñana, puisqu'elle comporte des phytophages, des insectivores, des prédateurs, des superprédateurs et des nécrophages (*Neophron* est même coprophage, spécialisation trop limitée pour que nous puissions la considérer ici).

Le caractère le plus frappant de la microcommunauté des Oiseaux (Fig. 5) est donc sa dépendance presque absolue vis-à-vis des autres microcommunautés. Il n'y a que deux prédateurs spécialisés dans la chasse d'autres Oiseaux. Ce sont *Falco peregrinus* et *Falco subbuteo*,

encore que ce dernier soit, en grande partie insectivore ! Si les autres microcommunautés venaient à disparaître, la plupart des Oiseaux de proie disparaîtraient aussi et la microcommunauté avienne en serait profondément modifiée. En effet, d'après les pourcentages de proies que nous avons donnés pour Doñana, il y a bien plus de rapaces qui vivent aux dépens des autres microcommunautés qu'aux dépens de celle des Oiseaux : en excluant les insectes nos données se résument ainsi :

— Oiseaux vivant surtout de Reptiles : *Circaetus*, *Falco tinnunculus*.

— Oiseaux vivant surtout d'autres Oiseaux : *Falco peregrinus* et *F. subbuteo*.

— Oiseaux vivant surtout de Mammifères : *Aquila heliaca*, *Hieraaëtus pennatus*, *Buteo*, *Milvus milvus*, *M. migrans*, *Tyto alba*.

— Oiseaux vivant surtout de cadavres de Mammifères : *Gyps*, *Aegypius* et *Neophron*.

Nous pouvons donc conclure que la microcommunauté des Oiseaux se maintient aux dépens des autres microcommunautés.

*Compétition alimentaire au sein de la Communauté des Vertébrés du Coto Doñana* : on a fait remarquer, en analysant la structure des microcommunautés, qu'il n'existe probablement pas de compétition alimentaire entre les espèces qui composent chacune d'entre elles. La question se pose maintenant de savoir si les différentes microcommunautés de Vertébrés entrent en compétition alimentaire entre elles dans notre type d'habitat.

Le groupe le plus abondant est celui des Vertébrés insectivores que nous allons d'abord examiner. Pour faciliter la tâche, ceux-ci seront classés en deux groupes principaux : les insectivores nocturnes et les insectivores diurnes.

Parmi les insectivores nocturnes terrestres, la plus grande partie est composée de Batraciens : *Pelobates* et *Bufo calamita* ayant chacun une niche différente en raison de la taille et de la nature de ses proies. Aucun Reptile, exception faite peut-être de *Blanus* vivant sous terre, n'est nocturne. Parmi les Mammifères, *Suncus*, *Crocidura* et *Erimaceus* peuvent concurrencer les Batraciens, mais nous ignorons leurs niches exactes. Aucun des oiseaux nocturnes qui chassent à terre ne concurrence les Batraciens, mais ils peuvent entrer en compétition avec *Erimaceus*. C'est le cas d'*Athene* et *Burhinus* qui chassent tous deux en terrains relativement ouverts.

Parmi les insectivores nocturnes non terrestres,

certains chassent dans le feuillage (le Batracien *Hyla*), sur les troncs d'arbres (le Gecko *Tarentola*) ou sur les branches d'arbres (le Hibou *Otus scops*). D'autres chassent au vol ; les Chiroptères capturent de petits insectes et l'Engoulevent *Caprimulgus* des insectes de forte taille. Dans cette catégorie, il n'existe donc aucune compétition parmi les espèces appartenant aux différentes micro-communautés.

Parmi les insectivores diurnes, nous constatons d'abord la prépondérance de deux groupes fondamentaux : les Reptiles et les Oiseaux. A l'intérieur de chacune de leurs microcommunautés il n'y a certainement pas de compétition, comme nous l'avons vu, mais il ne fait pas de doute qu'il y en ait effectivement une entre *Lacerta lepida* et *Lanius senator* et *L. excubitor*, et également entre ces deux pies-grièches et *Saxicola torquata* d'une part et les lézards *Psammodromus algirus* et *Acanthodactylus* d'autre part.

Si nous examinons maintenant les prédateurs, en les divisant également en nocturnes et diurnes, nous constatons que parmi les premiers il y a une concurrence certaine entre *Tyto alba* et les petits Mustelidés chasseurs de Rongeurs (et même avec *Genetta* et *Felis*). Parmi les chasseurs diurnes, *Milvus migrans* et *Milvus milvus* concurrencent d'une part les Reptiles (couleuvres), et *Aquila haeliaca*, *Buteo*, et à un certain degré les milans font d'autre part concurrence à la mangouste.

Parmi les Vertébrés phytophages du Coto Doñana, il semble n'exister aucune compétition alimentaire. La concurrence entre *Testudo* et les Arctiodactyles diurnes est en effet nulle dans ce milieu. Les oiseaux granivores diurnes alternent dans le temps avec les Rongeurs nocturnes.

Il semble donc bien que la communauté des Vertébrés terrestres de la garrigue à *Halimium* soit structurée de façon telle que les différentes microcommunautés qui la constituent n'entrent pas en compétition alimentaire entre elles. Une exception est cependant à faire en ce qui concerne les Oiseaux qui donnent l'indéniable impression de concurrencer les Reptiles ou les Mammifères. Cette impression se renforce encore quand on constate que la *microcommunauté des Oiseaux semble compléter les microcommunautés des Reptiles et des Mammifères*. En effet, le superprédateur qu'est *Circaetus gallicus* « couronne » en quelque sorte la Reptocoenose, comme les vautours nécrophages *Gyps fulvus* et *Aegypius monachus* « coiffent » la Mastocoenose. Les niches laissées vides par les Vertébrés terrestres incapables de voler sont donc

occupées par les Oiseaux. Ceci ne paraît pas être un cas particulier ; notre expérience d'autres communautés nous conduit à penser qu'il s'agit au contraire d'un fait assez général. Etant donné la facilité avec laquelle les Oiseaux peuvent explorer le milieu et y découvrir les niches laissées vacantes dans les diverses communautés, on a l'impression qu'ils constituent le groupe le plus compétitif parmi les Vertébrés.

En *conclusion*, on peut donc dire que la communauté des Vertébrés terrestres du Coto Doñana est constituée par la juxtaposition de microcommunautés d'Amphibiens, de Reptiles et de Mammifères, toutes trois à peu près indépendantes les unes des autres, auxquelles s'ajoutent la microcommunauté des Oiseaux qui a occupé les niches vacantes.

Dans quelle mesure ce phénomène est-il général ou, au contraire, particulier à la garrigue méditerranéenne ? Il nous est encore impossible de le dire. Tout ce que nous pouvons avancer, c'est qu'il semble exister une structuration similaire dans les communautés de Vertébrés des forêts caducifoliées d'Europe occidentale et du désert saharien dont nous avons une connaissance personnelle. Dans la toundra et la taïga où il n'y a pas ou peu de Reptiles, il est également certain que la microcommunauté des Mammifères est indépendante. Il reste à vérifier l'existence d'un phénomène analogue dans les communautés de Vertébrés des prairies, steppes, savanes et forêts tropicales.

\*\*

#### *Rapports entre la taille des prédateurs et celle des proies, cénogrammes*

C'est un fait d'observation générale que les Vertébrés prédateurs attaquent des animaux proportionnés à leur taille, et généralement plus petits qu'eux. La mortalité qu'ils provoquent est un facteur important de sélection naturelle. Dans une microcommunauté indépendante ce processus de sélection par prédation s'effectue donc à l'intérieur de la communauté elle-même et il doit être possible d'en étudier les conséquences sur la morphologie et le comportement des membres de la microcommunauté.

C'est ce que nous avons essayé de faire sur les Mammifères du Coto Doñana dont nous avons comparé les tailles (\*) en fonction de leurs genres de vie et de leurs

---

(1) Il s'agit toujours de la taille de la tête et du corps ; les chiffres représentent les moyennes des valeurs données par VAN DEN BRINK, 1957.



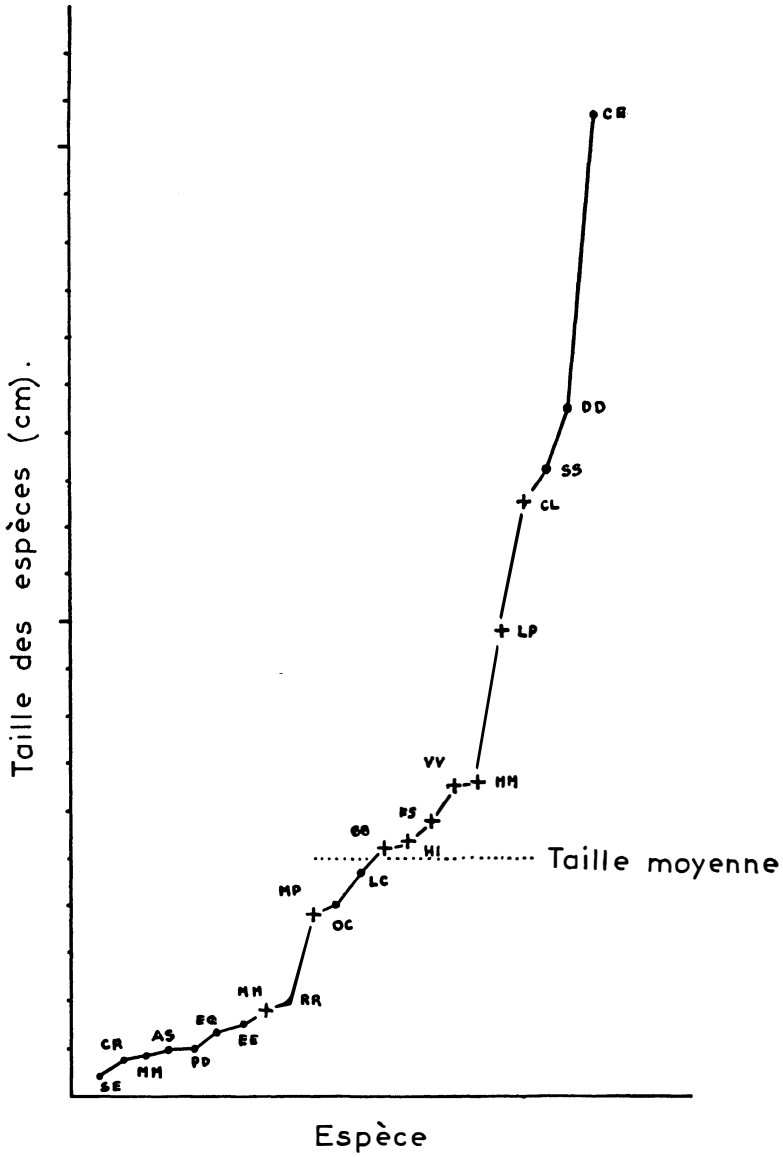


Figure 6. — Les Mammifères du Coto Doñana classés par ordre croissant de taille. Les lettres indiquent les initiales des noms de genre et d'espèce (SE = *Suncus etruscus*, par exemple). Les espèces prédatrices ont été représentées par une croix et les espèces-proies par un point. On voit que la plupart des prédateurs se situent dans la zone moyenne de la courbe.

rôles dans la microcommunauté mammalienne. Sur le graphique de la figure 6 nous avons ainsi réparti, par ordre croissant de taille, de la gauche vers la droite, chacune des espèces habitant le Coto Doñana — en représentant par une croix les Mammifères prédateurs et par un point les Mammifères proies, c'est-à-dire ceux ayant un régime insectivore ou un régime phytophage. En joignant croix et points par une ligne nous obtenons une courbe fortement ascendante.

Immédiatement il apparaît ainsi que les prédateurs se trouvent pour la plupart situés vers le milieu de la courbe, généralement un peu au-dessus de la taille moyenne de l'ensemble des membres de la mastocoenose. Les Insectivores (au sens taxonomique du terme) et les Rongeurs se groupent tous au bas de la courbe et les Artiodactyles vers le haut.

Pour mieux préciser les rapports de prédation existant entre les membres de la microcommunauté des Mammifères du Coto Doñana, construisons maintenant une autre courbe en répartissant les espèces dans les trois groupes trophiques principaux (insectivores, prédateurs et phytophages) et en disposant chacun de ces groupes à la place qui lui correspond dans la structure normale d'une communauté : les insectivores au-dessus des insectes, les phytophages au-dessus de la végétation et les prédateurs en haut, au-dessus de leurs proies habituelles. Dans chaque groupe trophique les espèces sont classées par ordre croissant de taille, comme dans la figure précédente. Nous obtenons ainsi la figure 7.

Un examen détaillé de ce graphique fait rapidement apparaître quatre faits :

a) Les grands prédateurs (le Loup et le Lynx quand il s'attaque au Cerf) recherchent des proies plus grandes qu'eux.

b) Les prédateurs moyens mangent en général des proies plus petites qu'eux. A Doñana, leur prédation est centrée sur le Lapin de garenne (O sur le graphique).

c) Les petits prédateurs s'en prennent à des proies de petite taille : *Mustela minuta* attaque les *Apodemus*, *Mus*, etc.

d) Les espèces-proies les plus petites (insectivores et phytophages) sont aussi les moins spécialisées dans leur structure ; c'est le cas de *Suncus*, *Crocidura*, *Mus* et *Apodemus*. Tous les Mammifères insectivores et phytophages de taille supérieure sont plus ou moins adaptés de façon à échapper aux prédateurs : le Hérisson a ses piquants, *Pitymys* est endogé, *Eliomys* et *Rattus rattus*

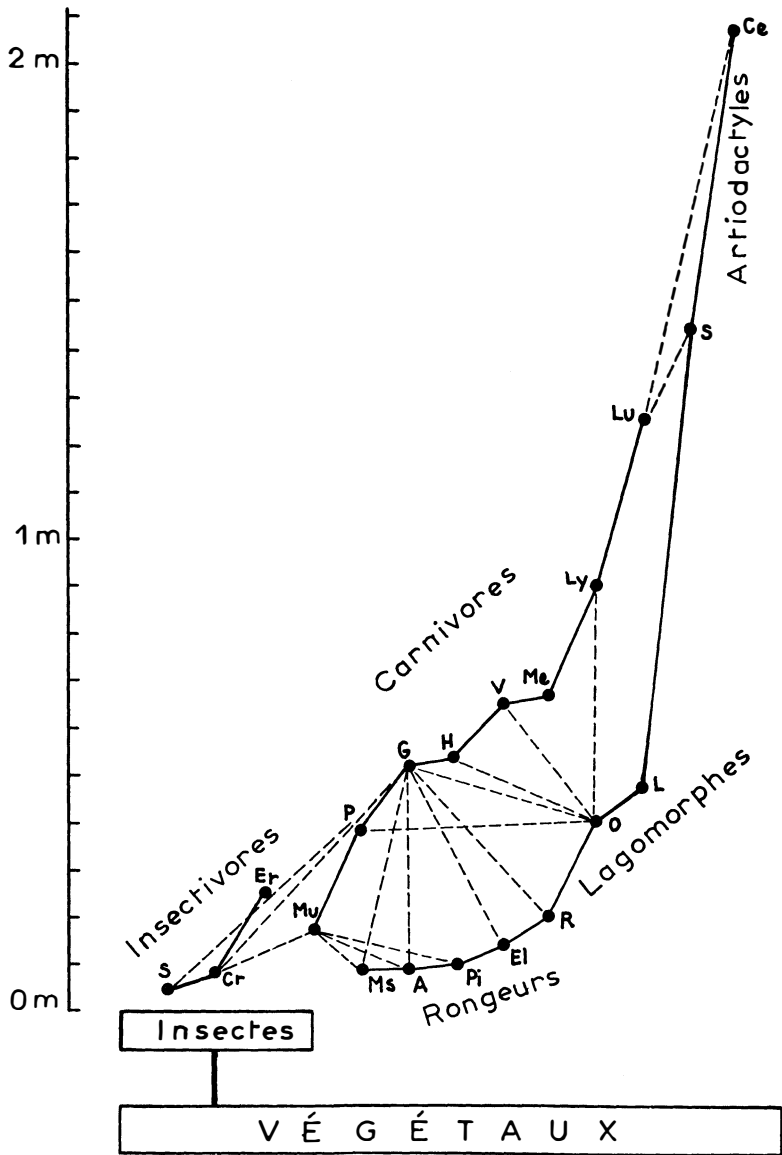


Figure 7. — Les Mammifères du Coto Doñana classés par ordre croissant de taille, par groupe trophique et en fonction de leur place dans la mastocoenose. Les tirets unissent les prédateurs à leurs proies.

sont largement arboricoles (dans cette région), le Sanglier possède de redoutables défenses. Quant au Lapin, au Lièvre et au Cerf, leurs adaptations à la course sont leur meilleur moyen d'échapper à leurs ennemis.

Tout se passe donc en définitive comme si les prédateurs (de taille moyenne) exerçaient une pression de prédation favorisant chez leurs proies l'acquisition de tailles supérieure ou inférieure à la leur. A l'exception des plus petites, celles-ci ne pourraient en définitive survivre que grâce à des adaptations défensives variées.

Là encore, on peut se demander si une telle conclusion n'est valable que pour la communauté des Vertébrés du Coto Doñana, ou si elle a, au contraire, une valeur plus générale. Pour vérifier ce point nous avons donc étudié les rapports entre la taille et le régime chez l'ensemble des Mammifères d'Europe et d'Amérique du Nord.

*Cénogrammes des Mammifères d'Europe et d'Amérique du Nord.* — Nous appellerons *cénogrammes* (\*) les lignes obtenues en disposant par ordre croissant de taille les espèces d'une communauté, classées par groupes trophiques, suivant le principe de la figure 7. Nous aurons ainsi un moyen d'exprimer graphiquement le rapport des tailles entre prédateurs et proies.

Pour élargir l'analyse à l'ensemble de plusieurs communautés, nous allons prendre séparément la totalité de la faune Européenne et la totalité de celle d'Amérique du Nord. Ces continents renferment plusieurs biomes (Toundra, Taïga, Forêts tempérées, Steppes ou Prairies, Garrigue méditerranéenne) abritant chacun leur communauté propre ; on peut s'attendre à ce que les courbes correspondant à cet ensemble reflètent la forme des courbes de chacune des communautés qui les composent. Les biomes de chaque région sont les mêmes (l'Amérique du Nord a cependant un désert qui est absent en Europe) et leurs Vertébrés sont très semblables, possédant même beaucoup de genres communs. Leur faune est donc partie de la même base et a évolué dans le contexte d'environnements homologues. Nous verrons plus loin que, *cénogrammiquement*, elles se sont comportées de la même façon.

Nous avons exclu de cette analyse les animaux pure-

---

(1) L'origine du mot *cénogramme* est tirée des mots grecs : κοινός « qui est en communauté avec » et γραφω « j'écris ». Un *cénogramme* est donc le graphique d'une communauté. Quand, dans cette communauté représentée graphiquement, les différents groupes trophiques sont rangés rationnellement, la structuration trophique de la communauté dans son ensemble apparaît immédiatement.

ment marins et les Chiroptères. Le cénogramme européen (figure 8) a été élaboré à partir des tailles moyennes données par VAN DEN BRINK et exprimées en centimètres, le cénogramme nord américain (figure 9) à partir des mesures de BURT et GROSSENHEIDER (1959) et exprimées en pouces, cela afin d'éviter les erreurs de conversion de ce système imprécis et archaïque. Les données concernant les Artiodactyles ont été empruntées à ANTHONY (1928).

Le cénogramme européen (figure 8) comprend 103 espèces, divisées en quatre courbes, une pour les insectivores (qui ne comprend que le seul ordre des Insectivora), une autre pour les prédateurs (Carnivora), et deux pour les phytophages (une pour les Rodentia et Lagomorpha, et une autre pour les Artiodactyla). La taille moyenne de chaque groupe est matérialisée par une ligne à tirets horizontale.

Le cénogramme nord américain comprend 254 espèces, et pour faciliter le dessin, on y a divisé les phytophages de petite taille en plusieurs lignes, chacune comprenant généralement plusieurs familles de Rodentia ; les insectivores et les prédateurs ont aussi leurs lignes propres. Pour permettre leur identification, les diverses lignes sont signalées par les lettres suivantes :

- AA — Prédateurs, comprenant les Carnivora et deux Marsupialia (*Didelphis*).
- BB — Rodentia, Geomyidae.
- CC — Rodentia, Sciuridae.
- DD — Rodentia, Zapodidae.
- EE — Rodentia, Cricetidae et Micropodidae, suivis des Aplodontidae, Erethizontidae, Capromyidae et Castoridae. Cette courbe est suivie par celle des Artiodactyla, commençant avec *Pecari angulatus*.
- FF — Rodentia, Heteromyidae, suivis par les Lagomorpha.
- GG — Insectivores, Insectivora suivis par les Xenarthra.
- HH — Artiodactyla.

Pour permettre l'identification des espèces, chaque point ou signe les représentant est accompagné des deux premières lettres de son nom scientifique (nom de genre et nom d'espèce). Ainsi, sur le cénogramme européen, à la ligne des prédateurs, nous avons de bas en haut et de gauche à droite : *MM* (*Mustela minuta*), *MV* (*Mustela vulgaris*), *ME* (*Mustela erminea*), *VP* (*Vormela peregusna*), etc... Pour certaines espèces, les symboles autres que des points seront expliqués plus loin.

L'examen de ces courbes nous suggère les remarques suivantes :

a) *La taille des espèces n'est pas répartie au hasard.* Les courbes cénogrammiques ont une même forme caractéristique (1). Cela signifie qu'il y a beaucoup plus de petites espèces que de moyennes, et plus de moyennes que de grandes. Si l'on acceptait la loi de DEPERET ou celle de COPE sur la croissance phylogénétique des tailles des phyla, on devrait s'attendre à voir le contraire, car nos groupes sont très anciens (Insectivora, Rodentia, Artiodactyla !) et ils auraient dû atteindre une forte taille. Quelque chose empêche donc, à l'échelle géologique, les espèces de grandir.

Pour vérifier que le hasard ne donne jamais une courbe de ce type, nous avons fait la petite expérience suivante : nous avons éparpillé sur un papier millimétré des grains de sable que l'on dispersait ensuite d'un coup de doigt. Il en résultait une distribution plus ou moins régulière. En prenant les hauteurs de l'axe horizontal de chaque grain et en disposant ces hauteurs par ordre croissant, nous avons obtenu une ligne droite allant du bord inférieur gauche du carré au bord supérieur droit. Rien de semblable ne s'observe dans les courbes cénogrammiques.

b) *Les prédateurs occupent les tailles moyennes.* Le fait observé sur la microcommunauté de Doñana se révèle général. Sur le cénogramme européen, nous constatons qu'entre les tailles de 30 et 100 cm il y a seulement 8 espèces de phytophages et aucun insectivore, alors qu'entre ces mêmes tailles, il y a 16 prédateurs. Au deça et au delà de ces tailles, les animaux-proies dépassent les prédateurs par 54 contre 3 dans la zone inférieure et par 13 contre 3 dans la zone supérieure. Sur le cénogramme d'Amérique du Nord, on constate qu'entre 24 et 50 pouces, il y a 15 espèces prédatrices et seulement 4 espèces-proies, alors qu'au delà de ces tailles nous avons la proportion de 16 prédateurs contre 216 non-prédateurs dans la zone inférieure et de 5 prédateurs contre 12 proies dans la zone supérieure. *Les prédateurs ont donc déplacé les insectivores et les phytophages des tailles moyennes pour prendre une position centrale.*

Mais on peut encore remarquer que les espèces-proies qui n'atteignent pas la taille moyenne des prédateurs sont précisément celles qui sont recherchées par les Carnivores

---

(1) Les cénogrammes que nous avons faits de la toundra, des steppes, de la garrigue méditerranéenne, etc... et des savanes d'Afrique montrent toujours le même type de courbe.

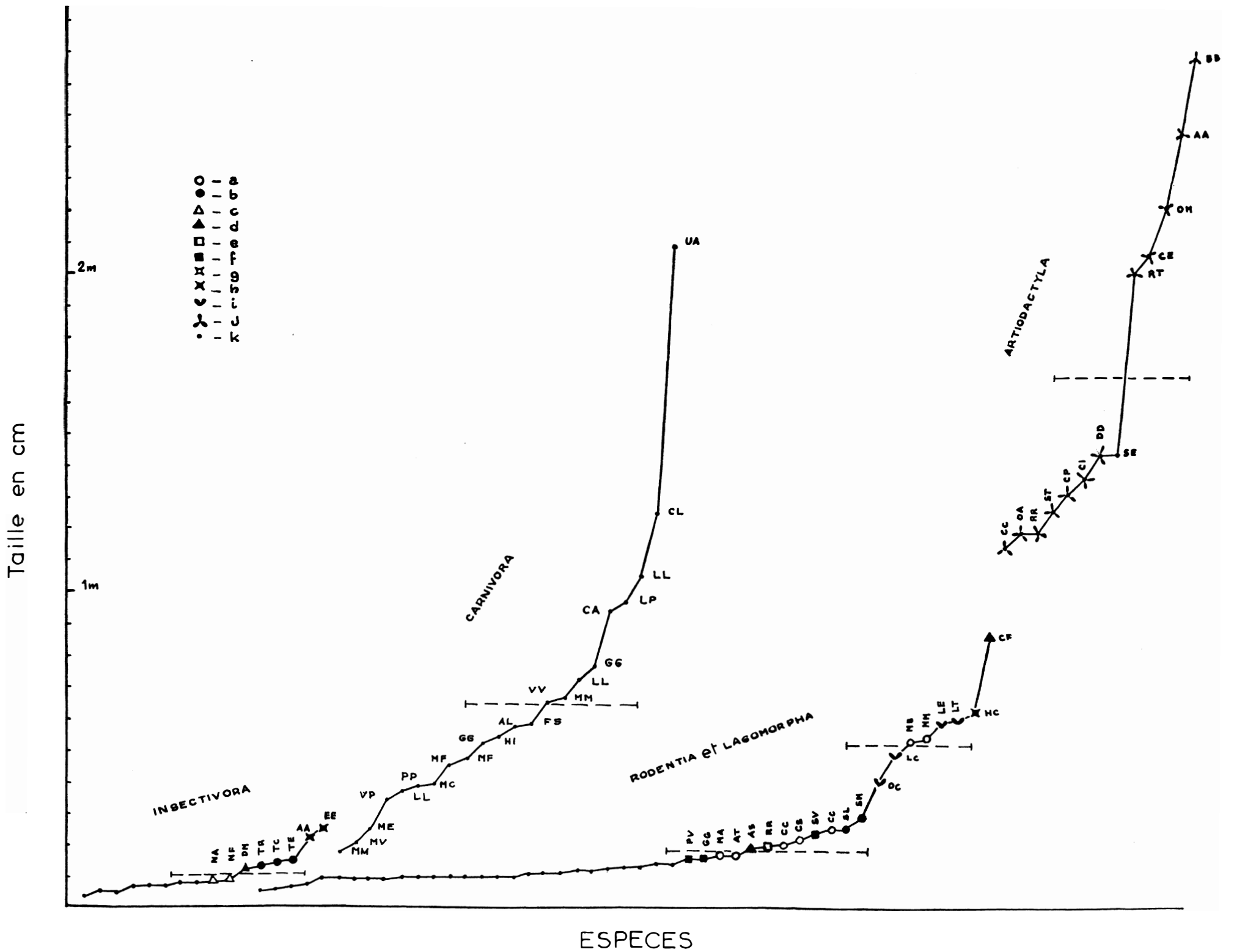


Figure 8. — Cénogramme des Mammifères terrestres européens. Les espèces sont disposées par groupes trophiques et par ordre croissant de taille. Les lignes tiretées indiquent la taille moyenne de chaque ordre. Les adaptations défensives des animaux-proies à régime phytophage et insectivore sont indiquées par des symboles particuliers dont voici les clés : a, mœurs semi-endogées ; b, mœurs

endogées ; c, mœurs semi-aquatiques ; d, mœurs aquatiques ; e, mœurs semi-arboricoles ; f, mœurs arboricoles ; g, animaux possédant du venin ; h, animaux armés de piquants ou d'une cuirasse ; i, coureurs de type lagomorphe ; j, coureurs de type Ongulé ; k, animal de type « généralisé », sans adaptations particulières.

de taille moyenne et petite, c'est-à-dire qui subissent une pression de prédation du haut vers le bas, alors que les grands phytophages, situés au-dessus de la taille moyenne des prédateurs, sont les espèces poursuivies par les grands Carnivores ; ils subissent donc une pression de prédation (que nous appellerons prédopression) de bas en haut !

Peut-on penser que les prédateurs, grâce à l'acquisition de tailles moyennes, exercent des pressions de prédation en faveur des petites et des grandes tailles chez leurs proies et que ces pressions sont responsables de la forme des courbes ? Ce fait aurait un intérêt évolutif exceptionnel.

c) *Chez les espèces-proies de taille inférieure à la moyenne de celle des prédateurs, les adaptations défensives sont proportionnelles à la taille de ces espèces.* Chez les Mammifères terrestres (non marins) les moyens pour échapper à la poursuite des prédateurs sont toujours les mêmes : ou bien ces animaux adoptent une vie endogée, aquatique ou arboricole, ou bien encore ils développent leur aptitude à la course, à moins qu'ils ne se protègent par des piquants, des « boucliers » ou des glandes venimeuses. Enfin, quelques-uns volent, tels les Chiroptères, volontairement exclus de cette étude.

Chacune de ces adaptations a été représentée dans les cénogrammes ci-joints par un signe conventionnel dont la clef est indiquée sur la figure 8. Nous avons aussi représenté dans ces figures la taille moyenne des Insectivores, des Rongeurs et des Artiodactyles. On remarque alors que pratiquement *toutes les espèces qui dépassent la taille moyenne de leur groupe sont adaptées défensivement* par l'un quelconque des moyens que nous avons indiqué.

Dans le cénogramme européen, nous observons en effet que parmi les insectivores (Insectivora) et les phytophages (Rodentia et Lagomorpha) de taille supérieure aux moyennes respectives de 12 et 18 cm pour chaque groupe, nous trouvons quelques-unes de ces caractéristiques :

— Sont en effet endogés : *Talpa europaea*, *T. romana*, *T. caeca*, les deux *Spalax*, ou semi-endogés : *Mesocricetus auratus*, *Arvicola terrestris*, les deux *Citellus*, *Criceetus cricetus* et les deux *Marmota*.

— Sont aquatiques : *Desmana pyrenaica*, *Castor fiber*, ou partiellement aquatiques : les deux *Neomys*, *Arvicola sapidus*.

— Sont arboricoles : *Sciurus vulgaris*, *Pteromiscus volans*, ou partiellement arboricoles : *R. rattus*, *Glis glis*.



— Sont protégés par des piquants : *Erimaceus europaeus*, *Aethechinus algirus*, *Hystrix cristata*.

— Sont de bons coureurs : *Oryctolagus*, *Lepus*.

Quelques-unes des espèces bénéficient même de deux de ces adaptations défensives : le Porc Epic (*Hystrix*) par exemple a des piquants et il est aussi semi-endogé ; *Oryctolagus* est également semi-endogé et coureur.

Dans le cénogramme nord américain on remarque les mêmes adaptations chez les espèces qui dépassent la taille moyenne de leur groupe. De fait :

— Sont endogés : tous les Talpidae (*Condylura*, *Scalopus*, *Parascalops* et *Scapanus*) et tous les Geomyidae (*Thomomys*, *Geomys* et *Cratogeomys*). Sont semi-endogés : tous les Sciuridae du groupe formé par les *Marmota*, *Cynomys*, *Citellus* et *Eutamias*. Ces derniers sont aussi partiellement arboricoles.

— Sont totalement aquatiques : *Castor*, *Myocastor*, *Ondatra*, *Neofiber*, *Oryzomys*, ou en partie : *Neurotrichus*, quelques *Sorex* et les deux *Sigmodon*.

— Sont totalement arboricoles : tous les *Sciurus* et *Tamiasciurus* ; les deux *Glaucomys*, ou en partie : *Neotoma*.

— Sont protégés par des boucliers : *Dasyptes novemcinctus* ; par des piquants : *Erethizon dorsatum* ou sont venimeux : *Blarina brevicauda*.

— Sont de bons coureurs : *Sylvilagus* et *Lepus*.

Il n'y a en Amérique du Nord que deux espèces de taille assez grande qui ne possèdent aucune adaptation morphologique les aidant à échapper aux prédateurs. Il s'agit de *Ochotona princeps*, Lagomorphe indifférencié, menant une vie semblable à celle des Marmottes, et *Aplodontia rufa*, très endogé. Il est possible que ces espèces eussent pu être considérées comme endogées sur notre graphique, mais notre connaissance de la faune d'Amérique du Nord est trop imparfaite pour en juger. Il s'agit en tous cas de types très primitifs de Lagomorpha et de Rodentia, et *Aplodontia* est en partie aquatique.

d) *Les espèces morphologiquement indifférenciées, non adaptées pour échapper aux prédateurs, sont toutes de petite taille.* Nous avons en effet en Europe quelques espèces de ce type ; elles sont toujours au-dessous de la taille moyenne de leur groupe. Parmi les Insectivora, citons *Suncus*, *Sorex* et *Crocidura*, et parmi les Rodentia, *Mus*, *Apodemus* et *Microtus*. Les *Pitymys* sont cependant adaptés défensivement puisqu'ils sont endogés, mais ils atteignent une taille légèrement supérieure à celle des espèces non endogées. En Amérique du Nord, on observe le même phénomène.

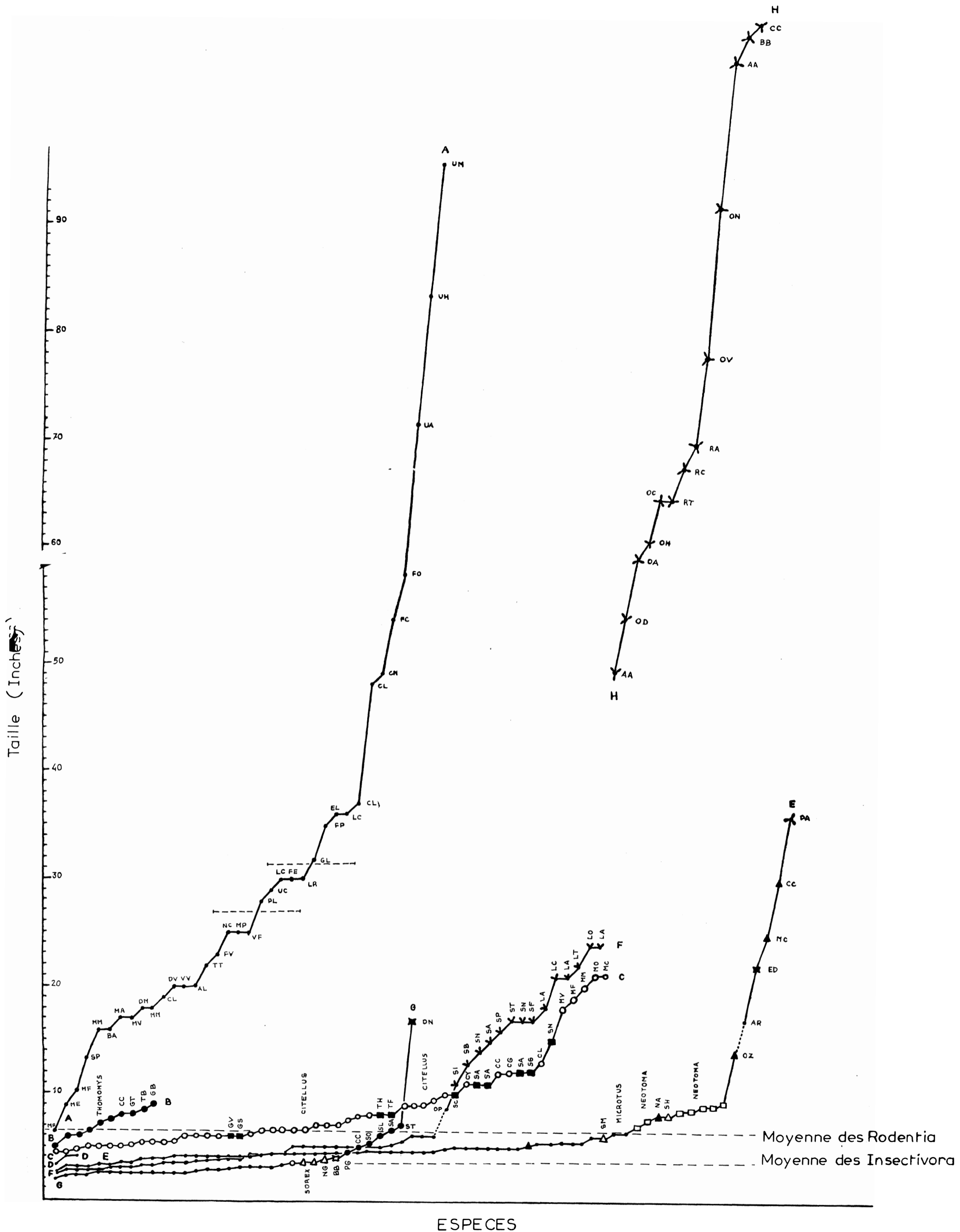


Figure 9. — Cénogramme des Mammifères terrestres nord-américains. Les symboles employés sont les mêmes que ceux utilisés dans la figure 8. On notera que deux moyennes différentes sont mentionnées pour les prédateurs : dans l'une les ours ont été inclus et

e) *Les espèces-proies de grande taille (toujours des phytophages) sont également adaptées pour échapper à leurs prédateurs.* Les moyens de fuite des grands Mammifères sont moins variés, mais aussi efficaces, que ceux des « Micro » et « Mésomammifères ». Nous trouvons dans nos cénogrammes :

— Des bons coureurs : *Capreolus* et *Saiga* en Europe ; *Antilocapra* en Amérique du Nord.

— Des animaux rupicoles : *Ovis musimon*, *Capra aegragus*, *C. pyrenaica*, *C. ibex* et *Rupicapra* en Europe ; *Ovis canadensis*, *O. dalli* et *Oreamnus americanus* en Amérique du Nord.

— Des animaux coureurs fortement armés (*Pecari*, *Sus*, *Dama*, *Cervus*, *Rangifer*, *Odocoileus*, *Ovibos*).

— Des animaux de très forte taille (*Alces*, *Bison*).

La taille par elle-même semble jouer ici un rôle important, soit en permettant aux coureurs de faire de grandes foulées, soit en donnant aux combattants le bénéfice d'une masse corporelle imposante. Un fait significatif semble éclaircir l'importance de la taille limite : une masse trop importante pose des problèmes mécaniques (croissance au cube du volume du corps et au carré de la surface de la section des pattes) que les animaux semblent éviter. Écartés des tailles moyennes par les prédateurs (prédoppression de bas en haut), les phytophages ont acquis des tailles qui, sur le cénogramme, se groupent au voisinage de celles des prédateurs. En Europe (figure 8), il y a 8 phytophages de taille comprise entre 120 et 150 cm alors qu'il n'y en a que 5 qui sont plus grands. En Amérique du Nord (figure 9), 8 espèces tournent autour de 50 et 75 pouces, alors que 6 seulement dépassent ce dernier chiffre (1).

En Europe et en Amérique du Nord, il semble que l'habitat rupestre permette une réduction de la taille. Les avantages que les Mammifères rupicoles en tirent pour la fuite sont mis en évidence par le fait que leurs descendants adaptés à la plaine par domestication (Brebis) sont une proie convoitée par nos grands carnassiers. Sans la protection humaine, ils ne pourraient survivre. De petits Mammifères phytophages coureurs existent cependant dans le sous-bois des forêts équatoriales qui rend leur

---

(1) Dans les cénogrammes africains, les grands Mammifères phytophages se concentrent en trois points de la courbe cénogrammique : les coureurs et les sauteurs sont à l'étage inférieur, juste au-dessus des prédateurs ; les formes massives encore coureuses sont à un niveau moyen, et les espèces de très grande taille en haut. Ces dernières ont atteint un tel volume qu'elles n'ont rien à craindre des prédateurs, au moins actuellement (Eléphant, Rhinocéros, Hippopotame).

détection difficile aux prédateurs ; quelques-unes de ces formes sont assez primitives (Tragulidae, Madoquinae, Raphicerinae, Cephalophinae).

*Interprétation des courbes cénogrammiques.* — En résumant les paragraphes précédents, on peut faire les constatations suivantes :

a) Quelque chose empêche les petits Mammifères insectivores et phytophages de grandir, bien qu'en vertu de la loi de DEPERET, l'augmentation de taille doive être de règle.

b) Les Mammifères prédateurs occupent les étages moyens des courbes cénogrammiques ; ils ont écarté les espèces-proies de ces niveaux et exercent une pression vers le haut et vers le bas.

L'exclusion des Mammifères-proies du domaine des tailles moyennes arrive à être totale pour les Mammifères purement terrestres. Dans le cénogramme européen, entre les 62,5 cm de *Hystrix cristata* et les 115 cm de *Capreolus*, il y a toute une région où le seul phytophage qui subsiste est purement aquatique (*Castor*). Dans le cénogramme américain, entre les 24 pouces de *Lepus arcticus* et les 36 pouces de *Pecari angulatus*, il n'y a pas non plus de phytophage terrestre — les seuls qui existent, *Myocastor coypus* et *Castor canadensis*, étant aussi aquatiques. C'est cette région où les Mammifères-proies non aquatiques n'existent pas, et qui sépare les Rongeurs des Artiodactyles, que nous appellerons « zone de prédation totale ».

Il est indubitable qu'en Europe et en Amérique du Nord, les Mammifères-proies de mœurs aquatiques, endogées ou arboricoles, ou bien ceux qui sont protégés par des piquants, des boucliers ou du venin, atteignent une taille supérieure à celle des espèces qui ne possèdent pas ces adaptations. La valeur de chacune de ces dernières semble être différente et dans beaucoup de cas, l'adaptation morphologique semble limitée par des facteurs du milieu. C'est l'aptitude à la course qui permet les tailles les plus grandes alors que les mœurs aquatiques, semi-endogées et endogées ne s'accroissent, respectivement et par ordre décroissant, que de tailles moyennes. La taille des Mammifères purement endogés est très vite limitée par leur genre de vie ; c'est ainsi que les Talpidae ne dépassent pas 14,5 cm en Europe et 18 cm en Amérique du Nord.

On peut donc supposer que si les Mammifères en général tendent effectivement à augmenter de taille au cours de leur évolution (les avantages d'une taille plus forte ont été examinés par Rensch, 1959) les petites espèces-proies ne peuvent le faire du fait de la pression

qu'exercent sur elles les prédateurs. Par contre, les grandes espèces-proies augmentent de taille pour échapper à la prédoppression.

Nous mesurons ainsi mieux l'énorme importance des Mammifères prédateurs dans une microcommunauté mammalienne. Ils *sélectionnent* les espèces qui peuvent vivre avec eux dans la microcommunauté, en éliminant toutes celles qui ne se défendent pas d'une façon ou d'une autre. Etant donné que la sélection est un facteur fondamental en évolution, on est obligé de penser que les prédateurs ont même *dirigé* l'évolution des espèces-proies. Une telle idée a tant de conséquences qu'elle mérite une analyse immédiate pour lui chercher une explication logique.

*L'indice d'appétence.* — Les animaux sont physiologiquement des machines qui dépendent de l'énergie. Chez les homéothermes cette énergie est fournie par la nourriture (les poikilothermes profitant aussi un peu de l'énergie solaire pour élever leur température interne).

La nourriture d'un prédateur est l'espèce-proie et l'énergie qu'il en obtient est proportionnelle à la masse (donc à la taille) de celle-ci. Mais pour capturer leur proie, les prédateurs exécutent des mouvements qui exigent une certaine dépense énergétique. Ils doivent donc retirer de leur proie *au moins* autant d'énergie qu'ils en ont dépensé pour la capturer et ce minimum d'énergie est bien entendu insuffisant pour leur permettre de vivre et de se reproduire. L'énergie tirée des aliments doit en effet couvrir les dépenses énergétiques nécessitées par toute une gamme d'activités diverses : maintien du métabolisme de base, croissance, renouvellement constant des tissus, activités quotidiennes telles que la chasse et les déplacements, et enfin les activités de reproduction. L'énergie fournie par la proie doit donc être suffisante pour assurer la totalité de ces dépenses.

Il en découle que les rapports entre prédateurs et proies dépendent finalement des rapports existant entre l'énergie dépensée par le prédateur pour capturer sa proie et l'énergie fournie par cette dernière. Ceci peut s'exprimer par :

$$\text{l'Indice d'appétence} = \frac{\text{Energie obtenue en mangeant la proie}}{\text{Energie dépensée pour la capturer}}$$

La formule se complique dès l'instant où nous observons que :

— L'énergie obtenue est proportionnelle à la masse mais aussi à la qualité de la proie (ceci est très important pour les phytophages qui mangent des herbes ou des fruits à faible valeur énergétique).

— L'énergie de capture est dépensée pour rechercher tout autant (ou plus) que pour capturer la proie.

— La dépense énergétique de capture dépend également de la rareté de la proie et de la densité de ses populations.

Dans nos considérations sur la prédation l'indice d'appétence signifie simplement que plus l'animal est gros (fournissant donc plus d'énergie) plus il sera recherché par les prédateurs et plus forte sera sa mortalité, donc la sélection dont il sera l'objet. Plus rapide, en conséquence, devrait être son évolution. En augmentant de taille, les espèces-proies tendent donc à améliorer leur indice d'appétence en le diminuant. Devenir plus petit, fuir à grande vitesse, grimper dans les arbres, s'enfoncer dans le sol ou se jeter à l'eau — comme se protéger par des piquants, des boucliers ou de venin — tout cela constitue également autant de moyens qui exigent du prédateur une dépense énergétique qui risque de devenir plus grande que le nombre de calories qu'il peut tirer de sa proie. Ces adaptations se manifestent chaque jour à nos yeux au sein des microcommunautés.

*Les chances de survie d'une espèce au sein d'une communauté sont donc inversement proportionnelles à la valeur de son indice d'appétence. La sélection naturelle à laquelle est soumise une espèce-proie est directement proportionnelle à son indice d'appétence.*

Nous sommes ici, à notre avis, en présence d'un problème que DARWIN avait soupçonné sans le formuler explicitement. Des faits apparemment aussi éloignés de la notion d'indice d'appétence que l'homochromie et le mimétisme peuvent aussi être considérés sous ce nouvel angle, car ils ont en réalité un rapport étroit avec la densité de la proie. L'homochromie, en permettant à beaucoup d'individus d'échapper aux prédateurs en quête de nourriture, donne l'impression que la densité de l'espèce est faible. Le prédateur doit donc, pour trouver sa proie, parcourir beaucoup plus de terrain, ce qui suppose donc une dépense énergétique supérieure, et l'indice d'appétence de l'espèce s'en trouve automatiquement amélioré. L'homochromie est ainsi devenue une adaptation presque générale dans certains groupes.

*Vérification de l'hypothèse de l'indice d'appétence.*

— Si l'on se réfère à nos cénogrammes, deux aspects significatifs de la courbe des prédateurs semblent vérifier cette hypothèse. Cette courbe est toujours de forme typique, probablement par l'effet de la prédation inter-spécifique. Mais dans l'allure même de la courbe,

on peut observer deux anomalies : (a) une inflexion vers le bas dans la zone inférieure de la courbe, et (b) un allongement vers le haut dans sa région supérieure.

L'inflexion (a) correspond à des prédateurs qui se sont spécialisés dans la chasse des micromammifères, lesquels peuvent se cacher dans des trous ou des terriers (*Mustela minuta*, *M. nivalis* et *M. erminea* en Europe ; *Mustela viscosa*, *M. frenata* et *M. erminea* en Amérique du Nord). La déviation vers le bas de la taille de ces prédateurs doit donc traduire, grâce à la diminution de taille, une aptitude à la poursuite des Rodentia et des Insectivora qui ont eux-mêmes réduit leur taille pour acquérir un indice d'appétence plus petit. Cette diminution de taille des prédateurs suit en effet de près la courbe, beaucoup plus aplatie, de leurs proies, et cela est très visible sur le cénoGramme nord américain (figure 9).

L'allongement (b) dans la partie supérieure de la courbe des prédateurs correspond à deux types de carnassiers : ceux qui mangent des proies plus grandes qu'eux-mêmes (*Canis lupus*, *C. niger*, *Felis concolor* et *F. onca*) et les Ours, ces derniers pouvant être à la rigueur exclus puisqu'ils sont de médiocres prédateurs. L'augmentation de taille des *Canis* et *Felis* peut au contraire être considérée comme la conséquence d'une adaptation à la chasse aux Artiodactyles, ceux-ci cherchant de leur côté à éviter la prédation par l'augmentation de leur taille.

*Effets de la prédation sur d'autres communautés que celle des Mammifères.* — Si l'indépendance des microcommunautés de Vertébrés est un fait certain au Coto Doñana — et probablement général à l'heure actuelle — il n'en reste pas moins vrai que ce qui persiste des microcommunautés d'Amphibiens et de Reptiles n'est que le reliquat d'anciennes microcommunautés qui ont eu à faire face, au cours de leur évolution, à la compétition des Mammifères. La taille des Reptiles actuels semble bien le prouver. En effet, les seules espèces vivantes qui dépassent un mètre appartiennent à l'un des groupes suivants :

a) Reptiles marins (Tortues marines) ou dulcaquicoles (Crocodiles, *Varanus salvator*, *V. niloticus*, *Basiliscus*, *Amblyrhynchus*, *Hydrosaurus*, etc...)

b) Reptiles insulaires (*Iguana*, *Cyclura*, *Conolophus*, *Brachilopus*, *Varanus komodoensis*, etc...)

c) Reptiles vivant dans les déserts (*Varanus griseus*, *Varanus* d'Australie).

d) Reptiles à leur tour prédateurs ou fortement venimeux.

La plupart des grands Reptiles appartiennent à deux de ces groupes, où l'on trouve encore la plupart des espèces « géantes » de chaque famille ainsi que les espèces phytophages (davantage convoitées en raison de leur alimentation à chaîne réduite, comme on le verra par la suite).

Les Oiseaux, qui entrent en compétition avec les Mammifères terrestres, ont échappé à la prédation du fait de leur aptitude au vol. Preuve en est qu'ils ont été incapables de retourner à terre pour occuper une place dans une communauté normale. Les seuls oiseaux actuels qui ne volent pas appartiennent en effet à l'un des groupes suivants :

a) Grands coureurs, d'énorme taille (Struthionidés, Rhéidés, Casuariidés).

b) Oiseaux vivant (ou ayant vécu, car beaucoup d'espèces ont été récemment exterminées), soit dans des îles isolées (Apterigyidae, Rallidae et Columbiformes des îles de l'hémisphère austral, étudiés par MILNE-EDWARDS), soit dans des régions polaires dépourvues de Mammifères prédateurs (Sphénisciformes).

Tout semble indiquer que le maintien dans les îles de formes anciennes, pourvues d'un indice d'appétence énorme, n'est qu'une preuve du manque de maturité des communautés où vivent ces espèces relictées ou secondairement dégénérées.

Nous ne pouvons, dans cette première esquisse, nous étendre sur l'évolution cénogrammique active des communautés. Disons seulement que les communautés les plus évoluées semblent se trouver dans les plaines tropicales chaudes de l'Ancien Monde. C'est à partir de ces régions (il y a certainement eu de nombreux centres secondaires) que les Vertébrés vivants se sont répandus sur la terre (Cf. DARLINGTON, 1957). L'évolution continue de ces communautés oblige les espèces qui les composent à acquérir un indice d'appétence de plus en plus faible, tout en permettant à leurs prédateurs de profiter avec succès d'espèces-proies acquérant progressivement des adaptations défensives de plus en plus perfectionnées. L'arrivée de formes évoluées dans les communautés anciennes est immédiatement suivie par l'extermination des formes primitives, et tous les naturalistes pourraient en donner des exemples. Les barrières géographiques qui empêchent l'extension de ces formes cénogrammiquement évoluées ont permis la survie de formes isolées dans les îles ou des communautés pauvres ; ce sont maintenant des reliques d'un intérêt inappréciable (*Sphenodon punctatus*, *Echidna*, *Tachyglossus*, *Apteryx*, etc...)



La disparition des espèces apparaît ainsi comme le résultat de l'évolution des communautés et on peut supposer que le remplacement des faunes se résume à l'histoire de la disparition des formes cénogrammiquement dépassées au profit de formes nouvelles. Les adaptations cénogrammiques sont maintenant poussées à un tel degré que le grand travail de l'homme, devenu prédateur, est d'obtenir par domestication des formes pourvues d'un indice d'appétence plus grand : lapins et porcs très gras, poules et oies énormes et incapables de voler, vaches petites mais grasses. Malheureusement, ces formes deviennent automatiquement des proies convoitées par les prédateurs entrant en compétition avec l'homme et sont, de ce fait, rapidement exterminées quand elles vivent en dehors de la protection de notre espèce. Sous cet aspect, l'homme inflige à ses animaux domestiques une évolution « à rebours ».

On peut se demander aussi si l'allométrie positive constatée dans la croissance de maintes lignées phylétiques dans lesquelles les moyens de défense croissent de façon disproportionnée avec les proportions linéaires du corps, n'est pas une conséquence d'un accroissement de taille qui ferait augmenter au cube l'indice d'appétence. Ces allométries affectent les canines (Proboscidea, Lemuroidea), le corne (*Megaceros*, Titanotheriidae) ou la longueur des jambes (Artiodactyla, Perissodactyla). D'autres allométries positives semblent bien être d'origine trophique, toujours en rapport avec les exigences énergétiques qui croissent presque au cube avec le volume et affectent aussi bien les prédateurs (canines de la série *Hoplophoneus*, *Smilodon*) que les phytophages (allongement de la tête chez les Chevaux).

#### RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les différentes remarques sur la structure des communautés de Vertébrés développées dans cet article peuvent se résumer comme suit :

1. L'analyse par groupes trophiques de la communauté des Vertébrés de la garrigue méditerranéenne à *Halimium* du Coto Doñana (Espagne méridionale) met en évidence les faits suivants :

a) Les Amphibiens forment une microcommunauté purement insectivore et indépendante, c'est-à-dire capable de subsister en l'absence des autres microcommunautés.

b) Les Reptiles constituent une microcommunauté quasi-indépendante, deux espèces seulement vivant en prédateurs sur les autres microcommunautés de Vertébrés.

La microcommunauté reptilienne est complexe, mais la plupart des espèces qui la constituent ont un régime insectivore.

c) Les Mammifères forment, eux aussi, une microcommunauté indépendante, dont la majorité des espèces a un régime phytophage.

d) La microcommunauté des Oiseaux montre beaucoup moins d'indépendance vis-à-vis des autres microcommunautés de Vertébrés, car elle vit en partie à leurs dépens et entre quelque peu en compétition avec eux.

2. Dans la microcommunauté des Mammifères il existe une relation entre la taille adulte des différentes espèces et le rôle de celles-ci dans la mastocoenose. Dans une communauté mammalienne donnée, les tailles de prédateurs tendent à être intermédiaires entre celles des espèces-proies qui sont, soit plus petites, soit plus grandes qu'eux. Cette relation est exprimée graphiquement sous forme de cénogrammes. La figure 10 résume de façon schématique les effets cénogrammiques. On voit que :

a) Il existe une « zone de prédation totale » située de part et d'autre de la taille moyenne des prédateurs — taille aux environs de laquelle il n'existe aucune espèce-proie purement terrestre.

b) De chaque côté de cette zone, les prédateurs exercent une pression de sélection (prédoppression) qui fait sentir son action, soit en faveur des fortes tailles, soit en faveur des petites.

c) La tendance à la variation de taille et de forme chez certaines espèces-proies s'explique par des raisons bioénergétiques : les chances de survie d'une espèce-proie au sein d'une communauté sont inversement proportionnelles à la valeur de son indice d'appétence, c'est-à-dire du rapport existant entre l'énergie fournie par la proie et l'énergie dépensée pour la capturer. Plus un prédateur devra dépenser d'énergie pour capturer sa proie, plus le bénéfice énergétique tiré de sa capture sera réduit. Un autre moyen de diminuer la valeur de l'indice d'appétence consiste à acquérir des moyens passifs de défense ou des mœurs arboricoles ou endogées, qui s'accroissent de tailles petites. Ceci explique la tendance à la diminution de la taille observée chez tant de petits Mammifères à régime insectivore ou phytophage.

Nous proposons d'appeler *Zuobiontes* les prédateurs responsables de cette pression de sélection particulière qu'est la prédoppression. Les espèces-proies qui tendent naturellement, au cours de leur évolution, à diminuer cette pression qui s'exerce sur elles, le font de trois façons :

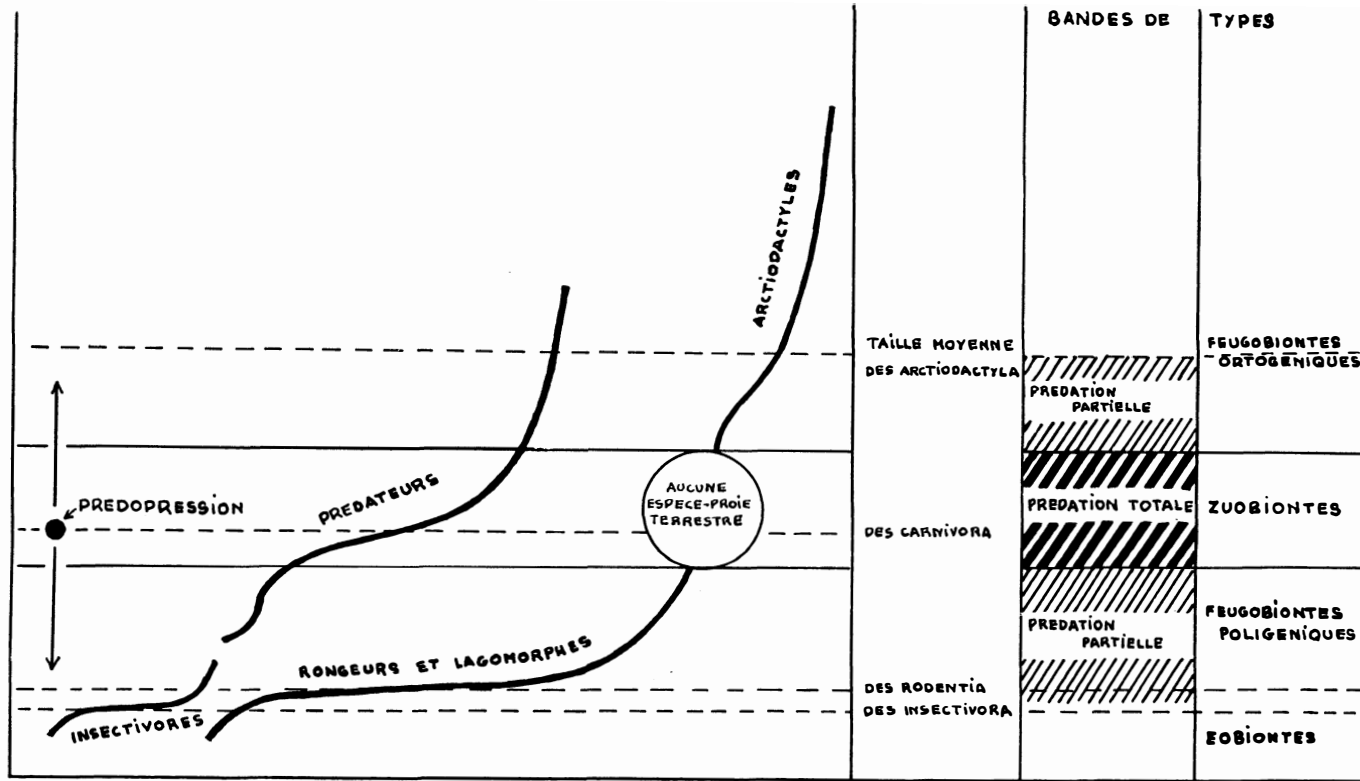


Figure 10. — Schéma général des effets cénogrammiques.

a) Les animaux de taille supérieure à celle de leurs prédateurs (Ongulés) tendent soit à développer leurs adaptations à la course, soit à acquérir une masse corporelle imposante qui est, en soi, un moyen efficace de défense. On pourrait appeler ces animaux des *Feugobiontes orthogéniques* car ils tendent à donner lieu à des orthogénèses.

b) Les animaux de taille inférieure à celle de leurs prédateurs mais qui ont également une taille plus petite que la moyenne de leur groupe (Insectivora, Rodentia) ont, de ce fait même, un indice d'appétence minimum. On pourrait les appeler *Eobiontes*.

c) Les animaux de taille inférieure à celle de leurs prédateurs mais qui ont également une taille supérieure à la moyenne de leur groupe, doivent compenser ce désavantage par l'acquisition d'adaptations défensives variées. On pourrait les appeler *Feugobiontes polygéniques*.

Plus ces derniers approchent de la taille de leurs prédateurs, plus les moyens de défense doivent être parfaits ; cela conduit à des spécialisations extrêmes, aboutissant parfois à de véritables « cul de sac » évolutifs.

#### AUTEURS CITES

- ANTHONY, H.E. (1928). — *Fieldbook of North American Mammals*. New York.
- BURT, W.H. et GROSSENHEIDER, R.P. (1959). — *A field guide to the Mammals*. Boston.
- DARLINGTON, P.J. (1957). — *Zoogeography*. New York.
- RENSCH, B. (1959). — *Evolution above the species level*. New York.
- VALVERDE, J.A. (1957). — *Aves del Sahara Espanol : Estudio ecologico del desierto*. Madrid.
- VALVERDE, J.A. (1958). — An ecological sketch of the Coto Doñana, *British Birds*, 51 : 1-23.
- VALVERDE, J.A. (1960). — Vertebrados de las Marismas del Guadalquivir. *Arch. Inst. Aclimatacion*, Almeria, 9 : 1-168.
- VAN DEN BRINK, F.H. (1957). — *Die Saugetiere Europas*, Hambourg.