

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE ET BIOCÉNOTIQUE D'UNE PELOUSE ALPINE AU PARC NATIONAL SUISSE

W. MATTHEY (1), M. DETHIER (2), P. GALLAND (3), C. LIENHARD (4),
N. ROHRER (5), T. SCHIESS (5)

RÉSUMÉ

Depuis 1976, une équipe de cinq chercheurs travaillant en étroite collaboration s'est attachée à l'étude d'un *Caricetum firmæ* (*Firmetum*), situé près du sommet du Munt la Schera (2 560 m) dans le Parc national suisse.

Un grand nombre de données, concernant le climat, le sol, la flore et la faune, ont été recueillies. Pour l'instant, trois constatations importantes peuvent être faites :

— Le *Caricetum firmæ* de la Schera n'est pas homogène et se présente comme une mosaïque de faciès déterminés par les conditions topographiques, édaphiques et microclimatiques. Ces faciès se distinguent assez facilement par leur végétation. On y rencontre les mêmes espèces, mais l'une ou l'autre prend une importance prépondérante.

— Les *Microarthropodes* du sol sont extrêmement abondants et leurs populations atteignent des densités comparables à celles observées dans des sols forestiers de plaine. Les maxima ont été enregistrés en hiver et les minima à la fonte des neiges.

— La faune des *Arthropodes* de la strate herbacée et de leurs surface du sol comprend un nombre remarquable de prédateurs. Pour leur nourriture, ces derniers dépendent en partie des *Insectes* erratiques ou migrants qui se posent au sommet de la montagne, ou qui sont amenés par le vent.

ZUSAMMENFASSUNG

Seit 1976 ist eine Gruppe von fünf Wissenschaften mit der Untersuchung eines alpinen Rasens (*Caricetum firmæ*) auf dem Munt La Schera (2 560 m) im Schweizerischen Nationalpark beschäftigt.

Eine grosse Anzahl von Daten über Klima, Bodenbeschaffenheit, Flora und Fauna des Untersuchungsgebietes wurden gesammelt. Zum jetzigen Zeitpunkt lassen sich drei wichtige Feststellungen machen :

— Das *Caricetum firmæ* des Munt La Schera ist nicht homogen; es besteht aus einem Mosaik verschiedener Facies, die durch topographische, edaphische und mikroklimatische Unterschiede bedingt sind. Die Facies sind aufgrund ihrer unterschiedlichen Vegetation leicht erkennbar; Bei gleichbleibendem Artenspektrum dominiert jeweils eine andere Art.

— Die *Mikroarthropoden* des Bodens weisen eine hohe Abundanz auf; ihre Populationen erreichen Dichten, wie sie von bewaldeten Böden des Tieflandes bekannt sind. Maximalwerte wurden im Frühwinter, Minimalwerte nach der Schneeschmelze registriert.

— Die *Arthropodenfauna* der Krautschicht und der Bodenoberfläche umfasst eine beachtliche Zahl von *Predatoren*. Diese sind in bezug auf ihre Nahrung teilweise von *Insekten* abhängig, die sich während ihres Durchzugs auf dem Berggipfel absetzen, oder die vom Wind dahin verfrachtet werden.

(1) Institut de Zoologie, 11, rue Emile-Argand. CH-2000 Neuchâtel.

(2) Entomologie, Musée zoologique, Place Riponne. CH-1005 Lausanne (thèse).

(3) Botanique, Institut de Botanique, 11, rue Emile-Argand. CH-2000 Neuchâtel (thèse).

(4) Collemboles, Institut d'Entomologie, Ecole polytechnique fédérale, Clausiusstrasse 21. CH-8092 Zurich.

(5) Acariens, Museum d'Histoire naturelle, Augustinergasse 2. CH-4051 Bâle (thèse).

INTRODUCTION

Le Parc national suisse (par la suite P.N.S.) est placé sous protection depuis plus de 60 ans (création en 1914) et constitue de ce fait un des plus vieux Parcs européens. Actuellement, il recouvre 170 km² de zones subalpine (1 450 à 2 200 m) et alpine (2 200 à 3 000 m), dans la partie Est des Alpes Suisses (canton des Grisons). Dès sa création, il a fait l'objet de recherches scientifiques : 79 travaux parus à ce jour en rendent compte dans les « *Résultats des recherches scientifiques entreprises au Parc national suisse* ». On dispose ainsi de données abondantes sur le climat, la géologie, la flore et la faune de cette région.

En Zoologie, ce sont essentiellement des travaux faunistiques qui ont été effectués au P.N.S., pour la plupart par des chercheurs isolés et ne pouvant consacrer à leurs recherches qu'une faible partie de

leur temps. Jusqu'à présent, peu de scientifiques y ont travaillé en étroite collaboration, en consacrant tout leur temps à l'étude d'un problème précis. Aussi, l'un des intérêts de l'étude dont nous rendons compte ici consiste dans le fait que cinq chercheurs, soutenus par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique (requête n° 3.628-0.75) travaillent, certains dans le cadre d'une thèse, en étroite collaboration et à plein temps sur l'écologie d'un milieu bien déterminé.

Il a été décidé de concentrer les travaux sur une pelouse alpine typique, nettement au-dessus de la limite supérieure de la forêt. Nous avons choisi un *Caricetum firmæ* (Kerner) Braun Blanquet 1926 (= *Firmetum*), situé à proximité du sommet de La Schera (2 500 m), parce qu'il répondait le mieux à nos exigences (fig. 1) :

— terrain assez facilement accessible depuis le laboratoire d'Il Fuorn (1 790 m) et présentant des

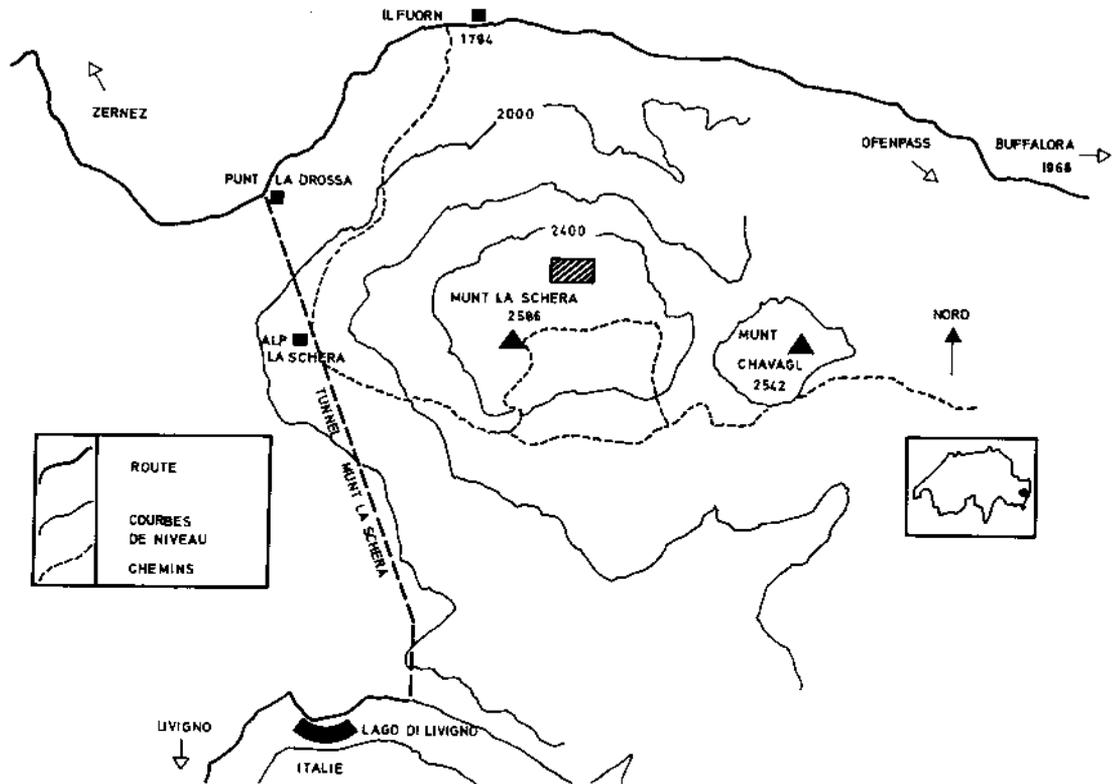


FIG. 1. — Carte de la région Il Fuorn - La Schera. L'endroit des recherches est indiqué par un rectangle hachuré.

surfaces suffisamment grandes pour supporter pendant plusieurs années des recherches intensives.

— possibilité de travailler et d'installer des appareils en dehors des chemins balisés réservés aux visiteurs du Parc.

Les recherches portent sur les points suivants : météorologie, micrométéorologie, pédologie, botanique (phytosociologie, écologie végétale) et zoologie (Arthropodes uniquement). Nos mesures et observations nous permettent déjà de décrire les conditions climatiques, microclimatiques et édaphiques de nos stations, ainsi que la phénologie et la chronologie des espèces qui y vivent, tant végétales qu'animales. Nous réunissons aussi des données quantitatives sur la productivité, la phytomasse, les populations et leur dynamique. Il est néanmoins évident que ce projet souffre de lacunes. En ce moment, rien n'est fait sur la microbiologie du sol, personne ne s'occupe des animaux autres que les Arthropodes... Ces lacunes sont dues à des causes pratiques (limitations financières, disponibilité des spécialistes). Nous espérons pouvoir les combler en partie dans une phase ultérieure du projet.

Bien que disposant déjà de très abondants résultats, nous nous contenterons de donner ici une esquisse générale de nos travaux, en insistant surtout sur les problèmes rencontrés et les méthodes ou techniques utilisés, et nous ne fournirons que les résultats nécessaires à l'illustration de nos propos.

CLIMAT

Parmi les données recueillies par la Centrale suisse de Météorologie, celle de la station de Buffalora, 1 968 m (fig. 1) se sont révélées les plus utiles pour nous. Elles sont résumées dans la figure 2.

Un enregistreur à six canaux (SCHENK, Vienne) nous a livré les premières données microclimatiques prises dans le sol (fig. 3) et un téléthermomètre (YellowSpring Instruments) celles de la strate herbacée du *Firmetum*.

Ajoutons, pour compléter les données des figures, qu'en 1977, les températures moyennes de l'air, me-

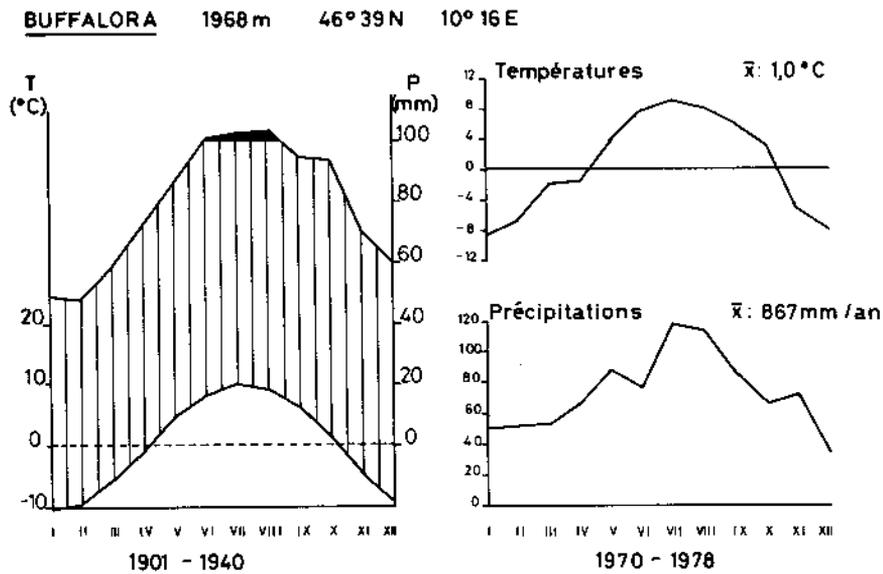


FIG. 2.

— à droite : températures et précipitations mensuelles (Station des Buffalora, moyenne 1970-1978).
 — à gauche : diagramme ombrothermique (Station de Buffalora, moyenne 1901-1940) ;

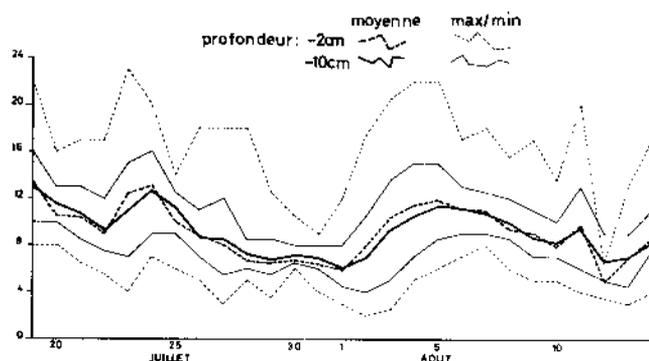


FIG. 3. — Températures du sol à La Schera (juillet et août 1977).

surées à La Schera, étaient de 6,5 °C en juillet et de 5,4 °C en août. Durant ces mêmes mois, les précipitations s'élevaient, respectivement, à 104 et 156 mm. La neige a disparu entre le 15 juin et le 20 juillet.

Les observations et mesures climatiques en hiver sont également d'importance primordiale. A partir du mois d'octobre, le sol gèle profondément, car il n'est pas encore protégé par une importante couche de neige (un à deux mètres de janvier à mai). Ce n'est qu'à partir de décembre que l'épaisseur du manteau isolant permet un très lent mais constant réchauffement (de — 6 °C en décembre à — 1 °C en mai). Au printemps, le dégel s'effectue à partir de la surface du sol, par rayonnement à travers la neige restante.

En 1978, une station automatique (SCHENK, Vienne) permettant l'enregistrement de 27 paramètres à raison d'une mesure tous les quarts d'heure a été installée, elle est alimentée en courant électrique par une éolienne. Son implantation est trop récente pour que l'on ait déjà une bonne idée de son fonctionnement dans les conditions rigoureuses de l'étage alpin.

VÉGÉTATION

Le « *Firmetum* » choisi est situé sur un petit plateau en bordure du sommet du Munt La Schera (fig. 1). Le chaînon Munt La Schera-Munt Chavagl

est un anticlinal essentiellement dolomitique (KARAGOUNIS, 1962). Les couches déterminent une structure en plateaux (dos des couches) séparées des zones d'éboulis provenant de l'érosion des fronts de couches. L'érosion, de type karstique a, d'autre part, déterminé la formation de fissures et de dolines plus ou moins comblées par les résidus de dissolution. Les sols sont très superficiels, ne dépassant que rarement 20 cm d'épaisseur.

La formation végétale la plus répandue est une pelouse verte. Elle est à rattacher aux *Elyno-Seslerietea*. Les parties en contact direct avec la roche-mère carbonatée (sols à profil AC, riches en squelette) appartiennent à l'alliance du *Seslerion*. Les versants sud, jusqu'à une altitude de 2 300-2 400 m, sont colonisés par le *Seslerio-Caricetum sempervirentis* (« *Seslerietum* »), tandis que les zones plus élevées et les versants nord sont occupés par le *Caricetum firmae*. Les parties planes ou en dépression, favorables à l'accumulation de résidus décarbonatés amenés par le ruissellement les vents ou jadis déposés par les glaciers, sont propices au développement de l'*Elynetum*, du *Caricetum curvulae* ou à des associations de combes à neige si la durée de l'enneigement est très importante. Enfin, quelques associations spécialisées colonisent des habitats tels qu'éboulis et falaises rocheuses.

Le « *Firmetum* » tient une place prépondérante aux alentours du sommet de la Schera. Il constitue l'association de pelouse croissant dans les conditions les plus extrêmes et présente de ce fait un intérêt particulier.

Malgré une bonne homogénéité floristique (BRAUN BLANQUET, 1926), le « *Firmetum* » se présente sous des aspects fort différents selon les endroits, allant de quelques plantes isolées sur un sol dénudé à une pelouse présentant de grandes surfaces homogènes.

A partir de l'analyse phytosociologique (GALLAND, 1979), cinq faciès, présentés brièvement ci-après, ont été déterminés selon des critères physiologiques pour situer les recherches en faunistique (fig. 4).

1. Le sol nu (N) est très caillouteux avec, de place en place, un pied de *Carex rupestris*. Ces quelques

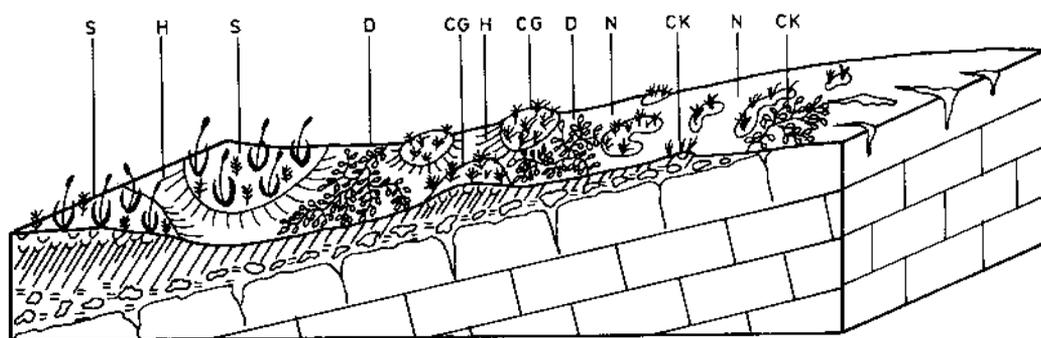


FIG. 4. — Bloc-diagramme du *Firmetum*.

CG = faciès à *Carex firma* (grosses touffes).
 CK = idem (petites touffes).
 D = faciès à *Dryas*.
 H = faciès à humus.
 N = sol nu.
 S = faciès à *Sesleria*.

plantes sont reliées entre elles par un réseau lâche de racines.

2. Le *Firmetum* type (Cf) relativement pauvre en espèces, est nettement dominé par *Carex firma*. Il peut être subdivisé en deux sous-faciès :

a) avec de petites touffes de *C. firma*, fragmentées ou nécrosées au centre, souvent disposées en guirlandes;

b) avec de grosses touffes de *C. firma* sur un sol plus profond (environ 10 cm), accompagnées d'autres espèces, notamment de *Sesleria coerulea*, qui s'installe au cœur des plus grosses touffes.

3. Le faciès à *Sesleria coerulea* (Sc) largement dominé par cette espèce, forme un tapis végétal presque continu établi sur un sol toujours relativement épais (20 à 30 cm).

4. Dans le faciès à *Dryas octopetala* (Do), cette espèce forme des tapis rampant sur le sol minéral

ou la roche, entre les buttes formées par les autres espèces.

5. Les endroits d'où la végétation a disparu (vieillesse, érosion) restent souvent recouverts pendant plusieurs années de débris végétaux plus ou moins décomposés. Dans ce faciès, que nous désignons sous le terme d'humus (H), il subsiste un important réseau de racines qui maintient le sol en place.

1. FAUNE DU SOL.

Méthodes.

Des carottes de sol sont prélevées à l'aide d'une sonde de 6 cm de diamètre. A l'intérieur de celle-ci, des cylindres de plexiglas transparent (hauteur 8 cm, diamètre intérieur 5,4 cm) permettent le retrait aisé

de l'échantillon et, selon le type et la profondeur du sol (en Cf et en Sc), son découpage en horizons (BIERI et al., 1978 b). De juillet à octobre, un prélèvement mensuel de 60 échantillons a été effectué, douze carottes étant prises dans chacun des cinq faciès décrits plus haut. De novembre à juin, lorsque le sol est recouvert de neige, le terrain n'est visité qu'une fois tous les deux mois à cause des difficultés d'accès et des dangers d'avalanche. Un nombre restreint d'échantillons (douze pour chacun des faciès Cf, Sc et Do) est prélevé sur les surfaces balisées en automne. Dans ce cas, nous découpons des plaques de sol où sont ensuite découpées les carottes selon la méthode décrite plus haut.

Les échantillons sont traités dans un extracteur de type MacFadyen-Bieri à 96 logettes. Cet appareil a été décrit en détail par son constructeur (BIERI et al., 1978 a) et son efficacité pour les Microarthropodes démontrée.

Les espèces plus grandes (Myriapodes, Araignées, certains Insectes) doivent être extraites à l'aide de Tullgrens classiques (MACFADYEN, in MURPHY, 1962) et à partir d'échantillons de taille légèrement plus importante.

Enfin, pour sortir les larves de Diptères et de Coléoptères, notamment, le meilleur rendement est

obtenue avec l'appareil de Baermann ou par flottation.

Quelques résultats quantitatifs.

Depuis 1976, et plus particulièrement depuis juillet 1977 (mise en fonction de l'appareil de Macfadyen-Bieri), plus de 600 échantillons ont été traités et des dizaines de milliers de Microarthropodes extraits, triés et en bonne partie déterminés. Des résultats exhaustifs seront publiés ultérieurement, mais les chiffres ci-dessous suffiront déjà à illustrer l'étonnante richesse de la faune des sols alpins.

Parmi les Arthropodes, les Chernètes, les Isopodes, les Symphyles et les Diploures sont totalement absents, tandis que les Acariens Astigmatés et les Protozoaires sont rares. Nous nous concentrerons par conséquent sur les Collembolés, les Oribates et les Prostigmatés. Les Gamasides ont été recueillis, mais ils ne sont pas travaillés de manière intensive pour l'instant.

On constate que chaque groupe atteint sa densité maximale au cours de l'hiver dans Sc et Cf, alors que le sol est entièrement gelé. D'autre part, on trouve les densités les plus élevées dans les faciès à végétation plus fournie (Sc et Cf) tant en hiver qu'en

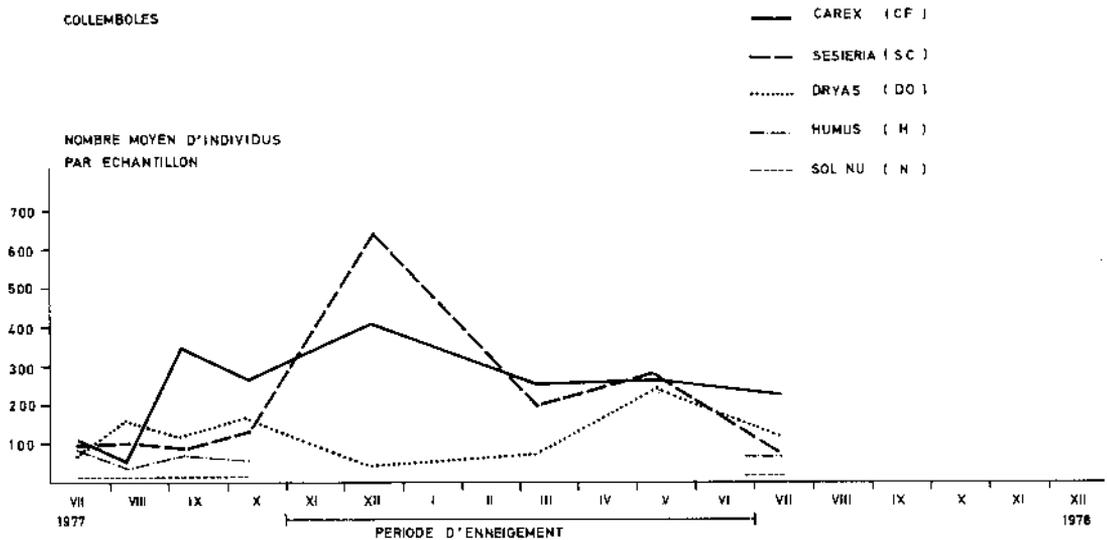


FIG. 5. — Variations saisonnières des Collembolés.

TABLEAU I

Densité par m² des Microarthropodes du Caricetum firmæ à la Schera.

Les chiffres ont été calculés à partir des valeurs moyennes de 12 échantillons par faciès et par date.

Dates	Faciès	Collembola	Oribata	Protognatha	Gamsida	Total
14. 7. 77	Secalera (Sc)	33 000	31 000	6 500	26 500	97 000
	Carex (Cf)	43 000	22 000	1 500	10 500	77 000
	Dryas (Do)	25 000	17 000	4 000	9 000	55 000
	Humus (H)	33 000	5 000	1 500	3 500	43 000
	Sol nu (N)	2 000	5 000	700	300	11 500
14. 12. 77	Secalera (Sc)	274 000	75 000	9 000	27 000	385 000
	Carex (Cf)	178 500	52 000	26 000	20 000	276 500
	Dryas (Do)	17 000	23 000	13 000	2 000	55 000

été (fig. 5 et tableau 1). Ces chiffres sont évidemment à considérer avec prudence, mais ils fournissent malgré tout un ordre de grandeur et permettent des comparaisons avec les données de la littérature. Il est assez surprenant de constater que, surtout dans Sc et Cf, ils sont du même ordre de grandeur que ceux cités pour des prairies de plaines. Les valeurs de décembre, en particulier, rejoignent celles trouvées par d'autres chercheurs dans les sols forestiers de basse altitude (FRANZ, 1950 et 1975). De telles densités font penser que les Microarthropodes ont un grand rôle à jouer dans la biologie des sols alpins. Un des buts de notre recherche est de préciser ce rôle.

Dans tous les faciès, à l'exception de N, ce sont presque toujours des Collemboles qui dominent. En décembre surtout, ils atteignent en Sc et Cf des densités beaucoup plus élevées que les Acariens. Cet accroissement de la population se marque dès l'automne en Cf tandis qu'en Sc il est plus tardif. Nos résultats recourent ceux de CASSAGNAU (1961). Cet auteur a en effet observé que la saison froide et enneigée ne correspond nullement à une raréfaction de la pédofaune dans les prairies subalpines des Pyrénées.

La figure 6 montre la distribution verticale des groupes étudiés dans les échantillons de 1977, distribution qui reste assez constante durant toute

l'année. Il ne semble pas y avoir de migration notable vers le sol profond au cours de l'hiver. C'est toujours l'horizon supérieur (0 à 5 cm) particulièrement riche en matières organiques, qui renferme le plus d'individus.

Quelques résultats qualitatifs.

Rappelons d'abord que, seuls parmi les Microarthropodes, les Acariens et les Collemboles sont pris en considération ici.

La faune de notre pelouse est relativement homogène, bien que certains faciès, N et H en particulier, se distinguent par un nombre réduit d'espèces ; on n'y rencontre généralement que les plus communes. Ce sont les faciès à végétation bien développée et à sol plus profond qui abritent la faune la plus variée.

Un petit nombre d'espèces seulement, principalement des Oribates et quelques Collemboles, semblent être plus étroitement liées à l'un ou l'autre des faciès.

a) Collemboles.

L'ouvrage le plus employé pour la détermination a été la « Faune des Collemboles d'Europe » de GISIN (1960), ainsi que les « Summarische Nachträge » distribués par l'auteur jusqu'à sa mort survenue en 1967. Jusqu'à présent, 42 espèces ont été recensées : 36 d'entre elles proviennent des échantillons du sol et 6 ont été trouvées exclusivement dans des pièges Barber ou récoltées au moyen d'un aspirateur.

Les éléments les plus abondants et les plus courants de la faune euédaphique et hémiedaphique sont *Tullbergia sylvatica* Rusek (espèce du groupe *krausbaueri* décrite récemment des Carpates), et *Folsomia nana* Gisin qui, selon GISIN (1960), remplace dans les zones subalpines et alpines des Alpes *F. quadriculata* (Tullberg), espèce commune en plaine et morphologiquement très proche de *F. nana*.

La liste ci-dessous énumère les espèces les plus caractéristiques. On les trouve assez régulièrement, mais le plus souvent en assez faibles quantités.

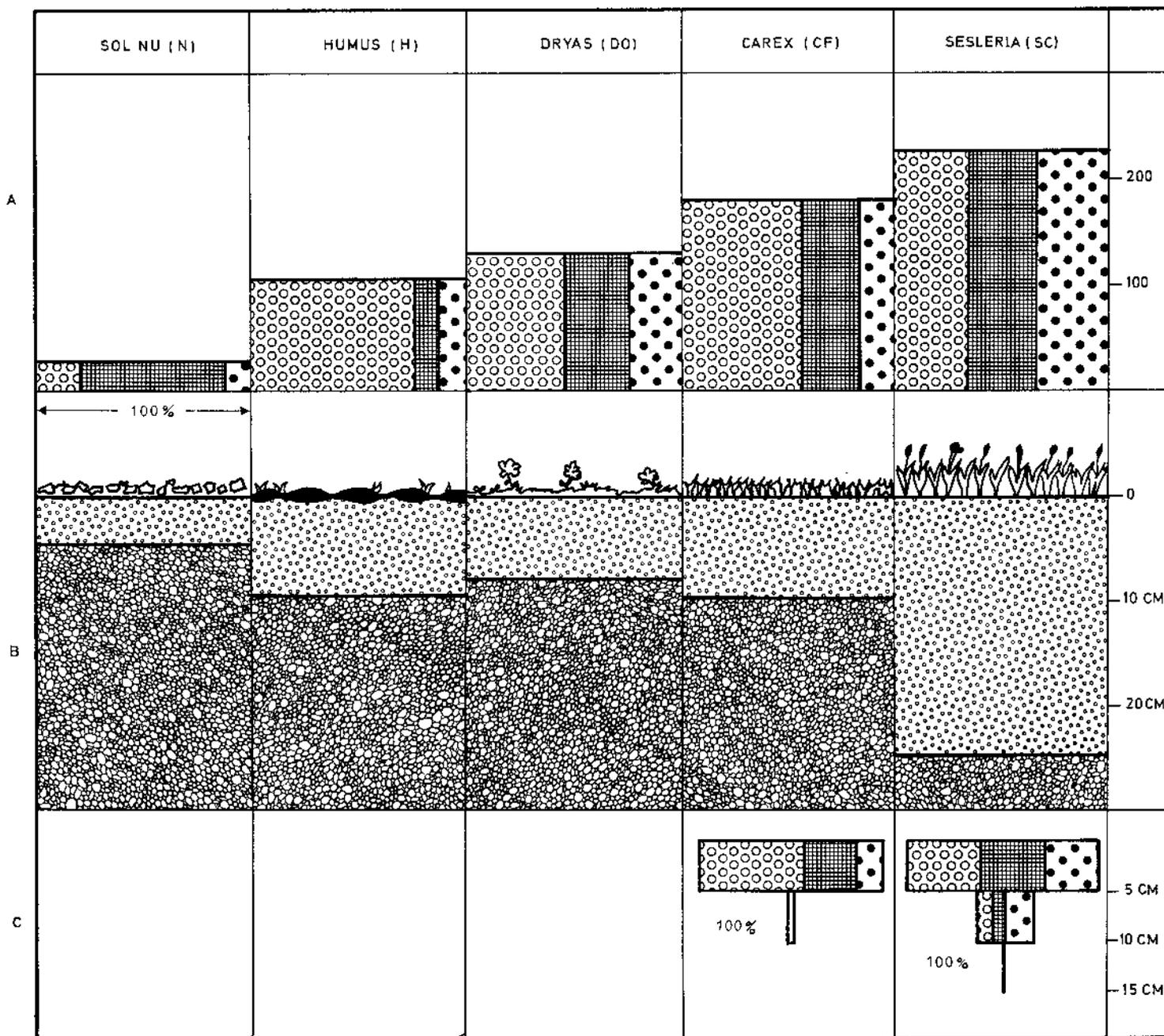
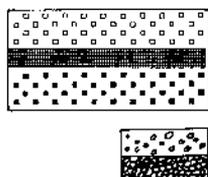


FIG. 6. — Distribution verticale des Microarthropodes dans le Firmetum.

(Moyenne de 8 échantillonnages de 12 prélèvements par faciès chacun, effectués de juillet 1977 à juillet 1978)
 A = nombres globaux et proportions des Collemboles, Oribates et Prostigmata + Gamasides par faciès.



Collembola.
 Oribates.
 Prostigmata + Gamasides.
 B = épaisseur du sol selon les faciès.
 sol.
 roche-mère.

C = variations d'abondance des Microarthropodes avec la profondeur.

D'après ce que l'on sait de leur répartition, les espèces désignées par (o) peuvent être considérées comme orophiles.

Onychiurus illaboratus, Gisin (o), *Tullbergia simplex* Gisin (o), *Hypogastrura inermis* (Tullb.), *H. parva* Gisin (o), *H. vernalis* (Carl), *Willemia intermedia* Mills, *Friedea albida* Stach (o), *Anurophorus binoculatus* (Kseneman) (o), *Folsomia decemoculata* Stach, *Isotomiella minor* (Schäffer), *Isotoma montana* Stach (o), *I. sensibilis* (Tullb.).

Les espèces suivantes, vivant à la surface du sol ou sous des pierres, peuvent aussi être considérées comme orophiles :

Onychiurus paradoxus (Schäffer), *Orchesella capitata* Kos, *Orchesella alticola* Uzel, *Lepidocyrtus instratus* Handschin, *Bourletiella pistillum* Gisin et *Bourletiella nonlineata* Gisin.

En résumé, nous pouvons dire que la plupart des espèces les plus abondantes dans le *Caricetum firmæ* semblent être plus ou moins adaptée aux conditions régnant en montagne. Aussi, la faune des Collemboles de notre prairie alpine se distingue-t-elle de celle d'une prairie de plaine par sa composition spécifique. De plus, elle est remarquablement riche en individus.

b) *Oribates* (Cryptostigmates).

La détermination de ces Acariens a été effectuée jusqu'au genre à l'aide de l'ouvrage de BALOGH (1972). Puis un fichier illustré, regroupant l'ensemble des publications sur les *Oribates*, a été constitué et a permis l'identification des espèces. Le travail de SCHWEIZER (1956) sur les Acariens du Parc national suisse ne peut être utilisé qu'avec prudence. Remarquons encore que l'identification des stases juvéniles présente des difficultés considérables.

Jusqu'ici, 39 espèces appartenant à 25 genres ont été trouvées dans les différents faciès du « *Firmetum* », mais ce nombre n'est vraisemblablement pas définitif.

Les espèces et leur abondance varient selon les faciès :

Dans Cf, *Liebstadia* sp.A., *Tectocepheus velatus* (Michaël), *Tectocepheus sarekensis* Trägårdh et *Ere-*

maeus valkanovi Kunst sont les espèces dominantes, et c'est là seulement que *Fuscozetes setosus* (C.L. Koch) se trouve en quantité remarquable. Par contre *Oppiella minus* (Paoli) domine en Sc. Cette espèce présente une forte tendance à l'aggrégation et, de ce fait, sa constance dans les échantillons est assez faible. Dans ce même faciès, on trouve aussi fréquemment et en grand nombre *Tectocepheus velatus*, tandis que *Eremaeus valkanovi* et *Passalozetes perforatus* (Berlese), fréquents eux aussi, y sont moins abondants et que *Tectocepheus sarekensis* y manque. *Eupelops* cf. *plicatus* (C.L. Koch) se trouve exclusivement en Sc, et *Eupelops* cf. *curtipilus* (Berlese) dans Do. Dans ce dernier faciès, *Tectocepheus velatus*, *Eremaeus valkanovi*, *Tectocepheus sarekensis* et *Oppiella quadricarinata* (Michaël) sont dominants. Enfin, en N et H, dépourvus de végétation, le spectre des espèces est très réduit. *Tectocepheus velatus* est présent dans les deux, alors que *Tectocepheus sarekensis* n'apparaît qu'en N. En H, il y a beaucoup plus de *Brachychthoniidae* qu'ailleurs. Dans le sol nu, on trouve très régulièrement *Unduloribates undulatus* (Berlese), mais toujours en petit nombre. *Anachipteria alpina* (Schweizer) semble strictement limité à ce dernier faciès.

Sur l'ensemble des échantillons, six espèces constituent environ 80 % des individus récoltés. Dans l'ordre d'abondance décroissante, il s'agit de *Tectocepheus velatus*, *Oppiella minus*, *Tectocepheus sarekensis*, *Liebstadia* sp.A., *Oppiella quadricarinata* et *Eremaeus valkanovi*.

La majorité des *Oribates* du « *Firmetum* » sont des espèces microphytophages ou non spécialisées, en général de petite taille (LEBRUN, 1971). Les espèces macrophytages, en général de grande taille, ne constituent qu'une minorité. Il est encore trop tôt pour juger de la part qu'elles prennent dans la décomposition de la litière.

c) *Prostigmates* (Actinedides).

La détermination des familles a été faite avec l'ouvrage de KRANTZ (1978). Comme pour les *Oribates*, un fichier illustré rassemblant les données

éparses de la littérature a été constitué pour l'identification des genres et des espèces.

Les Prostigmates représentent 8 à 10 % de l'ensemble des Microarthropodes du sol du « *Firmetum* ». Ils vivent toujours dans les cinq premiers centimètres et ne se rencontrent jamais plus bas.

Jusqu'à présent, une quinzaine de familles ont été dénombrées. Quelques-unes se rencontrent surtout, voire exclusivement, à la surface du sol et sont capturées dans les pièges Barber. Ce sont les Trombidiidae, les Bdellidae, les Erythraeidae, les Tetranychidae, les Anystidae et les Calyptostomatidae. 90 % de ces formes superficielles appartiennent à deux familles : Trombidiidae et Erythraeidae.

Par contre, les Eupodidae, les Rhagidiidae, les Pachygnathidae, les Stigmaeidae, les Caligonellidae, les Cunaxidae, les Penthalodidae, les Tydeidae et les Nanorchestidae comprennent des formes édaphiques qui se retrouvent régulièrement dans les échantillons de sol.

Dans les faciès dépourvus de végétation, les Prostigmates sont très rares. L'abondance relative des Tydeidae et des Nanorchestidae permet, dans une certaine mesure, de caractériser les autres faciès. Ces deux familles ont plus particulièrement retenu notre attention, car leur rôle dans les chaînes trophiques n'est pas encore élucidé. Il semble qu'elles mangent des algues, des Protozoaires et peut-être aussi des bactéries du sol. On trouve très souvent les Tydaeidae et les Nanorchestidae dans des endroits du sol où les autres Acariens manquent, leur petite taille et peut-être aussi leurs exigences alimentaires leur permettant de coloniser des zones plus profondes et plus pauvres en matières organiques que les autres Prostigmates. Nous y avons relevé la présence des genres suivants : *Paratydaeolus* André 1978, *Tydeus* Koch 1835 (et Baker 1968), *Tyndareus* Livshitz & Kuznetsov (1972), *Speleorchestes* Trägårdh 1909 et *Nanorchestes* Toppent & Trouessart 1890. Les genres *Paratydaeolus* et *Tyndareus* sont les plus fréquents.

Le genre *Tydeus* renferme des formes cosmopolites qui se rencontrent dans des milieux très divers (BAKER, 1947 et 1965; WOOD, 1965; THERON et RYKE, 1969; ANDRÉ, 1978).

Faune de la surface du sol et de la strate herbacée.

Les Arthropodes de la strate herbacée ont été récoltés essentiellement à l'aide de pièges-trappes ou de Barber. Notre modèle consiste en des gobelets de plastique blanc de 6,5 cm de diamètre d'ouverture et 10 cm de profondeur, contenant une solution d'acide picrique.

La chasse à vue sur des surfaces délimitées (sur la neige ou dans la végétation), des extractions de sol à l'aide de l'appareil Macfayden-Bieri ou au Berlese-Tullgren classique ont complété nos informations.

Les pièges Barber ont été disposés sur le terrain en fonction des faciès. De mi-juin à mi-octobre 1977, une soixantaine de pièges, relevés en moyenne tous les cinq à six jours, ont fonctionné pratiquement sans interruption au sommet de La Schera.

Les Arthropodes fréquentant la surface du sol sont surtout des Araignées, des Opilions, des Myriapodes et des Insectes tels qu'Orthoptères et Coléoptères. Ce sont pour la plupart des animaux beaucoup plus mobiles que les Arthropodes du sol. De ce fait, nous avons dû étendre notre aire de piégeage dans les milieux voisins du *Firmetum* (combes à neige, etc.). Au cours de la saison 1977, un de nos objectifs principaux a été de récolter le maximum d'espèces de manière à pouvoir dresser rapidement une liste faunistique aussi complète que possible, accompagnée de remarques sur la phénologie, la chorologie, l'abondance relative et la biologie des espèces rencontrées.

Spectre faunistique et chorologie.

La figure 7 donne quelques spectres obtenus à partir des récoltes au piège Barber durant l'été 1977. La colonne T (total) résume toutes les captures effectuées à l'aide de ce type de piège au sommet de La Schera durant cette période. Si on la compare aux figures données par JANETSCHKE *et al.* (1976) pour un *Curvuletum* situé au-dessus d'Obergurgl (Tyrol autrichien, 2 650 m), on constate d'emblée que les groupes dominants sont les mêmes aux deux endroits : Diptères, Araignées, Opilions et Coléoptères. Les Hyménoptères sont moins abondants à

La Schera, tandis que les Opilions sont mieux représentés. Les chercheurs autrichiens n'ont pas inclus dans leurs graphiques les groupes comptant moins de 3 % des captures, ce que nous avons fait pour notre part, ne laissant de côté que les groupes représentés par quelques individus (Lombrics, Gastéropodes). Nous avons ainsi relevé la présence de treize groupes alors qu'on n'en compte qu'une dizaine dans le *Curvuletum*. Il est intéressant de noter que les Acariens Prostigmatés, non mentionnés par nos collègues autrichiens, semblent nettement plus nombreux dans nos pièges.

Les quatre premières colonnes de la figure 7 permettent de comparer la faune de trois des faciès du *Caricetum firmæ* (Sc, Cf, Do) et d'une petite combe à neige (co). En dépit de la mobilité des espèces de la strate herbacée, des différences apparaissent entre ces quatre milieux. Les Diptères, par exemple, et de façon moins nette les Hyménoptères, sont plus abondants dans les faciès à végétation plus

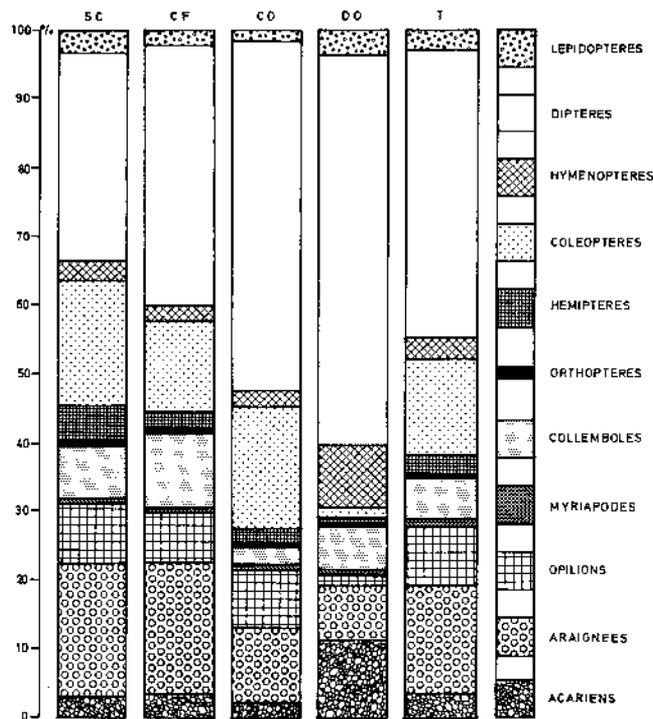


FIG. 7. — Spectres faunistiques par faciès des captures dans les pièges Barber (60 pièges durant l'année 1977).

ouverte, Cf, co et surtout Do. Par contre, les Coléoptères, les Araignées et les Opilions sont beaucoup moins nombreux en Do. Les Hémiptères sont très rares, tandis que les Prostigmatés, en particulier les Trombididae et les Bdellidae, y sont mieux représentés que partout ailleurs (11 %).

Ces différences faunistiques entre les divers faciès sont encore plus sensible lorsqu'on étudie des spectres spécifiques. Sans entrer dans les détails, nous donnerons quelques exemples pour illustrer ce fait. C'est ainsi que le principal Hétéroptère indigène, *Acalypta nigrina* (Fall.) (Tingidae), a presque toujours été trouvé dans Sc, y compris les larves; *Nebria castanea* Bon. (Coléoptères, Carabidae) et *Orotrechosoma alticolum dormeyeri* Verh. (Diplopodes, Iulidae) se rencontrent surtout dans de petites combes à végétation de saules rampants. Il en va de même pour les Staphylinidae, en particulier pour l'espèce la plus abondante, *Eusphalerum alpinum* (Heer) et pour le Chrysomelidae *Melasoma collaris* L. dont les larves semblent se nourrir presque exclusivement de saule. Les Bdellidae et les Trombididae (Acariens Prostigmatés) sont, eux, très abondants en Do. D'autres espèces sont plus uniformément réparties, c'est le cas des grandes Araignées telles que *Pardosa giebelsi* (Lycosidae) et *Thanatus alpinus* (Thomisidae). Les Coléoptères *Dasytes alpigradus* Kiesw. (Dasytidae), *Amara quenseli* Schönh., *Bembidion glaciale* Heer (Carabidae) et l'Orthoptère *Melanoplus frigidus* (Boh.) (Acrididae) se rencontrent dans tous les faciès, sauf dans les stations extrêmes de Do où ils sont rares, voire absents. Ces répartitions spatiales s'expliquent, selon les espèces, soit par des conditions édaphiques et microclimatiques différentes (certaines larves ne pouvant se développer que dans un sol assez profond et assez humide), soit par des facteurs trophiques tels que la recherche d'une plante-hôte ou d'une proie localisées. Dans ce dernier cas, des animaux très mobiles comme les Araignées et les Coléoptères peuvent se concentrer dans des endroits précis.

Jusqu'à présent, quelques 170 espèces appartenant à 85 familles ont été identifiées, souvent avec l'aide de spécialistes. Plusieurs groupes restent cependant encore en suspens.

Phénologie.

Comme le montre la figure 8, l'activité des animaux et la densité de leurs populations varient sensiblement au cours de la brève saison d'été. Dans Cf, Sc et Co, trois pics se détachent : le premier (seconde semaine de juillet) correspond au réveil de la faune lors de la fonte de la neige, ainsi qu'à l'éclosion de quelques espèces précoces : *Coccinella 7-punctata*, *Dilophus femoratus* Mg (Diptère, Bibionidae), ou au passage d'espèces migratrices (Syrphidae :

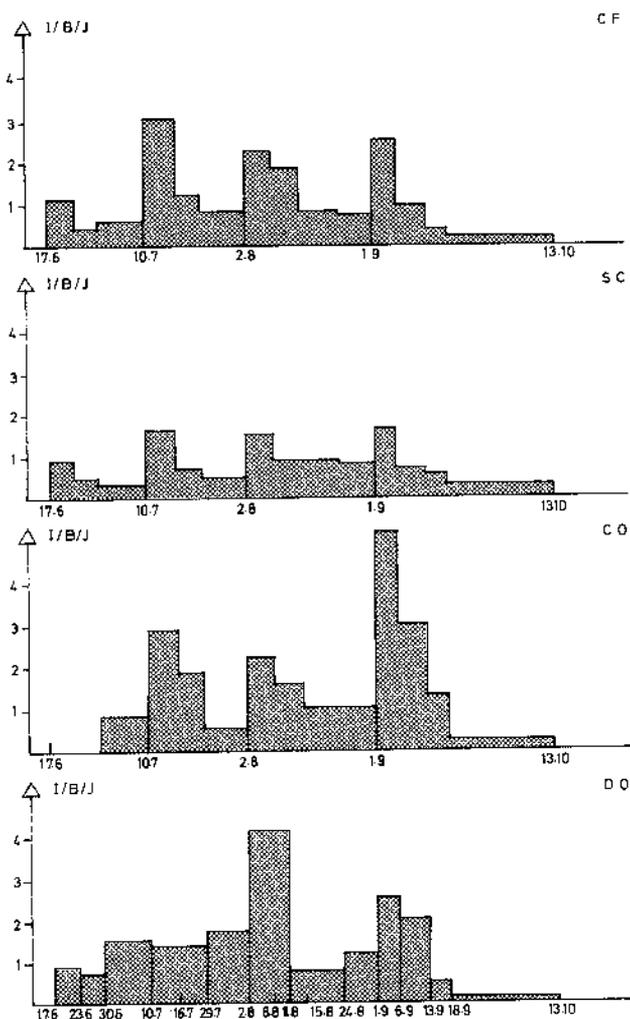


FIG. 8. — Variations d'abondance des Arthropodes capturés par les Barbers. (Valeurs moyennes calculées sur 60 pièges en 1977). I/B/J = individus/Barber/jour.

dae : par exemple *Episyrphus balteatus* (Deg.), *Metasyrphus corollae* (Fab.), *Sphaerophoria scripta* (L)...); le deuxième (début août) et le troisième (début septembre) sont induits par le développement d'espèces plus tardives telles que *Dasytes alpi gradus* Ksw. (Coléoptères, Dasytidae), *Melanoplus frigidus* Boh. (Orthoptères, Acrididae), *Psammotettix* groupe *helvolus-nardeti* (Homoptères, Cicadellidae) ou par le passage de migrants tardifs comme *Eristalomyia tenax* (L.) (Diptères, Syrphidae).

Il est intéressant de noter qu'en Sc, ces pics sont moins marqués que dans les autres milieux et que, d'une manière générale, la faune de la strate herbacée y semble moins riche en individus. La diversité spécifique y semble par contre plus élevée. En Do, le pic de juillet n'est pas sensible, mais par contre, celui d'août est très marqué. Il est dû en partie aux nombreux Diptères qui survolent cet endroit et viennent se prendre dans les pièges-trappes plus facilement qu'ailleurs semble-t-il, car la végétation très clairsemée et particulièrement rare de ce faciès facilite peut-être l'accès aux pièges.

Il faut aussi tenir compte des Arthropodes strictement terrestres. En Do, les espèces sont moins nombreuses, mais certaines d'entre elles y ont des populations considérables. C'est le cas notamment pour les Prostigmates (Trombididae, Bdellidae) et quelques Aranéides (Lycosidae surtout).

Faune aérienne.

En début de saison, on ne peut qu'être frappé par le grand nombre d'Insectes ailés trouvés sur la neige qui recouvre nos stations : Aphides, Diptères, Hyménoptères (Formicidae sexués surtout).

Plus tard, un nombre également très important d'Insectes survolent le plateau sommital.

Les récoltes des pièges Barber montrent que, parmi les espèces strictement « indigènes », les prédateurs (Aranéides, Opilions, Carabes...) sont très nombreux par rapport aux consommateurs primaires. Nous avons par conséquent été amenés à penser qu'une partie de leur nourriture consistait en insectes

se posant sur nos terrains de recherche. Cette hypothèse nous a conduits à étudier également la faune aérienne, c'est-à-dire les Insectes migrateurs, erratiques ou transportés en altitude par des courants aériens à partir des régions plus basses.

A cet effet, deux méthodes de capture ont été utilisées. La tente Malaise (TOWNES, 1972), piège d'interception non attractif, qui récolte les insectes en vol, et, occasionnellement des espèces de la surface du sol qui y grimpent (Aranéides). Notre modèle, modifié, est pourvu d'un récolteur permettant de séparer les captures des parties gauche et droite du piège. Ainsi, en orientant la trappe de différentes manières, il est possible de déterminer les directions de vol dominantes. Le sommet de La Schera n'est pas un col et ne semble pas a priori être un lieu de passage des migrateurs. Néanmoins, nous avons pu constater de véritables vols migratoires composés de Syrphidae. Dans cette famille, plusieurs espèces réputées migratrices (GOELDLIN, 1974), ont été capturées, en particulier *Episyrphus balteatus*, qui représente près de 60 % des Syrphides récoltés. En 1977, c'est en août que ces vols furent les plus abondants.

Nous avons également utilisé des plateaux colorés ou pièges Moericke. Il s'agit cette fois de pièges attractifs consistant en des assiettes de plastique jaune (couleur attirante pour beaucoup d'Insectes) (ROTH 1971) remplies d'eau additionnée d'un peu de détergent. Nous avons disposé 20 de ces pièges sur notre terrain, la moitié d'entre eux sur le sol, l'autre moitié sur des piquets à 1,20 m de hauteur. Ce dispositif apporte des renseignements intéressants sur les hauteurs de vol de certaines espèces. Une variante de cette méthode consiste à utiliser conjointement des assiettes grises, beaucoup moins attractives que les jaunes. L'étude des récoltes dans ce dernier type de Moericke donne une meilleure idée de la faune qui se pose accidentellement sur le sommet et qui peut ainsi servir de provende aux prédateurs locaux.

Il fallait encore séparer, dans cette faune « aérienne », les espèces indigènes, opérant tout leur développement dans le *Firmetum*, des espèces de passage. Dans ce but, cinq pièges d'émergence

SAISON 1977	B	MS	MP	E	MAL	TOTAL
ACARIENS						257
ARAIGNEES						1161
OPILIONS						614
DIPLOPODES						41
CHILOPODES						37
COLLEMBOLES						487
ORTHOPTERES						33
HETEROPTERES						18
HOMOPTERES						190
COLEOPTERES						1433
HYMENOPTERES						461
DIPTERES						7363
LEPIDOPTERES						300
DIVERS						9
TOTAL 100 % =	6961	1428	319	1667	2029	12404

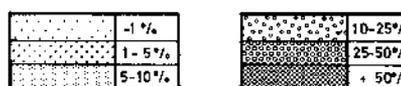


FIG. 9. — Efficacité comparée des différents pièges en 1977.

- B = Barbers.
- E = pièges d'émergence.
- Mal = trappe Malaise.
- MP = plateaux colorés placés à 1,20 m de hauteur. 15,6 cic
- MS = idem placés sur le sol.

(0,25 m²) ont été installés du 23 juin au 13 septembre. Ils ont été disposés en fonction des faciès et relevés toutes les deux semaines. Ils nous ont apporté des renseignements sur la chorologie, la phénologie et les densités de populations en place. A titre d'exemple, la tente Malaise a récolté, en 1977, 1 843 Diptères

appartenant à 27 familles, tandis que les 1 505 individus trouvés dans les pièges d'émergence représentaient seulement une dizaine de familles.

La figure 9 illustre l'efficacité des différents types de pièges dans la capture des Arthropodes épigés et aériens.

CONCLUSIONS

Nos recherches présentent l'avantage d'être conduites dans une réserve naturelle, sur une prairie soustraite à tout impact humain depuis plusieurs décennies. Ainsi, nos résultats seront-ils intéressants à comparer à ceux d'autres chercheurs travaillant dans des milieux alpins soumis à l'influence de l'homme (agriculture, tourisme).

Elles nous ont montré le bénéfice qu'apporte une étroite collaboration entre botanistes et zoologistes dans l'étude fonctionnelle d'une biocénose (détermination objective des surfaces d'échantillonnage de la faune en fonction de la phytosociologie, caractérisation des faciès par les communautés de Microarthropodes, estimation de la production primaire et l'apport de litière au sol, pour ne citer que quelques points importants).

Dans le domaine de la pédofaune, nos résultats préliminaires révèlent une richesse surprenante dans les peuplements de Collembolés et d'Acariens, Oribates en particulier, et ceci même dans les sols gelés que nous avons échantillonnés régulièrement durant l'hiver (DETHIER *et al.*, 1979).

En ce qui concerne la communauté épigée, il apparaît que les prédateurs sont plus abondants que les consommateurs primaires. Cette pyramide écologique déséquilibrée en apparence retrouve sa structure normale grâce à un apport d'éléments étrangers, tels que Diptères erratiques, migrants, ou organismes amenés sur nos stations par les courants ascensionnels (Pucerons ailés, Formicides ailés, Coccinelles, etc.). Cette situation semble générale en zone alpine (CZERMAK, 1977; MANI, 1962), et se retrouve d'ailleurs en d'autres milieux extrêmes ou spécialisés.

Enfin, le recensement intensif auquel nous avons procédé a permis de découvrir plusieurs espèces nouvelles dont la description est actuellement en cours.

REMERCIEMENTS.

Les auteurs adressent leurs remerciements aux responsables des institutions suivantes: Institut d'Entomologie EPF, Zurich, Institut de Botanique de l'Université, Neuchâtel; Musée d'Histoire naturelle de Bâle et de Lausanne, qui fournissent des places de travail et un appui technique aux membres du groupe de recherche.

— Aux Professeurs P. LEBRUN (Louvain-la-Neuve) et H. ZOLLER (Bâle), aux Docteurs C. BADER (Bâle) et C. BÉGUIN (Neuchâtel) pour leur aide et leurs Conseils.

— Au Dr R. SCHLOETH, Directeur du PNS, et aux gardes, pour leur assistance.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRÉ (H.), 1978. — Application of the Study of Organotaxy to a Generic Revision of the Family of Tydeidae (Acari, Actinedida). Thèse non publiée.
- BAKER (E.W.), 1947. — Notes on mites of the family Tydeidae (Acarina) with descriptions of two new species. *Proc. Ent. Soc. Wash.*, **49**, 133-136.
- BAKER (E.W.), 1965. — A review of the genera of the family Tydeidae (Acarina). *Advances in Acarology*, **2**, 95-133.
- BALOGH (J.), 1972. — The Oribatid genera of the world. Akadémiai Kiado éd., Budapest.
- BIERI (M.), DELUCCHI (V.) et LIENHARD (C.), 1978 a. — Ein abgeänderter Macfadyen-Apparat zur dynamischen Extraktion von Bodenarthropoden. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **51**, 119-132.
- BIERI (M.), DELUCCHI (V.) et LIENHARD (C.), 1978 b. — Beschreibung von zwei Sonden zur standardisierten Entnahme von Bodenproben für Untersuchungen an Mikroarthropoden. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **51**, 327-330.
- BRAUN-BLANQUET (J.) et JENNY (H.), 1926. — Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. *Mém. Soc. helv. Sc. nat.*, **63** (2), 183-439.

- CASSAGNAU (P.), 1961. — Ecologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les biocénoses de Collemboles. Hermann éd., Paris.
- CZERMAK (B.), 1977. — Untersuchungen über Vorkommen und Aktivität epigäischer Arthropoden im Glocknergebiet. In CERNUSCA (A.), Alpine Grasheide Hohe Tauern. Universitätsverlag Wagner, Innsbruck.
- DETHIER (M.), GALLAND (P.), LIENHARD (C.), MATTHEY (W.), ROHRER (N.) et SCHIESS (T.), 1979. — Note préliminaire sur l'étude de la pédofaune dans une pelouse alpine au Parc national suisse. *Bull. Soc. suisse Pédol.*, **3**, 27-37.
- FRANZ (H.), 1950. — Bodenzologie als Grundlage der Bodenpflege. Akademie-Verlag, Berlin.
- FRANZ (H.), 1975. — Die Bodenfauna der Erde in biozönotischer Betrachtung. Teil I: Textband, Teil II: Tabellenband. Franz Steiner Verlag, Wiesbaden.
- GALLAND (P.), 1979. — Note sur le Caricetum firmæ du Parc national suisse. *Docum. phytosiol.*, NS, **4**, 280-287.
- GISIN (H.), 1960. — Collembolenfauna Europas. Musée d'Histoire naturelle éd., Genève.
- GOELDLIN (P.), 1974. — Contribution à l'étude systématique et écologique des Syrphidae (Diptères) de la Suisse occidentale. *Bull. Soc. entom. suisse*, **47**, 151-252.
- JANETSCHKE (H.), DEZORDO (I.), MEYER (E.), TROGER (H.), et SCHATZ (H.), 1976. — Altitude- and Time related changes in Arthropod Faunation (Central High Alps: Obergurglarea, Tyrol). *Proceedings of Intern. Congress of Entomol.*, 185-207.
- KARAGOUNIS (K.), 1962. — Geologie der Berge zwischen Ufenpass, Spöltal und Val del Gallo. *Résultats recherches scient. au Parc national suisse*, **75**, 417-551.
- KRANTZ (G.W.), 1978. — A manual of Acarology. Oregon State University-Book Stores Inc. éd., Corvallis.
- LEBRUN (Ph.), 1971. — Ecologie et biocénotique de quelques peuplements d'arthropodes édaphiques. *Mém. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique*, **165**, 1-203.
- MACFADYEN (A.), 1962. — Control of humidity in three funnel-type extractors for soil Arthropods. In MURPHY (P.W.), *Soil Zoology*, 158-168. Butterworths éd., Londres.
- MANI (M.S.), 1962. — Introduction to High Altitude Entomology. Methuen éd., Londres.
- ROTH (M.), 1962. — Contribution à l'étude éthologique du peuplement d'insectes d'un milieu herbacé. *Mémoires ORSTOM* 53. Paris.
- SCHWEIZER (J.), 1956. — Die Landmilben des Schweizerischen Nationalparks 3. Teil: Sarcopiformes. *Résultats recherches scient. au Parc national suisse*, **34**, 215-375.
- THÉRON (P.D.) et RYKE (P.A.J.), 1969. — The Family Nanochestidae Grandjean (Acari, Prostigmata) with descriptions of new species from South African soils. *J. ent. Soc. Afr.*, **32** (1), 31-60.
- TOWNES (H.), 1972. — Design for Malaise Trap. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, **64**, 253-262.
- WOOD (T.G.), 1965. — New and rediscrined species of Tydeidae (Acari) from moorland soils in Britain. *Acarologia*, **7**, 663-672.