

ÉCOLOGIE. — *L'évolution des tourbières jurassiennes et de certaines de leurs biocénoses d'après les données biogéographiques relatives aux végétaux supérieurs et à un ordre d'Insectes phytophages (Lépidoptères)*. Note (*) de **Pierre Réal**, présentée par M. Pierre-Paul Grassé.

L'auteur montre que dans l'écosystème relativement fermé constitué par la tourbière, le spectre biogéographique des Lépidoptères, Insectes phytophages, recouvre selon des modalités très variables celui des plantes supérieures sur lesquelles vivent ces animaux. Dans le meilleur cas, le recouvrement partiel permet de conclure à un certain degré de liaison; celui-ci s'amenuise au fur et à mesure que l'évolution de la tourbière permet à des biocénoses nouvelles de se constituer, ce qui autorise à situer celles-ci dans l'histoire de l'écosystème.

The author shows, inside the relatively closed peat bog ecosystem, how fluctuating the biogeographic spectre of Lepidoptera overspreads the corresponding spectre of higher plants on which live these animals. In the best occurrence the partial overspreading allows to admit a moderate dependence; such a dependence decreases while, during evolution of the peat bog, appear new communities which are thus allowed to be situated in the ecosystem story.

Dans plusieurs travaux [(⁵) à (⁸)], nous avons montré que le spectre biogéographique du peuplement végétal et celui du peuplement de certains consommateurs primaires (Lépidoptères) ne sont pas en coïncidence et présentent même d'importantes différences. Dans un biotope xéothermique (⁶) nous avons établi que les consommateurs de degré plus élevé présentent un décalage supplémentaire. Une série de travaux de ce type est en cours.

Dans les tourbières de la chaîne jurassienne, ce phénomène atteint une grande netteté chez les Macrolépidoptères. Du point de vue systématique, presque toutes les familles y sont représentées alors que le sont seulement 47 familles de végétaux supérieurs sur environ 135, selon J. F. Prost (⁸); encore 17 d'entre elles semblent-elles pour le moment ne supporter aucun de ces Insectes. Un examen détaillé prouve que, dans l'intérieur des familles lépidoptériques et des grands genres, la répartition des espèces existant dans de tels milieux ne laisse qu'exceptionnellement des lacunes de plus de 10. L'ensemble donne l'image d'une transgression universelle du sous-ordre animal sur les plantes hôtes. Le phénomène est en accord certain avec la mobilité des animaux et notamment des Insectes, beaucoup plus grande que celle des végétaux au cours des fluctuations climatiques observées au Quaternaire (¹).

On sait qu'il peut exister au départ, dans une chaîne comme le Jura, deux types de tourbière souvent jumelés. Dans une couche d'eau de faible épaisseur s'installent des Cypéracées et des Mousses du genre *Hypnum*, origine de la tourbière hypnocaricière. Dans une couche d'eau profonde, ce sont les Spaignes (*Sphagnum* spp.) qui colonisent la surface puis s'épaississent et finissent par combler la collection d'eau sur plusieurs mètres d'épaisseur avec formation de tourbe en milieu de plus en plus acide. Lorsque le radeau de la tourbière sphagneuse commence à se stabiliser, s'installe une flore plus riche que celle de la tourbière hypnocaricière : en particulier prospèrent 5 espèces de Vacciniacées dont la plus connue est *Vaccinium myrtillus* L.

Le milieu hypnocaricier, prolongé par quelques transgressions locales, compte 36 végétaux supérieurs dont 23 appartiennent à la flore froide (circumsubarctique, circumboréale, arctico-alpine et apparentées), soit 64,4 %. Si l'on excepte 4 subcosmopolites et 2 européo-caucasiennes qui ne sont de toute façon pas des espèces thermophiles, toutes les autres sont de pays tempérés. Sur cette flore le pourcentage des Lépidoptères appartenant à la sphère froide n'est pas de 64,4, mais se limite à 37,5 % et n'est constitué que par quelques

espèces que l'on peut faire entrer dans les hygro-arctico-alpines selon notre définition ⁽⁴⁾ : *Coenonympha tullia* Mueller, *Mythimna impura* Hb., *Xylena vetusta* Hb. Les autres sont eurasiatiques. On peut admettre d'établir un coefficient de recouvrement biogéographique égal au pourcentage relatif faune/flore qui est ici de $37,5 \times 100/64,4 = 58 \%$.

Les *Vaccinium* sont accompagnés des *Andromeda* et *Oxycoccus* fortement mêlés aux Sphaignes. Toutes ces espèces sont circumboréales. Il n'en est pas de même des Macrolépidoptères assez nombreux qui les habitent. A l'échelle de la France entière les hygro-arctico-alpines (21 espèces) se montent à 33,9 % auxquels on pourrait adjoindre 2 espèces alpines et 3 eurosibériennes (total : 41,9 %). Nous avons nous-même retrouvé dans le Jura un bon échantillonnage, soit 14 hygro-arctico-alpines (39 %), 1 alpine et 1 eurosibérienne (au total 44,4 %). Selon l'interprétation faite de la sphère eurosibérienne il est donc possible d'avancer un pourcentage de recouvrement biogéographique de 42 à 44 environ.

Lorsque le développement de la strate suffrutescente est assez avancé s'installent en particulier les Bétulacées et Salicacées, constituant une strate plus élevée; si le Bouleau nain et le Saule rampant comptent peu, du moins *Betula pubescens* Ehrh., *Alnus incana* (L.) Moench et *A. glutinosa* (L.) Gaertn., *Populus tremula* L., *Salix caprea* L., *S. pentandra* L., etc. sont le support de la plus puissante biocénose de tourbière dans laquelle il paraît difficile d'opérer des découpages, au moins tant que de nombreuses observations de Chenilles n'auront pas été faites. Selon les auteurs il est admissible ou non de classer le Tremble dans la flore froide à laquelle appartiennent seuls *Alnus incana* et *Betula nana*, ce qui porte cette flore entre 29 et 43 %. Les autres végétaux sont de caractère tempéré sous cette réserve que certains restent tempérés froids (*S. repens*, *S. pentandra* et *Betula pubescens*). Nous avons retrouvé près de la moitié de la faune virtuelle française de ces végétaux (75 espèces sur 156). Sont hygro-arctico-alpines à l'échelle de la France 9,6 % des espèces, à l'échelle du Jura, 10,7 %. Le recouvrement peut donc s'estimer selon les deux hypothèses précitées entre 38 et 25 %. On remarquera que le faible nombre des espèces végétales en jeu rend les estimations délicates. Toutefois la décroissance du taux de recouvrement entre les sphères froides est indubitable.

Il est d'autant plus logique de l'admettre que les Bétulacées-Salicacées sont les premières à admettre une faune chaude notable qui est absente dans la grande biocénose à Cypracées et presque complètement (3 %) dans la biocénose bien individualisée à Vacciniacées. Nous reconnaissons à l'échelle de la France 9 % de macrolépidoptères des sphères atlantoméditerranéenne et méditerranéoasiatique ou d'Europe méridionale. A l'échelle du Jura ce nombre est réduit à 5,3 %.

Tant que la tourbière hypnocaricière est encore très humide et pendant une longue phase du développement de la Bétulaie-Salicaie, se forme une biocénose sur les *Galium*. De ceux-ci, une seule espèce typique du milieu, *G. boreale* L., appartient à la flore européenne froide; toutes les autres sont des eurasiatiques (ou européennes au sens large). Alors qu'en France 5 lépidoptères se classent dans les sphères froides, une seule est présente dans le Jura, sur 27 possibles, d'où un recouvrement très faible, de 3,7 sur 17, soit 22 %, dont la signification souffre encore de l'effectif réduit des espèces. Mais, chose essentielle, la faune chaude comporte 4 espèces, soit environ 15 % (pour la France 20,5 %) : les Rubiacées marquent donc un assez fort progrès de la faune chaude.

Sur tourbière âgée et bombée, lorsque la surface se dessèche et s'échauffe fortement (W. Matthey a mesuré jusqu'à 60°C) ⁽⁸⁾, se développe *Calluna vulgaris* (L.) Hull. qui est eurosibérienne mais ne supporte qu'une hygro-holarctique vraie, *Cloantha solidaginis* Hb.; 3 autres lépidoptères peuvent entrer dans la faune froide avec une certitude variable; sur

18 hôtes, le pourcentage de recouvrement tombe entre 22 et 11 %. Par contre 4 espèces typiques des sphères méditerranéennes, notamment *Lycophotia porphyrea* D. et Schiff. [(²), (⁶), (⁸)], portent le pourcentage de faune chaude à 22.

Parmi les plantes très caractéristiques figurent *Menyanthes trifoliata* L. et *Primula farinosa* L. La première est circumboréale mais ne supporte que deux hôtes eurasiatiques, dont la célèbre *Apatele menyanthidis* View. qui est une grande rareté en France. *Primula farinosa*, également circumboréale, nourrit par contre la Chenille de *Melitaea (Euphydryas) glaciegenita* Vrty. (= *merope* De Pr.), espèce boréo-alpine longtemps prise pour une simple forme de *M. (E.) aurinia* Rott., eurosibérienne qui vit sur *Succisa praemorsa* (Gilb.) Aschers., également eurosibérienne, souvent hors des tourbières proprement dites. Cet exemple de séparation de couples d'espèces dans deux sphères biogéographiques différentes est remarquable.

Les biocénoses précitées regroupent 168 macrolépidoptères sur 306 que nous reconnaissons comme endémiques en tourbière. Sur ces 168, 32 sur 49 appartiennent à la faune froide, 123 sur 207 au fond commun eurasiatique et européen, 13 sur 50 à la faune chaude.

Il apparaît alors que les autres biocénoses contiennent seulement 12,3 % de faune froide (contre 19, %), 60,8 % de faune sans caractère marqué (au lieu de 73,3), mais 26,9 % de faune chaude (contre 7,7 %). Le support végétal appartient essentiellement aux familles suivantes : Polygonacées, Légumineuses, Rosacées, Œnothéracées, Rhamnacées, Primulacées, Scrofulariacées, Caprifoliacées, Composées; quelques familles jouent un certain rôle (Cupressacées, Abiétacées, Caryophyllacées, Violacées, Borriginacées, Labiacées). Les autres ne sont que des comparses négligeables. Un travail plus détaillé, dans lequel sont inclus les microlépidoptères, a été entrepris et, probablement, apportera des compléments intéressants lorsque l'inventaire de ces animaux, encore trop incomplet, fournira des chiffres peu susceptibles d'être notablement modifiés. En tout cas, on constate de façon évidente qu'avec le développement dans les tourbières d'espèces ou de familles végétales de moins en moins caractéristiques, s'amplifie la transgression de la faune chaude, alors que 50 % de la flore support reste du type froid et que la fraction chaude de celle-ci ne dépasse pas 13 %, mais est définitivement apparue. Cette fraction chaude est nulle dans les autres supports biocénotiques végétaux.

Le phénomène qui a autorisé la plus forte arrivée de lépidoptères est un type de polyphagie que nous avons étudié (⁸) et dans lequel les plantes hôtes appartiennent à deux familles ou ensembles systématiques sans rapports réciproques évidents. Par exemple, parmi les lépidoptères vivant dans la biocénose à Bétulacées-Salicacées existe une série d'hôtes des Tilleuls, Sorbiers, Érables, Ormes, Rhamnacées, et surtout Rosacées (cf. *Ceruridae*, *Geometridae*) : il s'agit d'une pseudo-oligophagie d'abord *sensu* E. M. Hering (³), ensuite plus large. Au-delà, beaucoup de *Geometridae* de la biocénose à *Galium* se retrouvent sur Polygonacées, Composées, Labiacées, etc. et même (rarement) sur *Vaccinium* et Salicacées. Enfin survient une polyphagie de degré supérieur qui s'avère très difficile à circonscrire mais qui ne semble pas avoir joué dans le peuplement des tourbières (sauf dégradées) le rôle important de la pseudo-oligophagie.

(*) Séance du 6 février 1978.

(¹) G. R. COOPE, A. MORGAN et P. J. OSBORNE, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 10, 1971, p. 87-101.

(²) C. DEBROISE, *Thèse*, Rennes, 1977.

(³) E. M. HERING, *Biology of leaf miners*, 's Gravenhage, 1951.

(⁴) P. REAL, *Comptes rendus*, 280, série D, 1975, p. 1611.

(⁵) P. REAL, J. CHARLIER, J. F. PROST, M. CONTET, J. Cl. ROBERT et J. FRANÇOIS, *Publ. Sect. Biol. Écol. anim. Sta. Bonnevaux*, fasc. 24, 1975.

(⁶) P. REAL, Rapport pour la mise en réserve de la corniche de Chassagne et du ravin de Valbois (Doubs), non publié, 19 décembre 1975, p. 79-80.

(⁷) P. REAL, *Cahiers IV de Luberon-Nature*, 1977, p. 95-124.

(⁸) P. REAL, J. F. PROST, J. CHARLIER, M. CONTET, W. MATTHEY, H. ROUX, J. Cl. ROBERT, J. Y. CRETIN, J. FRANÇOIS et Coll., *Connaissance et sauvegarde des tourbières de la chaîne jurassienne*, Comité de Liaison pour les Recherches écofaunistiques dans le Jura, 1 vol., 1977, p. 540.

Laboratoire de Biologie et Écologie animales.

Faculté des Sciences et des Techniques. Université de Besançon, 23030 Besançon Cedex.