

BIOLOGIE ÉVOLUTIVE DES POPULATIONS OUEST-EUROPÉENNES
DE CROCIDURES (*MAMMALIA, INSECTIVORA*). II. — ÉCOLOGIE
COMPARÉE DE *CROCIDURA RUSSULA* HERMANN, 1780
ET DE *CROCIDURA SUAVEOLENS* PALLAS, 1811
DANS LE MIDI DE LA FRANCE ET EN CORSE :
ROLE PROBABLE DE LA COMPÉTITION
DANS LE PARTAGE DES MILIEUX

Françoise POITEVIN (1 et 4), Josette CATALAN (2),
Roger FONS (3 et 4) et Henri CROSET (2 et 4)

Les modalités de partage de l'espace entre espèces affines ont suscité de nombreux travaux, la compétition inter-spécifique étant très souvent évoquée comme mécanisme déterminant.

Dans cet esprit, différents modèles animaux ont été étudiés parmi les Protozoaires, les Insectes et les Vertébrés (revues in Barbault, 1981 et Schoener, 1983).

Chez les Soricidae, l'étude de Croin Michielsen (1966) a mis en évidence l'importance de la compétition inter et intraspécifique sur la distribution de *Sorex araneus* et *Sorex minutus*. Son travail suggère également l'existence de relations compétitives entre *Sorex* et crocidures, du moins durant les saisons où les ressources alimentaires sont réduites. De fait, ces deux groupes (Soricinae et Crocidurinae) présentent, dans toute la région paléarctique, des répartitions complémentaires.

Chez les Crociduriné, les patrons de distribution des trois espèces européennes montrent qu'il existe une vaste zone de sympatrie au niveau de l'Europe occidentale. Parmi ces espèces, *Crocidura russula* et *Crocidura suaveolens* ont des aires de répartition qui se chevauchent dans le sud de la France (Poitevin *et al.*, 1986).

Des observations préliminaires avaient révélé l'existence de zones de syntopie, des fréquences différentes entre les deux espèces suivant les milieux et l'exclusion systématique de l'une d'elles en conditions insulaires. Ces faits pouvaient avoir deux explications : ou bien les deux crocidures avaient des besoins écophysologiques différents, ou bien elles entraient en compétition pour le partage des ressources et de l'espace. Afin de trancher entre ces deux hypothèses, nous avons étudié les modalités de co-existence des deux musaraignes dans plusieurs situations écologiques en comparant l'abondance relative des deux espèces, leur distribution écologique et leur mode d'occupation de l'espace.

(1) Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés. Ecole Pratique des Hautes Etudes. U.S.T.L., Place Eugène-Bataillon, F-34060 Montpellier Cedex.

(2) Institut des Sciences de l'Evolution, Unité associée au CNRS 327. Même adresse.

(3) Laboratoire Arago, Unité associée au CNRS 117, F-66650 Banyuls-sur-Mer.

(4) GRECO/CNRS 130082. Biologie comparée des populations de petits vertébrés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude a été menée à 2 échelles de perception : celle de la région méditerranéenne française en conditions insulaire et continentale, et celle de diverses stations représentatives de conditions écologiques extrêmes pour les espèces considérées.

En fonction de ces niveaux d'étude, plusieurs techniques d'échantillonnage ont été utilisées. L'examen de pelotes de rejection de rapaces nocturnes a permis de dresser la distribution des deux espèces dans le sud de la France. Au cours de cette analyse, les données de présence des taxons étudiés ont été complétées par une indication de leur abondance relative dans chaque station.

Cette phase des recherches a permis de déterminer les zones où *Crocidura russula* vit seule, celles où les deux espèces sont syntopiques avec dominance numérique de *Crocidura russula* et celle où la situation inverse est réalisée. A partir de ces éléments, trois stations des environs de Montpellier (Fig. 1) correspondant à ces trois situations ont alors été choisies et leurs populations de crocidures étudiées par la méthode des quadrats. La quatrième situation, *Crocidura suaveolens* seule présente, est réalisée en Corse.

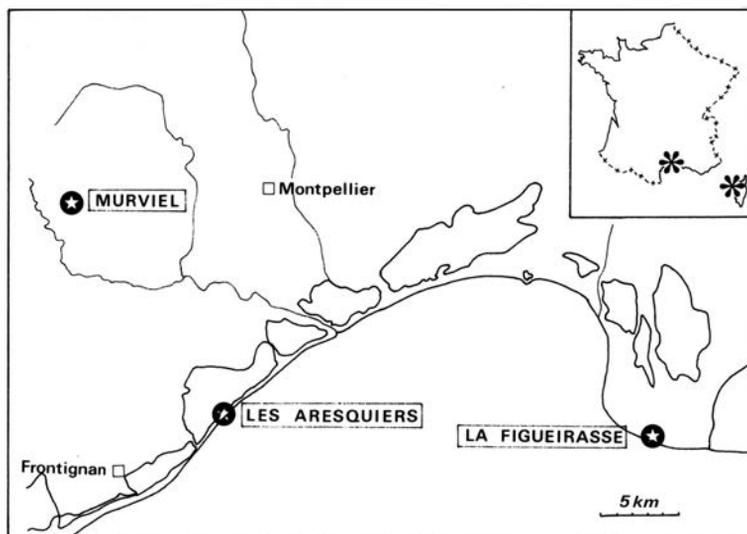


Figure 1. — Localisation des stations d'étude dans le sud de la France et en Corse.

Station I : Murviel-les-Montpellier

Le premier quadrat est tout à fait représentatif d'une garrigue dégradée sur calcaire compact. Sa superficie est de 9 ha (300 m × 300 m) sur lesquels ont été mis en place 121 points de piégeage, répartis dans 5 milieux différents (Fig. 2) :

- milieu I : garrigue basse à Brachypode rameux, Thym et buissons épars de Genévrier oxycèdre et de Ciste blanc (*Brachypodium ramosum*, *Thymus vulgaris*, *Juniperus oxycedrus* et *Cistus albidus*),
- milieu II : garrigue à Genêt scorpion avec Lentisque et Filaria (*Genista scoparia*, *Pistacia lentiscus* et *Phillyrea angustifolia*),
- milieu III : garrigue dense à Chêne kermés (*Quercus coccifera*),
- milieu IV : taillis de Chêne vert (*Quercus ilex*),
- milieu V : zone récemment défrichée en vue de reboisement, parsemée de Chênes verts isolés et envahie de graminées au printemps.

Cinq espèces de micromammifères ont été capturées dans cette zone : le Loir (*Glis glis*), le Campagnol des neiges (*Microtus nivalis*), le Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), la Souris sauvage (*Mus spretus*), la Musaraigne musette (*Crocidura russula*).

Station II : La Figueirasse

Située en Petite Camargue, cette station voisine le phare de l'Espiguette. La structure géomorphologique et les types de végétation qui en résultent, sont la conséquence de l'action conjuguée des alluvions du Rhône, des courants marins et des vents. Le quadrat se caractérise par une succession de dunes et de bas-fonds ou « baisses ». Dans ce type de milieu, plusieurs facteurs abiotiques sont importants pour la répartition des êtres vivants :

— la présence d'eau douce (lentille d'eau douce à proximité de la surface, sous les dunes) ou d'eau saumâtre,

— la nature du substrat constitué de sable mobile ou fixé.

L'ensemble de ces facteurs intervient selon plusieurs gradients maintenant bien connus grâce aux travaux de Corre (1971). Ces différents gradients s'expriment en fonction du relief et de la distance à la mer. La végétation intègre ces différences et constitue ainsi un bon révélateur des conditions de milieu. C'est donc à partir des différentes associations végétales qu'ont été définis 6 milieux (Fig. 3) dont les caractéristiques sont données dans le tableau I.

TABLEAU I
Caractéristiques des 6 milieux définis sur le quadrat de Petite Camargue (La Figueirasse).

Milieu	PRINCIPALES PLANTES	ABONDANCE	LITIERE	SOL NU	SUBSTRAT	RELIEF
I	<i>Ammophila arenaria</i>	+++	0	> 75%	mobile	grande dune
II	<i>Erianthus ravennae</i> <i>Helychrysium stoechas</i> <i>Schoenus nigricans</i> <i>Oenothera biennis</i> <i>Euphorbia paralias</i> <i>Anthemis maritima</i>	++ ++ + + + +	0	25-75%	mobile	petite dune
III	<i>Schoenus nigricans</i> <i>Phillyrea angustifolia</i> <i>Scirpus holoschenus</i> <i>Inula viscosa</i> <i>Artemisia gallica</i> <i>Bryophytes</i>	++ + + + + ++	< 100%	25 à 50%	fixé	zone ouverte
IV	<i>Schoenus nigricans</i> <i>Juncus maritimus</i> " <i>acutus</i> " <i>onceps</i> <i>Inula viscosa</i> <i>Spartina versicolor</i> <i>Agrostis alba</i> <i>Carex distans</i> <i>Erianthus ravenae</i>	+++ ++ + + + + + + +	100%	0	fixé	"baisse" ou bas fond
V	<i>Salicornia fruticosa</i> <i>Obione portulacoïdes</i> <i>Inula crithmoïdes</i> <i>Juncus maritimus</i> <i>Limonium vulgare</i> " <i>virgata</i> " <i>bellidifolium</i> <i>Carex distans</i>	++ ++ + + + + + +	0		salé	sansouire
V	<i>Arthrocnemum glaucum</i> <i>Salicornia fruticosa</i> <i>Limonium bellidifolia</i>	++ ++ +	0		salé	"
VI	<i>Scirpus maritimus</i>	++	0			
VI	<i>Juncus maritimus</i> <i>Inula viscosa</i>	++ +	0			

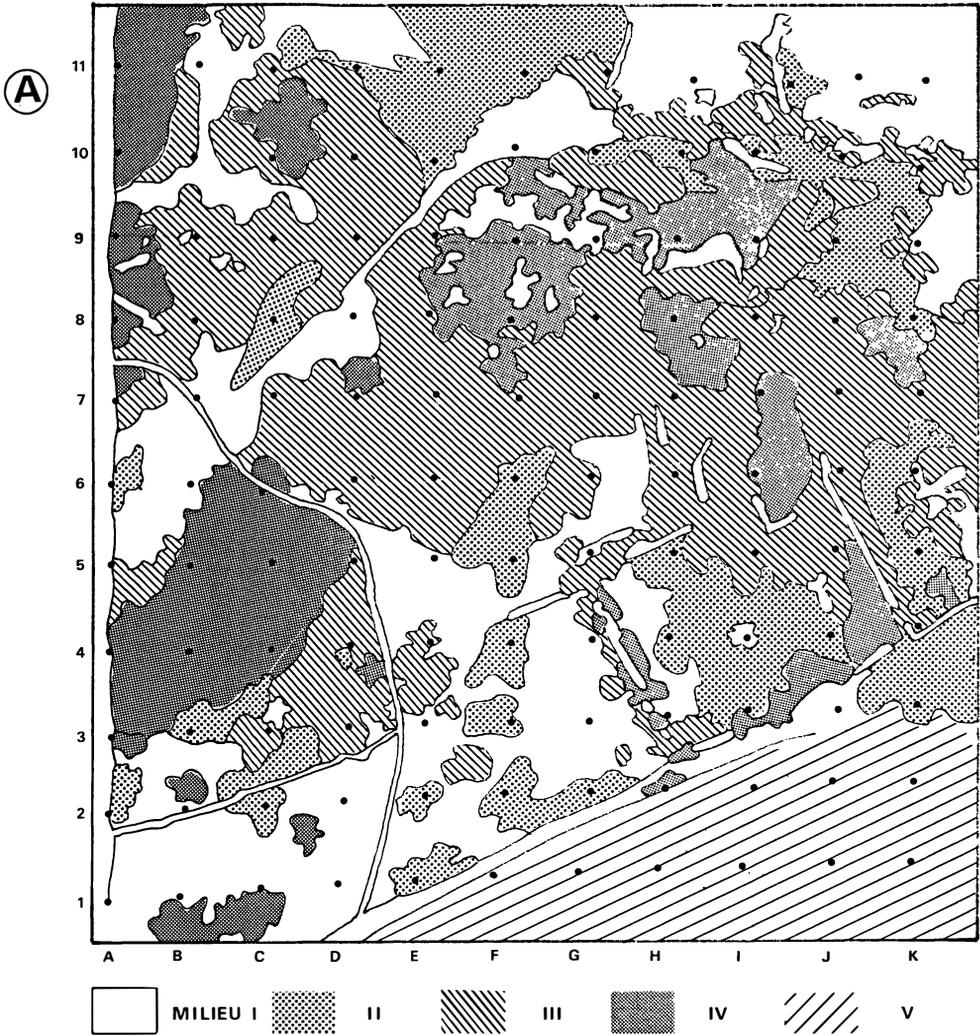


Figure 2 A. — Quadrat de Murviel, carte des milieux : milieu I, garrigue basse à *Brachyode rameux* ; milieu II, garrigue à *Genêt scorpion* ; milieu III, garrigue dense à *Chêne kermès* ; milieu IV, taillis de *Chêne vert* ; milieu V, zone défoncée en vue d'un reboisement.

Le quadrat a une superficie de 18 ha (600 m × 300 m) sur lequel ont été balisés 231 points de piégeage.

Outre les deux espèces qui nous intéressent directement, 5 espèces de Rongeurs ont été capturées : le Lérot (*Eliomys quercinus*), le Mulot sylvestre, la Souris domestique (*Mus musculus domesticus*), le Rat noir (*Rattus rattus*), le Campagnol agreste (*Microtus agrestis*).

Station III : Les Aresquiers

Ce quadrat de 18 ha (100 à 250 m × 1 000 m), est situé sur le cordon littoral de Palavas à Frontignan, entre la mer et l'étang de Vic. Dans ce secteur, le lido très étroit est constitué de galets

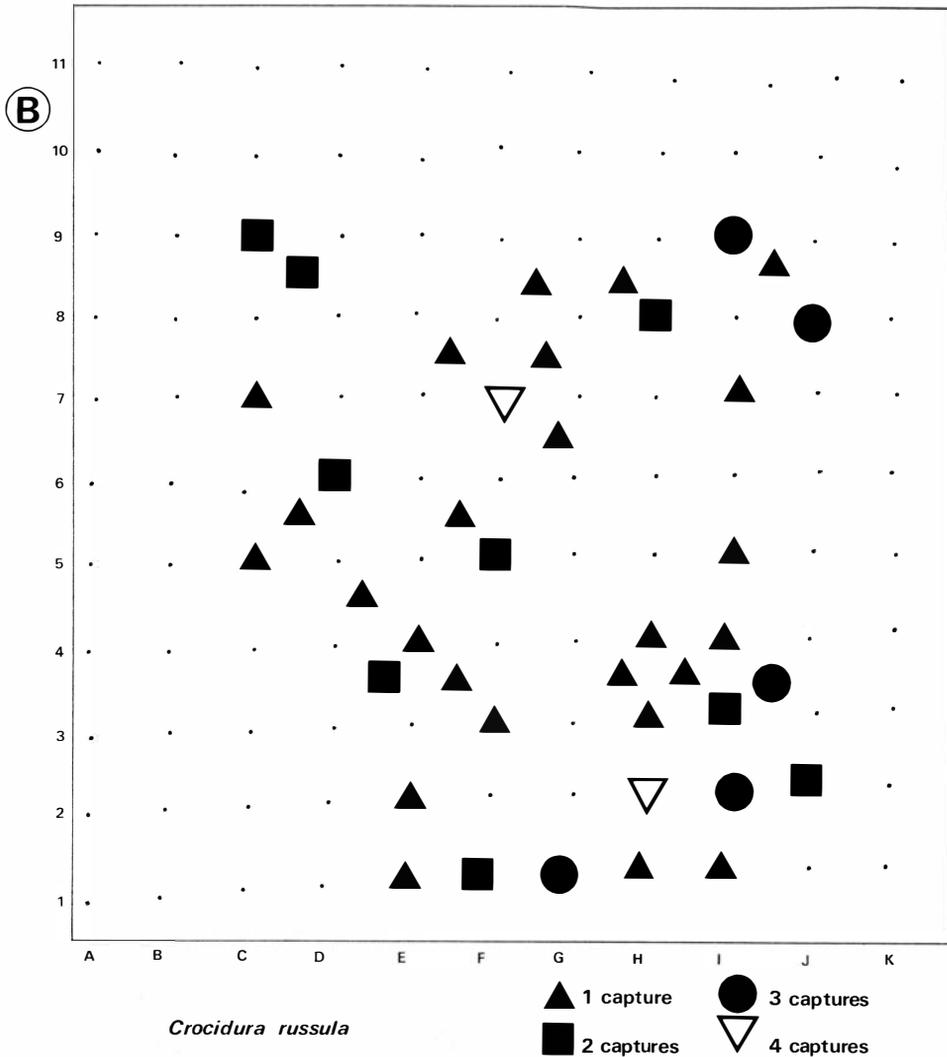


Figure 2 B. — Quadrat de Murviel. Ensemble des points de capture de *Crocidura russula*.

et de graviers grossiers, recouverts par endroits de dunes basses, côté mer et de sables coquilliers colmatés par des limons et des argiles, côté étang. Cette structure géomorphologique contrastée est reflétée par les groupements végétaux : les dunes sont colonisées par l'Oyat (*Ammophila arenaria*) selon leur hauteur et leur degré de fixation, les zones de sables grossiers par la Crucianelle (*Crucianella maritima*), et les zones de galets par le Percepiere (*Crithmum maritimum*). En arrière de ce cordon apparaissent des groupements de plus en plus halophiles, pelouse à Chouin (*Schoenus nigricans*), pelouse à Spartine (*Spartina versicolor*), pelouse à Jonc maritime (*Juncus maritimus*) et enfin sansouire à Salicornes (*Salicornia fruticosa*, *Arthrocnemum glaucum* et *Salicornia herbacea*). Ce cordon littoral très étroit est soumis aux attaques incessantes de la mer, lors des coups de vent du sud-est, et à la montée des eaux de l'étang lors de fortes pluies. La surface effectivement piégée est donc variable d'une saison à l'autre.

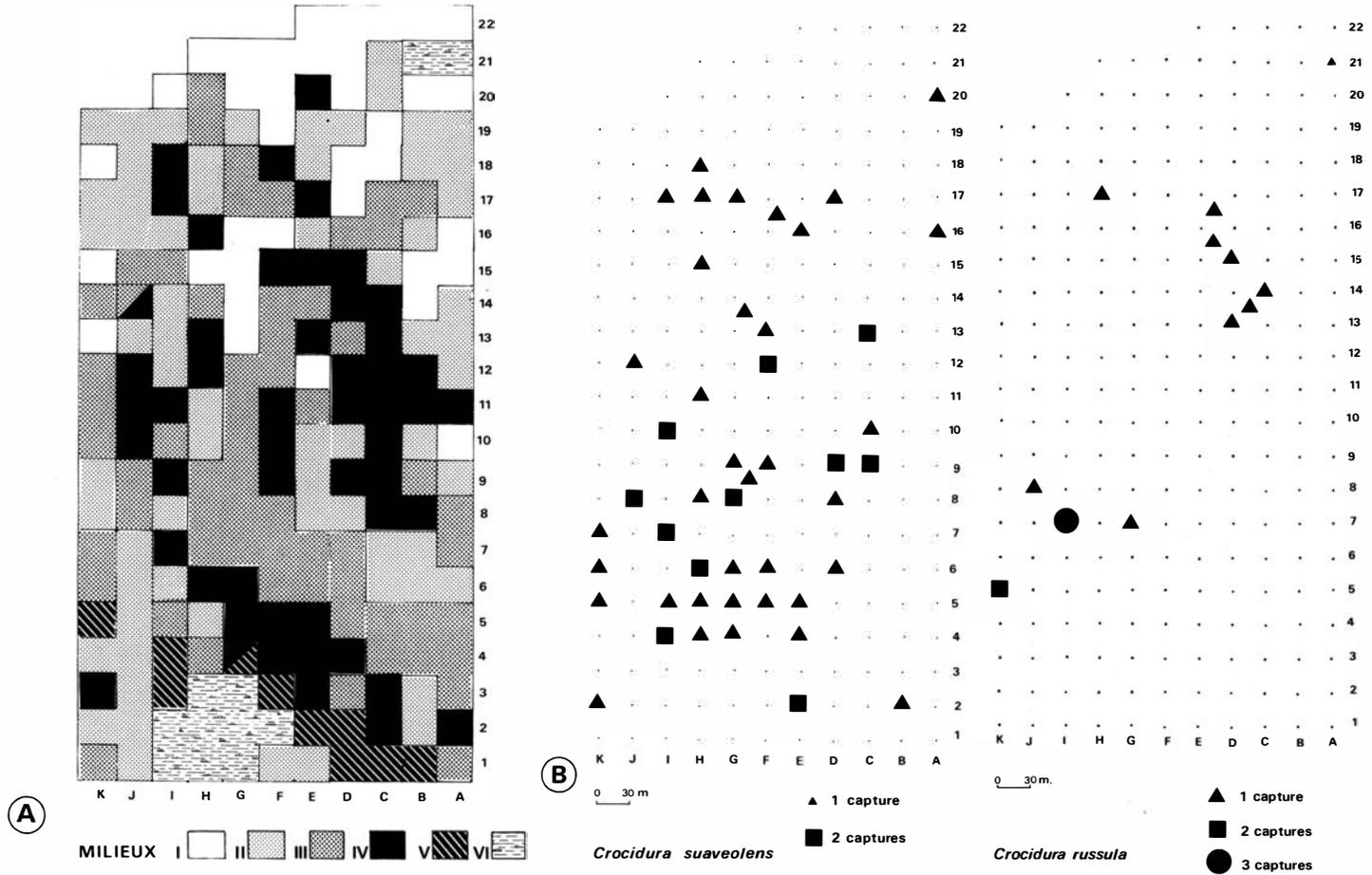


Figure 3. — Quadrat de Petite Camargue (Domaine de la Figueirasse) ; A, carte schématique des différents milieux (détails au tableau I) et B, ensemble des points de captures des deux espèces.

Six espèces de micromammifères y ont été capturés : le Rat surmulot (*Rattus norvegicus*), le Mulot, la Souris sauvage, la Souris domestique, la Musaraigne musette et la Musaraigne des jardins.

Station IV : Elbo (Corse)

Située dans la réserve de Scandola, au sud de Calvi, ce quadrat de 3 ha recouvre le fond du vallon d'Elbo (Fig. 4) ; il a été prolongé par 3 lignes de pièges en direction de la plage, l'ensemble ayant une superficie de 3,76 ha. Cinq faciès de végétation sont représentés :

— milieu I, une zone dégradée à *Cistus monspeliensis* et *Polygonum scoparium* sur sol rocheux,

— milieu II, une zone à *Pistacia lentiscus* dense au bord des ruisseaux avec *Phillyrea latifolia*, *Viburnum tinus*, *Ruscus aculeatus*...,

— milieu III, un maquis élevé à *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Phillyrea latifolia* et *Viburnum tinus*,

— milieu IV, un oleo-lentiscetum sur rocher avec *Erica arborea*, *Cistus monspeliensis*, *Phillyrea latifolia* et *Phillyrea angustifolia*, *Olea europaea*,

— milieu V, des friches à *Inula viscosa*, *Ferula communis* et *Euphorbia helioscopia*.

Quatre espèces de micromammifères ont été capturées : le Rat noir, le Mulot, la Souris domestique et la Musaraigne des jardins.

Ces quadrats ont été échantillonnés selon une maille carrée matérialisée à demeure sur le terrain par des jalons. La maille utilisée est de 30 m sur le continent, de 20 m en Corse. Au moment du piégeage, deux pièges grillagés sont placés à chaque jalon durant 3 nuits à la capture ; les animaux sont marqués par amputation des phalanges puis relâchés au point de capture. La semaine suivante, la recapture est réalisée pendant deux nuits selon cette même maille de piégeage. Sur le continent, des pièges sont également placés en inter-jalons. Ce protocole a permis de vérifier que la maille de 30 m n'était pas supérieure aux déplacements moyens des animaux (détail in Duplantier *et al.*, 1984). Ces quadrats ont été suivis sur un cycle annuel, à raison d'un piégeage par saison.

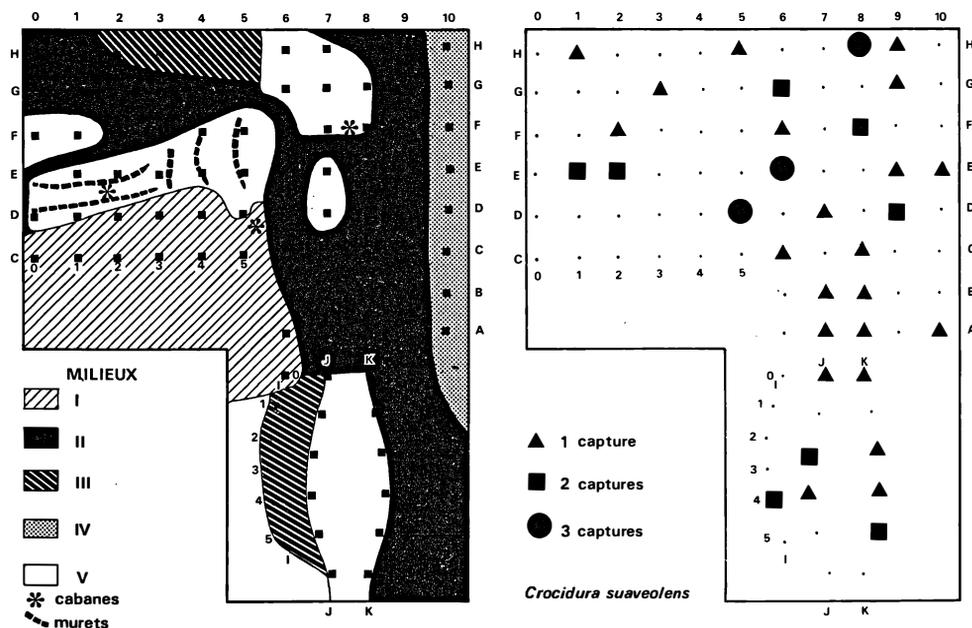


Figure 4. — Quadrat d'Elbo (Corse) : A, carte des différents milieux : milieu I, zone dégradée à Ciste ; milieu II, zone à Pistachier ; milieu III, maquis à Arbousier et Bruyère ; milieu IV, oleo-lentiscetum ; milieu V, friche à Inule ; B, ensemble des points de capture de *Crocidura suaveolens*.

DISTRIBUTION MÉSOLOGIQUE DES DEUX CROCIDURES DANS LE SUD DE LA FRANCE ET EN CORSE

Espèce ouest-méditerranéenne, la Musaraigne musette apparaît dans les analyses de pelotes avec une fréquence de plus de 50 % dans la moitié sud de son aire, pour diminuer progressivement vers le nord (Fig. 5 A). Un schéma similaire se retrouve sur un gradient altitudinal, dans le Midi de la France, *Crocidura russula* est très bien représentée dans les pelotes provenant des différents étages de végétation rencontrés entre 0 et 800 m d'altitude, mais régresse à partir de l'étage montagnard. Dans ces conditions climatiquement rigoureuses, son anthropophilie lui permet de survivre en petits groupes (Genoud et Hausser, 1979 ; Fons *et al.*, 1980 ; Libois *et al.*, 1983).

Si elle est localisée en altitude près des habitations, elle occupe en région méditerranéenne une plus grande gamme de milieux qui ont pu être définis par piégeage.

Dans la série du Chêne liège, *Crocidura russula* fréquente aussi bien les zones de vignes, les friches que le maquis et la forêt de *Quercus suber* (Fons, 1975). Dans la série du Chêne vert, elle semble occuper préférentiellement la garrigue dense à Chêne kermès plutôt que les zones ouvertes à *Brachypode rameux*.

Crocidura suaveolens présente une répartition plus réduite que *Crocidura russula* aussi bien régionalement qu'altitudinalement (Fig. 5 B). En Provence elle est plus régulièrement distribuée qu'en Languedoc et occupe aussi bien les milieux ouverts que forestiers des étages méditerranéen et collinéen (Orsini, 1981). En Languedoc, très abondante en Petite Camargue et sur le littoral, elle fait défaut dans les zones plus arides de garrigue. Dans les Albères, elle est surtout fréquente dans tous les biotopes de la série du Chêne liège (Fons, 1975). En Corse, on la rencontre dans les biotopes les plus humides ; elle semble éviter les zones de maquis trop dégradées. Elle monte en altitude jusqu'à 1 500-2 000 m.

Les patrons de distribution des deux espèces diffèrent donc quelque peu ; la distribution de *Crocidura russula* paraît plus homogène que celle de *Crocidura suaveolens* du fait de son adaptation aux milieux anthropisés. *Crocidura suaveolens* semble, en revanche, affectée par ce facteur, comme le constate également Libois (1984) : elle n'est en fait abondante que dans les secteurs les plus humides et/ou les plus forestiers (Camargue et littoral languedocien, Provence et Albères). En Languedoc les deux espèces ne coexistent finalement que dans les milieux littoraux.

ÉCOLOGIE COMPARÉE DES DEUX CROCIDURES À L'ÉCHELLE DE LA STATION

Les différents travaux consacrés jusqu'à présent aux crocidures ont été réalisés avec des protocoles différents ; chaque auteur a employé un type de piège et une méthodologie particulière (Spencer-Booth, 1963 ; Rood, 1965 ; Fons, 1975 ; Genoud et Hausser, 1979 ; Genoud, 1981). Généralement, seuls de petits quadrats (quelques centaines de mètres carrés à un hectare) ont été échantillonnés avec une maille de l'ordre de 5 à 10 mètres. C'est donc la première fois que les musaraignes sont étudiées sur de grandes superficies.

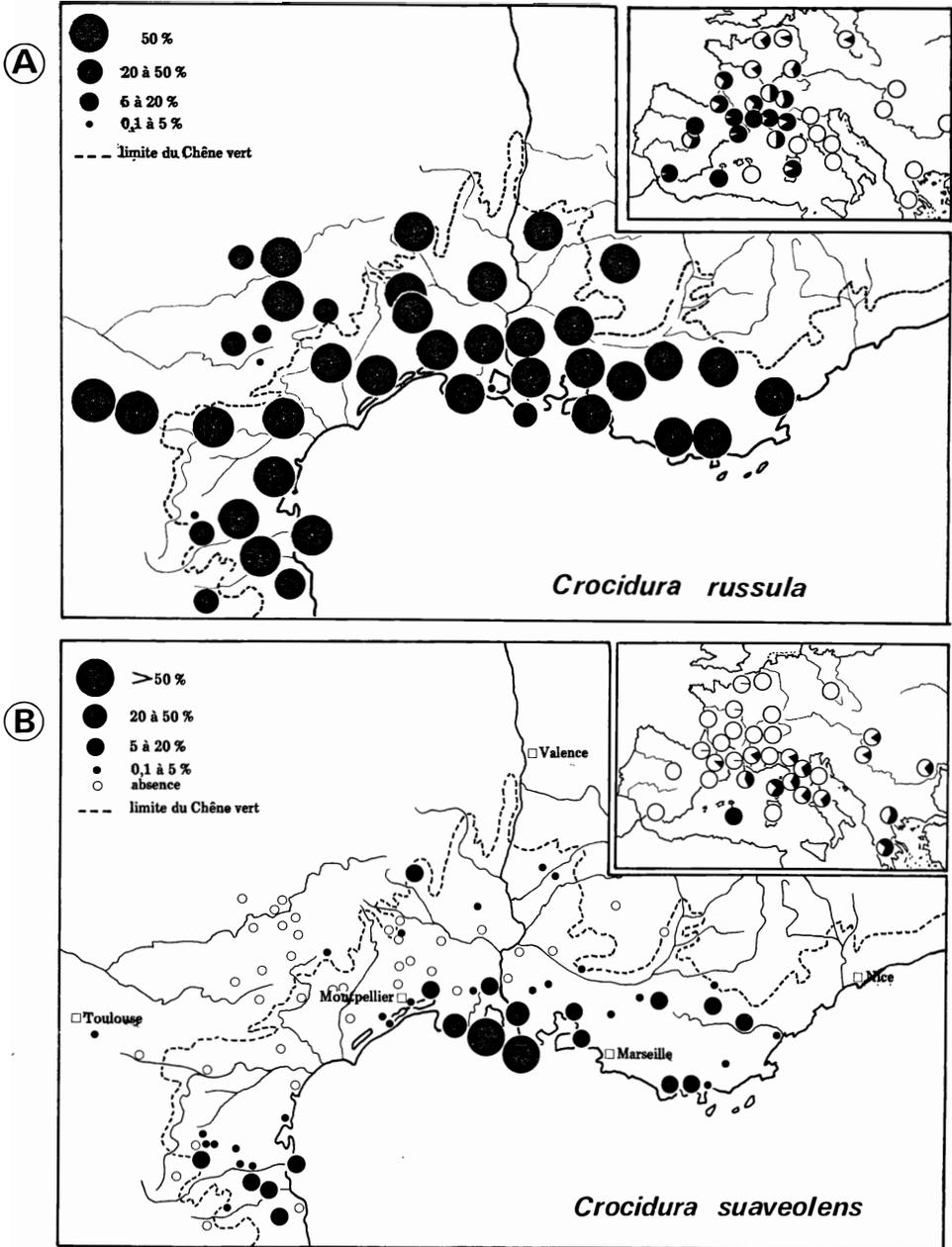


Figure 5. — Fréquence par rapport à l'ensemble des Soricidés dans le régime de la Chouette Effraie de *Crocidura russula* (A) et de *Crocidura suaveolens* (B). (Cartes établies à partir de données personnelles et de celles de : Bovet, 1963 ; Saint Girons et Martin, 1973 ; Schmidt, 1973 ; Niethammer, 1974 ; Vesco, 1974 ; Renzoni et Lovari, 1975 ; Lopez-Gordo *et al.*, 1977 ; Veiga, 1978 ; Delmée *et al.*, 1979 ; Görner, 1979 ; Popescu et Barbu, 1979 ; Vargas et Antunez, 1981 ; Orsini, 1978 ; Aulagnier *et al.*, 1980 ; Contoli et Sammuri, 1981 ; Henry, 1982 ; Contoli *et al.*, 1983 ; Libois *et al.*, 1983 ; Bergier (à paraître) et Bayle (non publiées)).

Les rendements de piégeage obtenus à la Figueirasse varient de 0,5 à 7,5 % et à Murviel de 0,4 à 9,1 %. Quant aux taux de recapture, ils semblent assez variables, mais il est possible que, comme cela vient d'être démontré chez les mulots (Duplantier *et al.*, 1984), l'amputation des phalanges entraîne une diminution des captures pendant les jours suivants, ce qui pourrait expliquer les faibles taux de recapture observés. Par ailleurs, il semble que les conditions météorologiques jouent un rôle important sur l'activité des musaraignes et donc sur le rendement du piégeage. Celui-ci est bien meilleur lorsque l'hygrométrie de l'air est importante, ce qui rejoint les observations de plusieurs auteurs sur d'autres espèces de musaraignes (Doucet et Bider, 1974).

1. Distribution des deux espèces sur les quadrats

D'après les piégeages successifs réalisés sur les trois quadrats continentaux, on constate que *Crocidura suaveolens* ne coexiste avec *Crocidura russula* que dans les milieux littoraux et manque totalement sur le quadrat de Murviel situé en garrigue. Sur les deux quadrats littoraux, les fréquences relatives des 2 espèces s'inversent entre la Figueirasse où *Crocidura suaveolens* domine et les Aresquiers où elle est minoritaire.

Si l'on fait le parallèle avec la distribution des deux souris (Tab. II) sur un gradient de xéricité décroissante, on peut remarquer qu'une seule souris, *Mus spretus* et une seule musaraigne, *Crocidura russula*, colonisent la garrigue (station 1) ; les deux souris et les deux musaraignes vivent en syntopie dans la station 3 où existe une mosaïque de milieux humides (dunes) et physiologiquement arides (zones salées) ; la Corse est occupée par un seul couple d'espèces à nouveau *Mus musculus domesticus* et *Crocidura suaveolens* ; en petite Camargue toutefois (Station 2), n'existe qu'une seule souris, *Mus musculus domesticus* et les deux musaraignes, mais alors *Crocidura suaveolens* domine numériquement.

Sur le quadrat de garrigue (Station 1), les captures de *Crocidura russula* se distribuent dans les 5 milieux définis précédemment, de façon non aléatoire ($\chi^2 = 29,88$ pour 4 ddl ; différence significative au risque 0,001). Le profil écologique (Fig. 6) montre que les musaraignes sont plus abondantes dans la garrigue dense à Chêne kermès (milieu III) et celle à Genêt scorpion (milieu II)

TABLEAU II
Fréquences relatives (F) des deux espèces de *Crocidures*
et des deux espèces de souris établies par piégeage
dans les 4 stations d'étude (n = nombre de captures).

	GARRIGUE (Murviels)	LIDO (Les Aresquiers)		PETITE CAMARGUE (La Figueirasse)		CORSE (Elbo)
	<i>C. russula</i>	<i>C. russula</i> / <i>C. suaveolens</i>		<i>C. russula</i> / <i>C. suaveolens</i>		<i>C. suaveolens</i>
F	100 %	74 %	26 %	23 %	77 %	100%
(n)	(45)	(32)	(11)	(25)	(81)	(33)
	<i>Mus spretus</i>	<i>Mus spretus</i> / <i>Mus m. domesticus</i>		<i>Mus m. domesticus</i>		<i>Mus m. domesticus</i>
F	100 %	32 %	68 %	100 %		100%

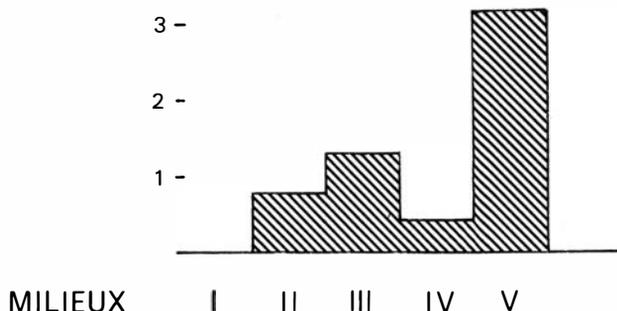


Figure 6. — Profil écologique de *Crocidura russula* dans la station I, de garrigue.

que dans les bosquets de Chêne vert (milieu IV) ; tandis qu'elles fréquentent peu les zones très ouvertes à Brachypodes, elles dominent dans le milieu V. Ce milieu doit leur offrir des possibilités de refuge plus grandes entre les blocs disloqués et certainement plus de proies.

Aux Aresquiers (Station 3), *Crocidura russula* est 3 à 4 fois plus abondante que *Crocidura suaveolens*.

Ce quadrat ayant été complètement submergé par la mer durant l'hiver 1979-80, pratiquement tous les animaux ont été noyés, sauf sur la partie ouest. Sur ce secteur, nous avons effectué un quadrat (soit 54 000 m²) en novembre 1980 qui nous a permis de capturer 15 *Crocidura russula* et 8 *Crocidura suaveolens*. Les animaux étant peu nombreux, ces résultats ne possèdent qu'une valeur indicative. On constate, néanmoins, que :

- il n'y a aucun point de capture commun aux deux espèces,
- *Crocidura russula* semble occuper préférentiellement les secteurs les plus secs et les anciennes cultures,
- *Crocidura suaveolens* se rencontre, quant à elle, du côté des étangs et dans les secteurs plus humides.

A la Figueirasse (Station 2), *Crocidura suaveolens* est, inversement, 3 à 4 fois plus abondante que *Crocidura russula* et cet écart se maintient pendant la totalité du cycle annuel.

Les milieux les plus ouverts et ceux où le sable est mobile sont les moins fréquentés. Par contre, les milieux III, IV et V pour lesquels le recouvrement végétal est important, et où le sol est fixé et couvert de litière, attirent les musaraignes.

La distribution des captures entre les différents milieux varie suivant les saisons : les milieux I et II ne sont fréquentés qu'en automne et en hiver. En été, ces milieux dunaires sont excessivement secs et les températures qui y règnent sont de l'ordre de 50 °C à la surface, de 15 à 20° à 10 cm de profondeur et de l'ordre de 18° à l'abri de la végétation (Bigot *et al.*, 1977) ; on comprend dès lors que les crocidures les évitent durant cette saison. Les milieux III, IV et V offrent les meilleures conditions d'existence, aussi bien pour les musaraignes que pour leurs proies. En effet, ce sont ceux qui abritent une microfaune extrêmement riche. Dans la litière on trouve Acariens, Collembolés... et dans la végétation un grand nombre d'insectes phytophages : Chrysomèles et Cuculionidés (Bigot *et al.*, 1977).

En Corse, *Crocidura suaveolens* fréquente l'ensemble du quadrat avec une préférence pour les murets. Elle délaisse toutefois, les zones dégradées à *Cistus monspeliensis* et *Polygonum scoparium* sur sols squelettiques.

L'étude de la distribution spatiale des deux crocidures dans ces quatre situations écologiques révèle une préférence des crocidures pour les zones où le couvert végétal est important, ce qui rejoint les observations de Genoud et Hausser (1979) sur *Crocidura russula*.

2. Démographie

En région méditerranéenne, la saison de reproduction des crocidures commence en mars-avril et se poursuit jusqu'en septembre mais décroît en intensité au cours de l'été (Fons, 1975 ; Lopez-Fuster, 1983). En garrigue, le nombre maximum de *Crocidura russula* a été capturé en octobre (n = 40). Les effectifs chutèrent ensuite : en mars, seulement 6 individus étaient décomptés. La structure de la population peut être estimée à partir de la moyenne des poids des animaux piégés. En automne, la majorité des individus était jeune (poids inférieur à 9 g, n = 40), tandis que les animaux de printemps étaient tous des adultes (poids de 11 à 12 g, moyenne 11,5 g, n = 6) (Fig. 7).

A la Figueirasse (Station 2), c'est en hiver que le nombre de crocidures fut le plus élevé. En 1979 comme en 1980 (Fig. 7) la population a chuté au printemps de façon brutale. La structure de la population de *Crocidura suaveolens* a varié dans le même sens que celle de *Crocidura russula* en garrigue : en avril et juin ce furent les classes de 6 et 8 g (n = 25) qui ont été les plus nombreuses, alors qu'en automne les individus de faible poids (4 à 6 g, n = 28) furent plus abondants. En avril et juin, les adultes présentent au demeurant, tous les signes de la reproduction (odeur accentuée des mâles, femelles gestantes et/ou lactantes).

En Corse, la population était à son minimum en janvier (n = 2), augmenta jusqu'en juillet, puis diminua en octobre (Fig. 7).

Ces résultats sur les variations de la structure des populations sont cohérents avec les observations de la plupart des auteurs (Fons 1975 ; Rood, 1965 ; Genoud, 1981). En revanche, le maximum d'abondance varie suivant les conditions de milieu et, probablement, suivant les années. En Suisse, certaines populations de *Crocidura russula* étudiées par Genoud (1981) présentent un « pic » automnal, comme celles de nos deux stations continentales, alors que dans la région de Banyuls, Fons observe un « pic » en mai-juin. En situation insulaire, l'évolution démographique de *Crocidura suaveolens* ressemble à celle qu'observe Rood (1965) aux îles Scilly où les effectifs sont maximum en juillet. Quand des différences sont notées, elles sont essentiellement dues à l'intensité de la reproduction et à son étalement au cours d'un cycle ; comme le notait déjà Fons (1975), la reproduction peut commencer plus ou moins tôt et s'arrêter en juillet ou en septembre, ce qui décale d'autant le maximum d'abondance.

3. Déplacements

A partir des recaptures effectuées sur les quadrats il nous a été possible d'obtenir des indications sur l'étendue des déplacements effectués par les individus appartenant aux deux espèces, grâce au calcul des distances de recapture entre déplacements successifs ou DRS. Il faut noter qu'il existe une nette corrélation entre la DRS et la maille de piégeage utilisée (Duplantier *et al.*, 1984). Il

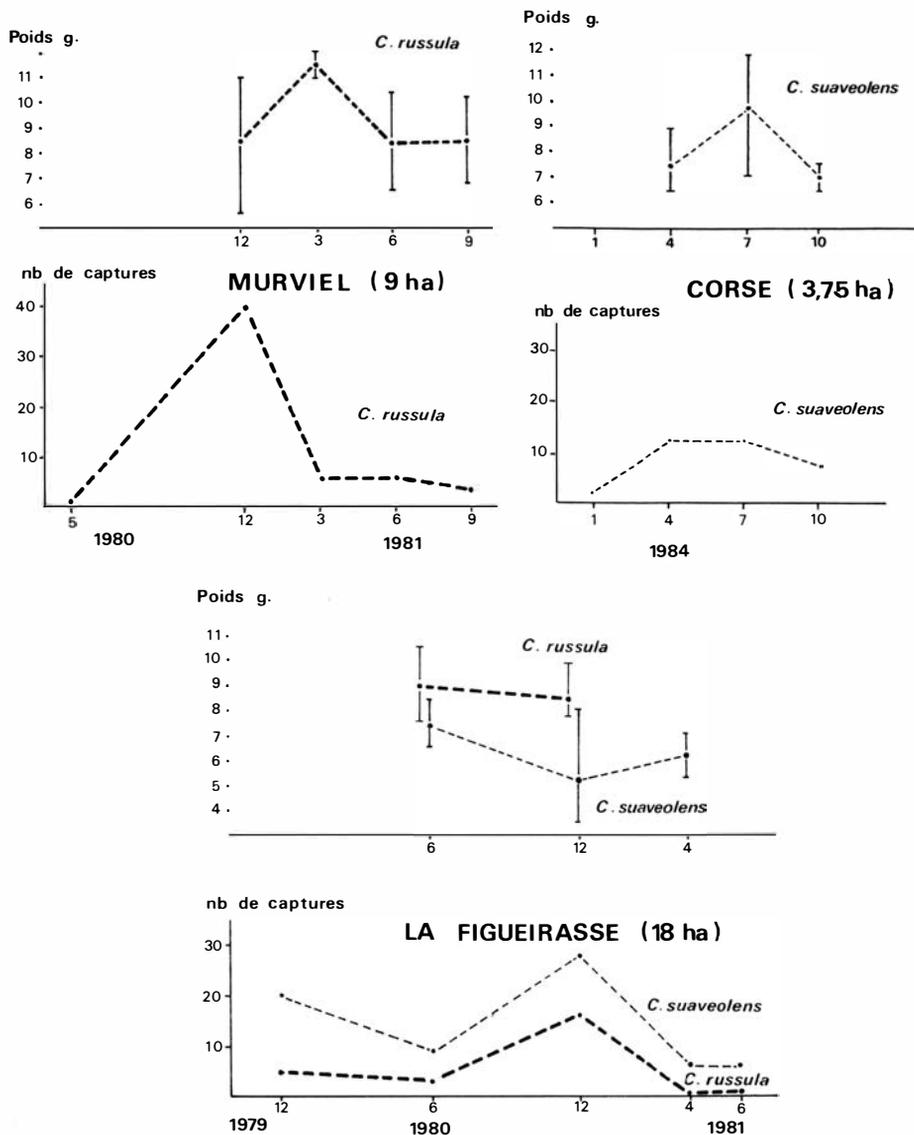


Figure 7. — Variations des effectifs de *Crocidura russula* sur le quadrat de Murviel, ceux de *Crocidura suaveolens* en Corse, et ceux des deux espèces sur le quadrat de la Figueirasse ; pour chaque station sont indiqués les poids moyens des individus capturés à différentes périodes de l'année.

en découle que les DRS obtenues par différents protocoles ne sont guère comparables. En revanche, elles retrouvent leur intérêt quand elles sont calculées à partir d'un même protocole.

Dans nos résultats, les DRS ne sont pas significativement différentes entre mâles et femelles ($U = 81$; $n = 13$ et 15). Elles ne semblent pas varier non

plus au cours du temps (U = 129 ; n = 13 et 14). Nous avons donc regroupé les DRS de l'ensemble des captures spécifiques par quadrat (Tab. III).

TABLEAU III
Déplacements (DRS) de *Crocidura russula* et de *Crocidura suaveolens* en syntopie et en allotopie (DRS moyennes en mètres).

ALLOTOPIE	N	DRS
station I <i>C. russula</i>	13	46,3 (5-250)
station IV <i>C. suaveolens</i>	20	69 (20-164)
SYNTOPIE		
station II et III <i>C. russula</i>	11	31,31 (21-75)
<i>C. suaveolens</i>	26	66,9 (10-166)
TOTAL		
<i>C. russula</i>	24	39,4
<i>C. suaveolens</i>	46	67,8

En syntopie, c'est-à-dire sur les quadrats de la Figueirasse et des Aresquiers (stations 2 et 3) les DRS observées entre les deux espèces sont différentes (test U = 235 ; n = 11 et 26 ; significatif au risque 1 %). *Crocidura suaveolens* présente une DRS moyenne de 66,94 m (n = 26) et *Crocidura russula* de 31,31 m (n = 11).

En conditions d'allotopie, *Crocidura suaveolens* montre une DRS moyenne de 69 m (station 4 ; n = 20) ; chez *Crocidura russula* la DRS moyenne est alors de 43,3 m (station 1 ; n = 13).

La tendance est toujours la même et, en moyenne, les déplacements de *Crocidura suaveolens* sont deux fois plus grands que ceux de *Crocidura russula* (U = 336 ; n = 24 et 46 ; différence significative au risque 5 %). Ce résultat indique une différence marquée des modalités d'occupation de l'espace par ces deux espèces et une propension à diminuer leurs déplacements en syntopie.

Comme dans le cas des *Sorex* (Croin Michielsen, 1966), la plus petite des deux espèces est celle qui montre les plus grands déplacements.

DISCUSSION : RÔLE PROBABLE DE LA COMPÉTITION DANS LA RÉPARTITION DES CROCIDURES MÉDITERRANÉENNES

Nous avons déjà signalé que, dans le quadrat des Aresquiers, *Crocidura russula* et *Crocidura suaveolens* n'avaient jamais été capturées au même jalon : ce résultat ferait penser à une disjonction complète des niches écologiques. Le piégeage du quadrat de la Figueirasse permet de pondérer cette première analyse. Dans cette station, les points de capture cumulés sur un an se répartissent en deux groupes pour *Crocidura russula* alors qu'ils sont plus dispersés chez *Crocidura suaveolens*. Sur 54 points de capture différents, seuls 4 comportent les 2 espèces en même temps ($\chi^2 = 4,54$ ddl = 1 ; p 0,02) (Fig. 3). Sans être totale l'exclusion entre les deux musaraignes semble donc très importante. Voesenek et Bemmels (1984) ont observé un phénomène comparable entre *Neomys fodiens* et *Sorex araneus*.

Afin de savoir si ces différences de distribution sont dues à des phénomènes de compétition, ou bien sont le reflet d'exigences écologiques différentes, nous avons comparé la répartition des captures suivant les 6 milieux observés.

On constate que tous les milieux ne sont pas occupés de la même façon, les musaraignes fréquentant préférentiellement les milieux III, IV et V. Si l'on pondère les valeurs observées par le nombre de pièges utilisés dans chaque milieu, on obtient ainsi des fréquences corrigées permettant d'établir un profil écologique par espèce. La comparaison de ces profils montre qu'il existe un décalage très faible et non significatif ($\chi^2 = 5,86$, ddl = 5) dans l'occupation des milieux (Fig. 8) : les deux espèces sont donc effectivement en concurrence pour l'occupation des milieux III, IV et V.

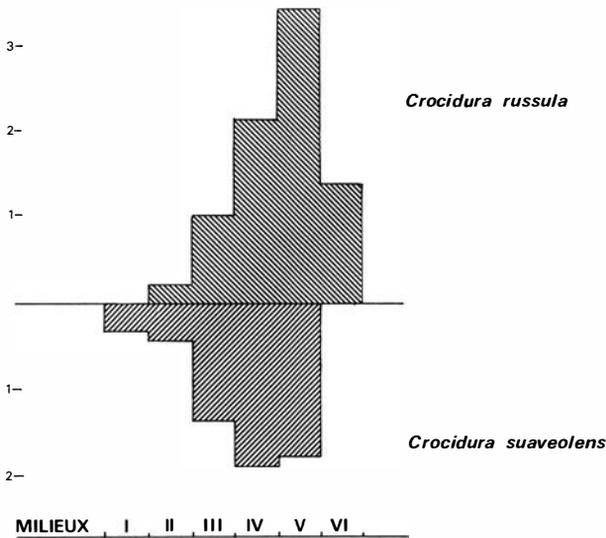


Figure 8. — Profils écologiques de *Crocidura russula* et *Crocidura suaveolens* en Petite Camargue.

Ce résultat est à rapprocher de ce que l'on sait sur la compétition entre *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus* dans les mêmes milieux : en condition expérimentale (enclos de 50 m²), l'espèce dominée au cours de rencontres diadiques, *Mus musculus domesticus*, domine en fait *Mus spretus* par sa relative insensibilité au stress qui lui permet, seule, de se reproduire en situation de compétition, dès lors qu'elle bénéficie par ailleurs de conditions écologiques favorables (nourriture et eau douce en abondance) (Cassaing et Croset, 1985). Ces contraintes comportementales ont pour résultat de minimiser le recouvrement des niches et de cantonner les deux espèces dans leurs zones écologiques optimales, chacune restant génétiquement capable d'occuper le biotope de sa concurrente en son absence, dans les îles par exemple (présence de *Mus musculus domesticus* dans les pelouses arides de Sardaigne).

Des mécanismes très semblables doivent exister chez nos deux musaraignes : en petite Camargue, l'étendue des biotopes naturels permet le maintien de populations de *Crocidura suaveolens* caractérisées par des déplacements individuels importants, à un niveau élevé. Sur le lido des Aresquiers, milieu plus instable, l'espèce se maintient à des effectifs plus bas, ne parvenant que difficilement à rétablir son profil démographique après les coups de mer ; inversement, *Crocidura russula*, grâce à son aptitude à vivre en groupes (Genoud, 1981) survit bien dans les milieux morcellés par l'activité humaine, ce qui la rend apte à recoloniser rapidement le terrain perdu à la suite d'une catastrophe. C'est vraisemblablement cette même compétence qui lui permet de coloniser de très petites îles telles les îles Médas (0,16 km²) au large de la Catalogne espagnole (Sans Coma *et al.*, 1976).

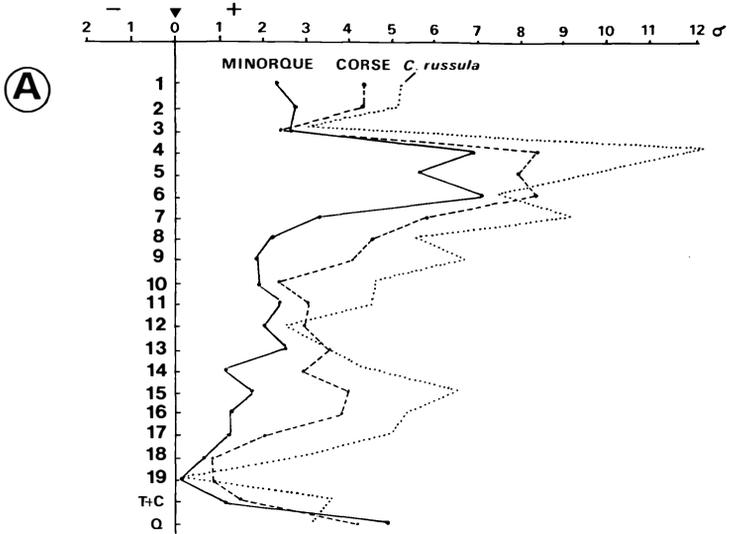
Finalement, les équilibres démographiques des deux espèces résultent, dans les zones de syntopie, d'une compétence différente des deux taxons, cette différence étant fortement amplifiée par leur compétition : en effet, en l'absence de *Crocidura russula* (Corse), *Crocidura suaveolens* occupe tous les biotopes dévolus aux deux espèces sur le continent.

Les comparaisons biométriques entre populations continentales et insulaires viennent, au demeurant, conforter l'hypothèse d'une compétition active : en Languedoc-Roussillon, les deux espèces ont des tailles nettement distinctes, *Crocidura russula* étant toujours plus grande que *Crocidura suaveolens* (Fig. 9). En l'absence de *Crocidura russula* (Corse), la taille de *Crocidura suaveolens* augmente d'environ 11 % et se rapproche de celle de *Crocidura russula*. En revanche, la taille de cette dernière ne varie guère quand elle vit seule dans les mêmes conditions d'insularité (Ibiza, Fig. 9).

Il semble donc qu'il existe une taille optimale pour assurer l'homéostasie d'un insectivore strict sous notre climat. Comme le dit Barbault (1984), « il n'est pas exagéré de considérer taille et forme du corps comme des caractères « intégrateurs » centraux, source et conséquence de multiples interactions adaptatives. En tant que tels, ils contribuent largement à définir, orienter et moduler les pressions sélectives qui interviennent dans la biologie de l'individu et de la population. En d'autres termes, taille et forme ne sont pas seulement des descripteurs morphologiques : elles ont aussi une signification physiologique, éthologique et démographique... ».

On peut, au demeurant, se demander quels sont les causes et les conséquences génétiques de telles modifications ; autrement dit, quel est leur devenir évolutif. Cet aspect fera l'objet d'une prochaine note (Catalan *et coll.*), à paraître dans cette même revue.

Crocidura suaveolens (Languedoc)



Crocidura russula (Languedoc)

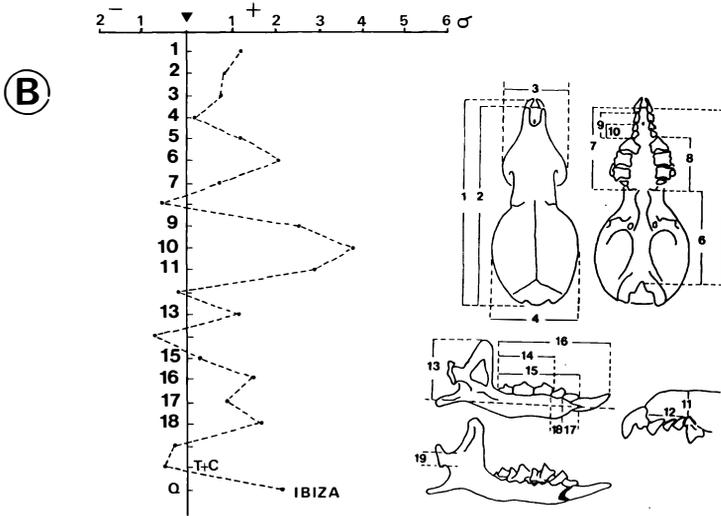


Figure 9. — Divergences morphologiques des populations insulaires et continentales. En cartouche sont indiquées les mensurations crâniennes utilisées pour établir le diagramme de Mollison dans lequel la distance entre la population de base et la population à comparer est égal à $X1-X2/\text{écart-type de } X2$, où $X1$ et $X2$ sont les moyennes arithmétiques de chacune des populations.

A. Noter l'augmentation de la taille des populations insulaires de *Crocidura suaveolens* par rapport à celles du continent ; la référence à la population de *Crocidura russula* du Languedoc permet d'apprécier cet accroissement.

B. Noter à l'inverse, la faible variation de taille de la population de *Crocidura russula* de l'île d'Ibiza.

RÉSUMÉ

L'écologie comparée des populations de *Crocidura russula* et de *Crocidura suaveolens* dans le midi de la France et en Corse, a permis de mettre en évidence des besoins éco-physiologiques différents pour ces deux espèces. Toutefois, la comparaison de populations continentales et insulaires a montré que la niche potentielle de chacune d'entre elles était également limitée par la présence de l'autre. On en conclut qu'il existe une compétition interspécifique active. Cette hypothèse est renforcée par la quasi exclusion spatiale des deux espèces à l'échelle de la station et l'augmentation importante de la taille de l'espèce la plus petite (*Crocidura suaveolens*) en condition insulaire où cette compétition n'existe pas.

SUMMARY

The ecological requirements of two species of shrews, the Greater White-toothed Shrew (*Crocidura russula*) and the Lesser White-toothed Shrew (*Crocidura suaveolens*) were compared in Southern France and Corsica.

Both species are shown to differ in their ecophysiology. However, their fundamental niches are not fully realized when the two species coexist, which suggests some kind of competition between the two. This view is supported by the fact that the two shrew species are very seldom met together at a same trapping site on the mainland, and by the larger size of *C. suaveolens* in Corsica, where *C. russula* does not occur.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à l'A.T.P. « Biologie des Populations » et au Parc Régional de Corse qui nous a aidé financièrement et a contribué au travail de terrain. Nous tenons, à ce titre, à remercier Monsieur Charles Henri Bianconi, ainsi que les propriétaires des domaines de Murviel (Monsieur et Madame Cazals) et de la Figueirasse (Monsieur et Madame Saumade), qui ont mis très aimablement à notre disposition de vastes étendues pour y réaliser nos mesures.

RÉFÉRENCES

- AULAGNIER, S., BROYER, J., BRUNET-LECOMTE, P., COQUILLART, H., DESTRE, R. et EROME, G. (1980). — Comparaison de la faune micromammalienne de la Dombes et de la plaine du Forez. *Bièvre*, 2 : 131-142.
- BARBAULT, R. (1981). — *Écologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris.
- BARBAULT, R. (1984). — Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens de populations ? *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 5 : 243-259.
- BIGOT, L., LEGIER, P. et MUSSO, J.J. (1977). — Les biocénoses des substrats meubles d'un haut de plage (Camargue). *Ecologia Mediterranea*, 3 : 13-31.
- BOVET, J. (1963). — Etude par l'analyse du contenu de pelotes de Chouette Effraie des fluctuations dans les populations de micromammifères. *Rev. Suis. Zool.*, 70 : 244-249.
- CASSAING, J. et CROSET, H. (1985). — Organisation spatiale et dynamique des populations sauvages (*Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Ruddy) du Midi de la France. *Z. Säugetierk.*, 50 : 271-284.

- CONTOLI, L. et SAMMURI, G. (1981). — Sui popolamento di micromammiferi terragnoli della costa medio-Tirrenica italiana in rapporto alla predazione operata dal Barbagianni. *Accademia Naz. dei Lincei*, 254 : 237-262.
- CONTOLI, L., AGOSTINI, F., ALOISE G. et TESTA, A. (1983). — Sul rapporto trofico i micromammiferi terragnoli ed il Barbagianni (*Tyto alba* Scopoli) nei Monti della Tolfa (Lazio). *Accademia Naz. dei Lincei*, 256 : 183-228.
- CORRE, J.J. (1971). — Etude d'un massif dunaire le long du littoral méditerranéen : structure et dynamique du milieu et de la végétation. *Colloques Phytosociologiques Paris*. I Dunes : 201-224.
- CROIN MICHIELSEN, N.C. (1966). — Intraspecific and interspecific competition in shrews *Sorex araneus* and *Sorex minutus*. *Arch. Neerl. Zool.*, 17 : 73-174.
- DELMÉE, E., DACHY, P. et SIMON, P. (1979). — Etude comparative du régime alimentaire d'une population forestière de Chouettes hulottes (*Strix aluco*). *Le Gerfaut*, 69 : 45-77.
- DOUCET, G.J. et BIDER, J.R. (1974). — The effects of weather on the activity of the Masked Shrew. *J. Mammal.*, 55 : 348-363.
- DUPLANTIER, J.M., ORSINI, Ph., THOHARI, M., CASSAING, J. et CROSET, H. (1984). — Echantillonnage des populations de Muridés : influence du protocole de piégeage sur l'estimation des paramètres démographiques. *Mammalia*, 48 : 129-141.
- FONS, R. (1975). — Premières données sur l'écologie de la Pachyure étrusque (Savi, 1822) et comparaison avec deux autres Crocidurinae : *Crocicidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocicidura suaveolens* (Pallas, 1811). *Vie et Milieu*, 25 : 315-360.
- FONS, R., LIBOIS, R. et SAINT GIRONS, M.C. (1980). — Les micromammifères dans le Département des Pyrénées-Orientales. Essai de répartition altitudinale en liaison avec les étages de végétation. *Vie et Milieu*, 30 : 285-299.
- GENOUD, M. (1981). — Contribution à l'étude de la stratégie énergétique et de la distribution écologique de *Crocicidura russula* (Soricidae, Insectivora) en zone tempérée. Thèse Lausanne, 167 pp.
- GENOUD, M. et HAUSSER, J. (1979). — Ecologie de *Crocicidura russula* en milieu rural montagnard (Insectivora, Soricidae). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 33 : 539-554.
- GORNER, M. (1979). — Zur Verbreitung der Kleinsäuger im Süd-western der DDR auf der Grundlage von Gewöllanalysen der Schleiereule (*Tyto alba* Scop.). *Zool. Jb. Syst.*, 106 : 429-470.
- HENRY, C. (1982). — Caractéristiques du régime alimentaire de la Chouette Effraie (*Tyto alba*) dans une région naturelle du centre de la France : La Grande Sologne. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36 : 421-433.
- LIBOIS, R.M. (1984). — Le régime alimentaire de la Chouette Effraie. *Cahiers d'Ethologie Appliquée*, 4, 2 : 1-202.
- LIBOIS, R., FONS, R. et SAINT GIRONS, M.C. (1983). — Le régime alimentaire de la Chouette Effraie, *Tyto alba*, dans les Pyrénées-Orientales. Etude des variations écogéographiques. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 37 : 187-217.
- LOPEZ FUSTER, M.J. (1983). — Sobre los generos *Sorex Linnaeus, 1758, Suncus Ehrenberg, 1833 y Crocidura, 1832 (Insectivora, Soricidae) en el Nordeste de la Peninsula Iberica*. Thèse Barcelone, 338 pp.
- LOPEZ-GORDO, J.L., LAZARO, E. et FERNANDEZ-JORGE, A. (1977). — Comparacion de las dietas de *Strix aluco, Asio otus y Tyto alba* en un mismo biotopo de la Provincia de Madrid. *Ardeola*, 23 : 189-221.
- NIETHAMMER, J. (1974). — Zur Verbreitung und Taxonomie griechischer Säugetiere. *Bonn. Zool. Beitr.*, 25 : 28-55.
- ORSINI, Ph. (1978). — Etude de la répartition et de l'écologie des Micromammifères de la région Provence-Côte d'Azur par les pelotes de rejection de la Chouette Effraie (*Tyto alba*). Mémoire C4 Ecologie, Nice. 34 pp.
- ORSINI, Ph. (1981). — Premiers échantillonnages de micromammifères en Provence. *Mammalia*, 45 : 187-197.

- POITEVIN, F., CATALAN, J., FONS R. et CROSET, H. (1986). — Biologie évolutive des populations ouest-européennes de crocidures. I. Critères d'identification et répartition biogéographique de *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 41 : 299-314.
- POPESCU, A. et BARBU, P. (1979). — Date privind raspândirea și frecvența Soricidelor (*Soricidae*, *Insectivora*) în România. *Ocot. Nat. Med. Inconj.*, 23 : 163-168.
- RENZONI, A. et LOVARI, S. (1975). — The food habits of the Barn-Owl in an area of Central Italy. In *World Conference on birds of prey, Vienna*.
- ROOD, J.M. (1965). — Observations on population structure, reproduction and molt of the Scilly Shrew. *J. Mammal.*, 46 : 426-433.
- SANS-COMA, V., GOMEZ, I. et GOSALBEZ J. (1976). — Eine Untersuchung an der Hausspitzmaus (*Crocidura russula*, Hermann, 1780) auf der Insel Meda Grossa (Katalonien, Spanien). *Säugetierkd. Mitt.*, 24 : 279-288.
- SAINT GIRONS, M.C. et MARTIN, C. (1973). — Adaptation du régime de quelques rapaces nocturnes au paysage rural. Les proies de l'Effraie et du Moyen-Duc dans le département de la Somme. *Bull. Ecol.*, 4 : 95-120.
- SCHOENER, T.W. (1983). — Field experiments on interspecific competition. *Amer. Nat.*, 122 : 240-285.
- SCHMIDT, E. (1973). — Über die mengenmässige Verteilung einiger Spitzmausarten in Ungarn. *Acta Theriol.*, 18 : 281-288.
- SPENCER-BOOTH, Y. (1963). — A coastal population of shrews (*Crocidura suaveolens cassiteridum*). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 140 : 322-326.
- VARGAS, J.M. et ANTUNEZ, A. (1981-82). — Sobre *Tyto alba* en la Provincia de Malaga (Sur de Espana). *Mon. Trab. Zool.*, 3-4 : 63-84.
- VEIGA, J.P. (1980). — Alimentación y relaciones tróficas entre la Lechuza común (*Tyto alba*) y el Búho chico (*Asio otus*) en la Sierra de Guadarrama (España). *Ardeola*, 25 : 113-142.
- VESCO, J.P. (1974). — Données sur la répartition de quelques micromammifères dans deux biotopes de la vallée du Rhône à l'aide de l'analyse de pelotes de rejection d'Effraie. *Oiseau R.F.O.*, 44 : 46-49.
- VEOSENEK, L.A.C.J. et BEMMEL, van A.C. (1984). — Intra and interspecific competition in the Water Shrew in the Netherlands. *Acta Theriol.*, 29 : 297-301.