

# Étude des communautés d'arthropodes d'une pelouse alpine au Parc national suisse

Autor(en): **Dethier, Michel**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **57 (1984)**

Heft 4: **Festschrift Prof. P. Bovey**

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-402128>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

## Etude des communautés d'arthropodes d'une pelouse alpine au Parc national suisse

MICHEL DETHIER<sup>1,2</sup>

*Study on the arthropods associated with an alpine meadow in the Swiss National Park* - In 1976 started, in the Swiss National Park, an important programme of research in alpine Ecology concerning especially a *Caricetum firmae* situated on the top of Munt La Schera (2540 m). This vegetation is strongly heterogeneous and divides itself in subassociation, facies and variants which themselves are often disposed in «mosaic» with other plant communities (e. g. snowbeds). During the four years' field work, some 25 750 Arthropods were collected and, up to now, 465 species were determined. Among them, 10 are new for Science and 244 are reported for the first time in the Park and its surroundings. As far as possible the ecological data are presented on the three axes of space, time, and food.

The species narrowly bounded to the one or the other stations are rather uncommon. The main differences, chiefly quantitative, allow to group the stations and demonstrate the existence of two faunae which more or less tightly overlap at the different stations: a rather xerophilous fauna, tolerant to the variations of temperature and localized mainly in the *Caricetum firmae* and a more hygrophilous, cold stenothermic fauna, especially in the snowbeds.

In spite of the briefness of the vegetation period (about 70 days), several successive phases are recognizable in the activity of indigenous Arthropods: resumption of activity of the overwintering imagines as early as the snow melts and the hatching of overwintering larvae and pupae. The diverse foreign elements (migrating or erratic Insects) also arrive each year at the summit of Munt La Schera in a definite order.

In the soil, detritivorous species dominate clearly the arthropod community, whereas, in the herbaceous layer, predators are remarkably abundant in comparison with the indigenous potential prey. Moreover, a non-negligible part of their food consists of windbrought, erratic or migrating Insects, especially at the beginning of the season. This ecosystem, therefore, can be considered to be somehow «subsidized» by other ecosystems found at lower altitude.

En 1976 débutait, au Parc national suisse (Grisons), un vaste programme de recherches en Ecologie alpine. Ces études, dirigées par le Prof. W. MATTHEY (Neuchâtel) et subsidiées par le Fonds national suisse de la recherche scientifique (requêtes n<sup>os</sup> 3.628-0.75 et 3.600-0.79) ont été menées par cinq chercheurs au départ (un botaniste, deux entomologistes et deux acarologues) auxquels sont venus s'ajouter par la suite d'autres personnes. Les travaux ont porté essentiellement sur une pelouse alpine sur roche dolomitique, appartenant à l'association *Caricetum firmae* (KERNER) BR.-BL. et située sur le plateau sommital du Munt La Schera (2540 m). Les raisons de ce choix ont déjà été exposées (MATTHEY *et al.*, 1981); rappelons simplement que le terrain d'étude devait être d'accès relativement aisé, comporter des surfaces suffisamment grandes pour que nos activités ne deviennent pas rapidement le principal facteur écologique et se trouver à l'écart des chemins fréquentés par les nombreux visiteurs du Parc. Dès 1979, nous nous sommes aussi intéressés à trois pelouses situées à plus basse altitude sur le Munt

<sup>1</sup> Institut d'Hygiène I, Service d'Hydrobiologie, 1211-Genève 4 et Muséum d'Histoire naturelle, 1211-Genève 6

<sup>2</sup> Cette note présente les conclusions d'une thèse de doctorat soutenue à Neuchâtel en mars 1984.

La Schera: un *Curvuletum* (2300 m), un *Seslerietum* (2350 m) et un *Nardetum* (2100 m) (DETHIER, 1980; GALLAND, 1982a).

Les travaux sur le terrain ont pris fin au printemps 1984; durant ces huit années, nous avons fait une ample moisson de résultats portant sur la phytosociologie et l'écologie végétale (GALLAND, 1979, 1982a), la pédologie (GALLAND, 1982b), la pédofaune (DETHIER *et al.*, 1979; LIENHARD, 1980; SCHIESS, 1981; DETHIER, sous presse), les arthropodes épigés (DETHIER, 1980, 1981, 1982, 1983, 1984; DETHIER & CHERIX, 1982; DETHIER & GÖLDLIN, 1981; DETHIER *et al.*, 1983, 1984; DETHIER & PEDROLI-CHRISTEN, 1983; COTTY & DETHIER, 1981; LIENHARD *et al.*, 1981) ainsi que sur les techniques utilisées (BIERI *et al.*, 1978a et b; MATTHEY *et al.*, 1981). Des ébauches de synthèse ont déjà été esquissées (GALLAND & DETHIER, 1984; ce travail) mais une vue d'ensemble ne pourra être envisagée que lorsque tous les travaux actuellement encore en cours seront terminés et publiés.

#### MILIEUX ÉTUDIÉS

Les études botaniques, pédologiques et microclimatiques ont très rapidement mis en évidence la grande hétérogénéité du plateau sommital. Toutes ces données ont été publiées ailleurs (GALLAND, 1979, 1982a; MATTHEY *et al.*, 1981) mais il est nécessaire de rappeler que le *Caricetum firmae* a été divisé en deux sous-associations:

\* *caricetosum mucronatae*, sur des versants exposés au S, S-E ou S-O, très vite déneigés, chauds, ensoleillés et très pierreux. *Carex mucronata* y trouve visiblement son optimum écologique.

\* *Caricetum firmae typicum*, sur le plateau sommital, a été subdivisé en cinq faciès et variantes (GALLAND, 1982a) qui correspondent assez bien à la topographie du terrain (GALLAND, 1979, 1982a). Pour l'étude de la faune, nous avons tenu compte des quatre suivantes:

- faciès à *Dryas octopetala* qui se développe sur des pentes très pierreuses et mal stabilisées exposées au N. *Dryas octopetala* est dominante et forme des tapis importants;
- faciès à *Carex firma*, sur les versants N des ondulations de terrain; sol très mince et petites touffes de *Carex firma*;
- faciès typique, au sommet des versants S du microrelief; le sol est plus épais, le nombre d'espèces végétales plus élevé et les touffes de *Carex firma* plus grosses;
- faciès à *Sesleria coerulea*, dans les petits creux des ondulations de terrain. C'est ici que la végétation est la plus complexe (nombre d'espèces et recouvrement les plus élevés) et la plus haute (ca. 30 cm). C'est ici également que, dans cette association, le sol est le plus épais (ca. 40 cm).

Dans certains cas (pédofaune, larves endogées), nous avons aussi distingué des

- faciès secondaires à *Dryas octopetala*, là où d'importantes touffes de *Dryas octopetala* remplacent une végétation maintenant disparue;
- «sol nu» et «humus» qui ne sont évidemment pas des groupements végétaux mais ont été distingués du reste sur la base des microarthropodes du sol (LIENHARD, 1980).

La mobilité des arthropodes de la strate herbacée nous a enfin obligés à tenir compte de deux milieux, souvent disposés en mosaïque avec les éléments du *Caricetum firmae* proprement dit:

\* Combes à neige (*Salicetum*), dans les creux bien marqués, là où la neige persiste plus longtemps.

\* Groupements à *Elyna myosuroides* sur des replats exposés au vent et légèrement neutrophiles.

GALLAND (1982a) a décrit en détail ces divers milieux, ainsi que les conditions microclimatiques qui y règnent. Le tableau 1 les récapitule brièvement et fournit la clef des abréviations utilisées par la suite.

Tableau 1: Milieux étudiés au sommet du Munt La Schera et clé des abréviations utilisées.

Associations	Sous - associations	Faciès, variantes, (1) stations	Abréviations
<i>Caricetum firmae</i>	<i>typicum</i>	primaire à <i>Dryas</i> secondaire à <i>Dryas</i> à <i>Carex firma</i> typique à <i>Sesleria</i>	<i>Doc</i> <sub>1</sub> <i>Doc</i> <sub>2</sub> <i>C</i> <sub>1</sub> <i>a</i> <i>Typ</i> <i>Sco</i>
	<i>caricetosum mucronatae</i>		<i>Muc</i>
<i>Salicetum herbaceae</i>		petites combes grandes combes	<i>Cop</i> <i>Cog</i>
		groupements à <i>Elyna</i>	<i>Ely</i>

(1) voir GALLAND, 1979, 1982a.

#### FAUNE ÉTUDIÉE ET TECHNIQUE DE RÉCOLTE

Les techniques de récolte des arthropodes utilisées dans ce travail ont été décrites ailleurs (BIERI *et al.*, 1978a et b; MATTHEY *et al.*, 1981) et nous n'y reviendrons pas en détail.

Il ne nous paraît cependant pas inutile de rappeler qu'au départ notre travail devait porter sur les arthropodes de la strate herbacée. Mais nous nous sommes très vite rendu compte que de nombreux éléments de la faune passaient une partie importante de leur existence dans le sol (larves et adultes de certains insectes Ptérygotes p. ex.) et qu'une quantité non négligeable d'espèces allochtones arrivaient au sommet de La Schera soit au cours de vols migratoires ou erratiques, soit amenées par les vents et les courants aériens.

Nous avons donc utilisé conjointement diverses techniques de récolte permettant d'échantillonner chacune des trois «strates» de l'écosystème:

- Faune du sol: Extracteurs de MacFadyen-Bieri, de Tullgren et de Baermann, tamisages de sol, flottations dans une solution aqueuse de MgSO<sub>4</sub>, pièges d'émergence.

- Faune de la strate herbacée: pièges-trappes de Barber, chasses à vue, dans la végétation et sur la neige, récoltes sous les pierres et sous des planches posées sur le sol.
- Faune aérienne ou «circulante»: tente Malaise bidirectionnelle, plateaux colorés jaunes et gris (pièges de Möricke) posés sur le sol ou sur des piquets de 120-130 cm de haut, filet à papillons et, accessoirement, pièges-fenêtres et piège lumineux.

## RÉSULTATS

### *Aspects faunistiques et biogéographiques*

Le tableau 2 récapitule brièvement les résultats des récoltes au sommet de La Schera, de 1977 à 1980. Ils sont remarquables si l'on tient compte du fait que notre terrain d'étude (*Caricetum firmae*, combes et groupements à *Elyna*) ne couvrait guère plus de 2 à 3 hectares au total et était situé à plus de 2500 m d'altitude: environ 25 750 individus appartenant à une bonne douzaine de groupes et comprenant 137 familles et 465 espèces déterminées à ce jour. Parmi celles-ci, 10 sont nouvelles pour la Science tandis que 244 sont signalées pour la première fois dans le Parc national suisse et ses environs.

Nous n'avons pas tenu compte, dans ce tableau, des microarthropodes du sol. Or, plusieurs espèces de Prostigmates ont été décrites du sommet de La Schera (SCHIESS, 1981) ainsi qu'une espèce de Collembole (DEHARVENG & LIENHARD, 1983). Il ne faut pas oublier non plus que, chez les Diptères par exemple, cinq familles seulement sur 41 ont pu jusqu'à présent être étudiées jusqu'à l'espèce et il est assez vraisemblable que, parmi les Phoridae, les Sciaridae, les Muscidae,... il y ait encore nombre d'espèces nouvelles à décrire.

En considérant les types de répartition de plus de 200 espèces, nous avons constaté que beaucoup d'entre elles (plus de 50%) possédaient de vastes aires de distribution (paléarctique ou au moins européenne) mais présentent souvent aussi des tendances orophiles plus ou moins marquées. Les espèces à répartition plus restreinte (arctico-alpine, alpine s. st.), sans être rares, sont cependant moins nombreuses. Leur importance varie selon les groupes.

Si l'on reprend cet examen sommaire un peu plus en détail et que l'on tient compte des divers milieux étudiés, on s'aperçoit que, malgré leur proximité, leurs compositions faunistiques peuvent, dans certains cas, différer sensiblement au point de vue biogéographique. La sous-association *mucronatae* (Muc) se distingue d'emblée des autres stations par le nombre élevé d'éléments méridionaux qu'elle abrite (DETHIER, 1981; DETHIER & PEDROLI-CHRISTEN, 1983) tandis qu'à l'opposé, le faciès à *Dryas octopetala* (Doc<sub>1</sub>) et, dans une moindre mesure, les grandes combes (Cog), renferment davantage d'espèces arctico-alpines ou simplement plus nordiques. GALLAND (1982a) avait déjà relevé ces différences pour la flore: à l'exception de *Carex firma* (Alpes orientales et centrales) la plupart des espèces végétales importantes ont une large distribution en Europe et dans la zone paléarctique (GALLAND & DETHIER, 1984); Muc renferme assez peu d'espèces nordiques, circumpolaires ou arctico-alpines mais comprend un certain nombre de plantes du sud des Alpes absentes dans les autres stations tandis que Cog, par exemple, compte beaucoup plus d'éléments nordiques (GALLAND, 1982a).

Il est également intéressant de relever que, dans les groupes comptant un nombre élevé d'espèces au sommet de La Schera, quelques-unes seulement constituent la part la plus importante des récoltes et/ou des observations: c'est le

Tableau 2: Brève récapitulation faunistique des captures réalisées de 1977 à 1980 dans le *Firmetum typicum*, le *mucronatae*, les combes à neige et les groupements à *Elyna* du sommet de La Schera.

Groupes étudiés	Nombre de familles	Nombre d'espèces			Nombre approximatif d'individus	Publications concernant ce travail
		Nouvelles pour la Science	Nouvelles pour le Parc et environs	Total		
Collemboles (1)	6			23	4 000	Lienhard & al., 1981
Prostigmates (1)	7		12	12	1 000	Lienhard & al., 1981
Araignées	10	1	30	47	2 500	Dethier, 1983; Thaler, s/presse
Opilions	1			3	1 000	Dethier, 1983
Diplopodes	4			9	250	Dethier & Pedroli, 1983
Chilopodes	1		1	1	150	Dethier & Pedroli, 1983
Orthoptères	2			3	100	Dethier, 1982
Hétéroptères *	6		1	6	50	Dethier, 1980
Homoptères *	11	(3)	(30)	(35)	550	Dethier, 1980; Matile-Ferrero, 1983
Coléoptères	19	1	23	77	2 300	Dethier, 1981, en prép.; Focarile, en prép.
Diptères *	41		(31)	(32)	12 000	Dethier & Goeldlin, 1981; Dethier & al., 1983, 1984
Lépidoptères	(8)		(1)	(33)	650	Cotty & Dethier, 1981
Hyménoptères *	21	(5)	(128)	(184)	1 200	Dethier & Cherix, 1982 ; Bauer, en prép.
Total	137	10	244	465	25 750	

(1) Compte non tenu des extractions d'échantillons de sol!

\* Ces groupes renferment un % important d'individus et d'espèces allochtones.

( ) Ces chiffres doivent être considérés comme sous-estimés, une étude spécifique approfondie de toutes les familles et de tous les genres n'ayant pas encore pu être réalisée.

cas par exemple pour les Phanérogames (GALLAND, 1982a), les Coléoptères et les Araignées (DETHIER, 1981, 1983). Dans ces groupes, la plupart des espèces ne sont représentées que par un petit nombre d'individus.

La diminution du nombre d'espèces avec l'altitude est plus ou moins marquée et rapide selon les groupes envisagés, ainsi que le montrent les travaux de DE ZORDO (1979) et de PUNTSCHER (1980) dans le Tyrol autrichien. Elle n'est pas non plus régulière et présente, si on procède à une étude fine, des fluctuations parfois importantes qui traduisent sans doute des différences de milieu et des préférences propres à chaque groupe. Ces fluctuations sont très nettes dans le cas des Coléoptères et des Araignées du Tyrol (DE ZORDO, 1979; PUNTSCHER, 1980) et nous les avons également observées entre les diverses stations étagées le long des

flancs de La Schera, en particulier dans le cas des Formicidae (DETHIER & CHERIX, 1982). L'étude approfondie des arthropodes du plateau sommital a aussi mis en évidence des disparités de même grandeur entre les nombres d'espèces représentées dans chaque station.

Enfin, si nous considérons à présent non plus les nombres d'espèces mais les indices de diversité de SHANNON, qui tiennent compte en outre des effectifs respectifs de chaque espèce, force nous est de constater qu'ils ne diminuent pas de façon très nette lorsqu'on s'élève en altitude. Par contre, les fluctuations d'un milieu à l'autre sont ici encore beaucoup plus marquées, surtout en dessous de la limite supérieure de la forêt (DETHIER, 1984). A l'étage alpin et au-dessus, elles semblent s'atténuer quelque peu: les dures conditions d'existence régnant à ces altitudes sélectionnent un nombre relativement restreint d'espèces qui, d'un milieu à l'autre, présentent entre elles des abondances relatives assez comparables, ce qui a pour effet de niveler un peu les différences entre indices de diversité.

### *Aspects écologiques*

Nous nous sommes efforcés de rassembler et d'ordonner nos abondants résultats autour de trois axes principaux: espace (chorologie), temps (phénologie) et nourriture (relations trophiques).

### Chorologie

GALLAND (1982a) a proposé un classement des milieux étudiés basé sur la phytosociologie et l'écologie végétale. Nous avons voulu voir dans quelle mesure la répartition des arthropodes recoupe cette classification. Dans ce but, nous nous sommes surtout servis des éléments suivants:

- Les espèces et/ou les groupes (genres, familles) caractéristiques, représentés uniquement dans un milieu (ou groupe de milieux) ou qui ne se rencontrent ailleurs qu'en très faibles quantités (indices de similitude de JACCARD).
- Les abondances relatives des unités systématiques supérieures et les abondances absolues des espèces d'un même groupe dans les divers milieux (ainsi que les indices de diversité de SHANNON ou de MARGALEF) permettent parfois de mieux mettre en évidence les différences essentielles de structure entre les zoocénoses étudiées.

Nous avons cependant très vite constaté que les espèces étroitement inféodées à l'un ou l'autre des huit milieux étudiés sont assez rares (sauf en Muc) et que les différences faunistiques étaient surtout d'ordre quantitatif. De plus, selon les groupes envisagés, les schémas de classification et de regroupement des stations qui se dégagent peuvent différer sensiblement. La figure 1 montre par exemple que les Opilions et, dans une moindre mesure, les Araignées, permettent de regrouper les divers faciès du *Caricetum firmae* (Doc<sub>1</sub>, Cfa, Typ, Sco) tandis que les Diplopodes et les Coléoptères mettent plutôt en évidence les similitudes entre Ely, Cop et Cog. Les peuplements d'Araignées et de Coléoptères tendent à isoler Doc<sub>1</sub> des autres milieux tandis que Muc se distance toujours nettement, quelque soit le groupe étudié.

Compte tenu de l'ensemble des données à notre disposition et des remarques ci-dessus, nous proposons le schéma de classement exposé dans le tableau 3 où les peuplements d'arthropodes sont mis en parallèle avec les unités phytosociologiques. Ce tableau fait apparaître l'existence de deux faunes, plus ou moins étroitement imbriquées selon les milieux.

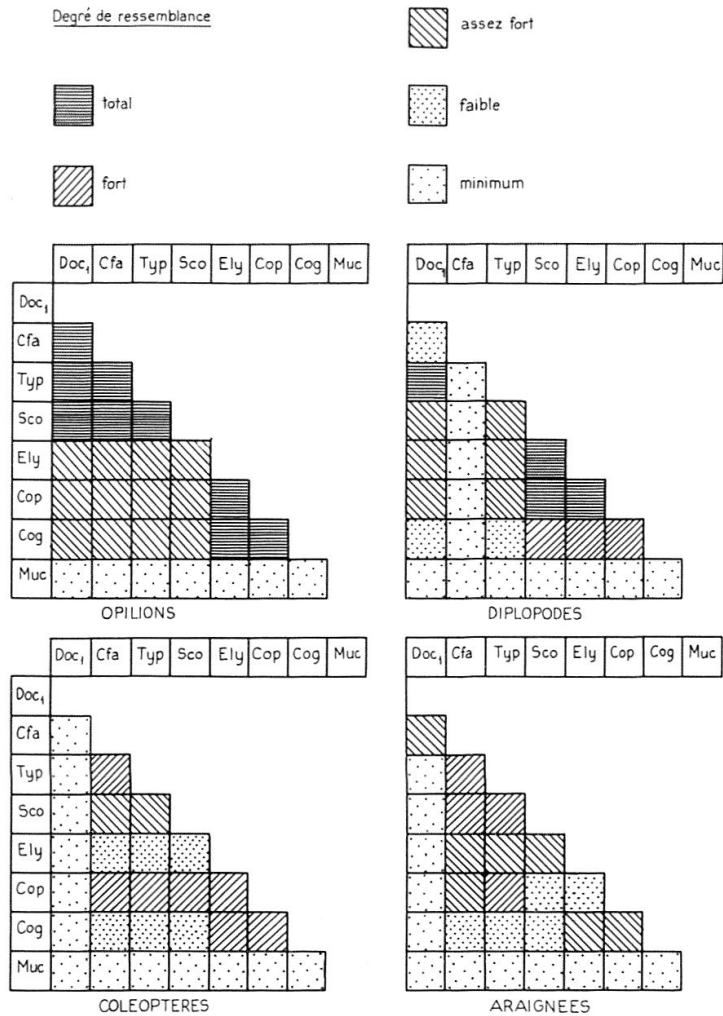
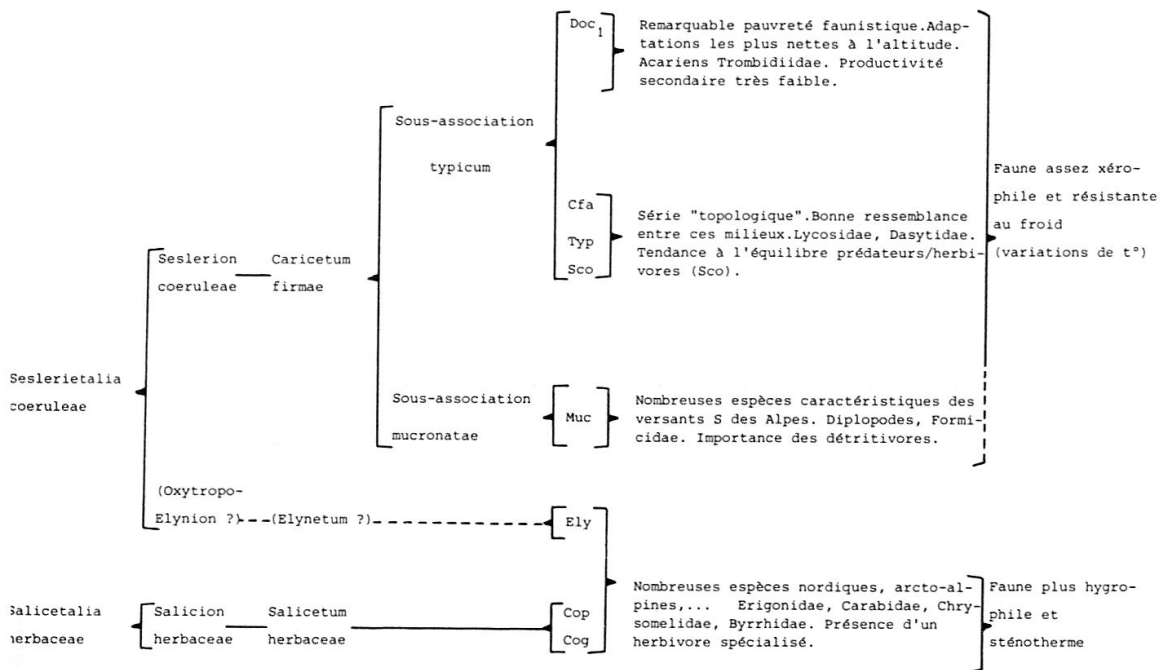


Figure 1: Représentation schématique de quelques indices de similitude de Jaccard calculés pour quatre groupes d'arthropodes.

Tableau 3: Classement des milieux étudiés selon la végétation (à gauche) et la faunistique (à droite).





1) Faune xérophile et tolérante vis-à-vis des variations de température des divers faciès et sous-association du *Caricetum firmae*.

Au sein de cette faune, les peuplements du Muc s'individualisent très nettement par l'abondance des espèces caractéristiques des versants sud des Alpes. Nous avons déjà mis ce fait en évidence pour différents groupes: Coléoptères (DETHIER, 1981), Formicidae (DETHIER & CHERIX, 1982), Araignées (DETHIER, 1983), Orthoptères (DETHIER, 1982) et Diplopodes (DETHIER & PEDROLI-CHRISTEN, 1983). Les facteurs pédologiques, climatiques et topographiques sont les principales causes de cette originalité (DETHIER, 1984).

Doc<sub>1</sub> est remarquable par sa pauvreté faunistique (ainsi que floristique, GALLAND 1982a) et sa très faible productivité secondaire (DETHIER *et al.*, 1983; DETHIER, 1984). C'est le plus souvent ici que les nombres d'espèces et d'individus sont les plus modestes et les indices de diversité les moins élevés comme c'est le cas pour les Araignées (DETHIER, 1983) et les Coléoptères (DETHIER, 1984) par exemple. Certains groupes en sont même complètement absents: Héteroptères (DETHIER, 1980), Orthoptères (DETHIER, 1982),... C'est enfin dans ce faciès que l'on observe les adaptations à l'altitude les plus fréquentes et les plus nettes, en particulier chez les Lépidoptères (COTTY & DETHIER, 1981).

Les trois derniers faciès du *Caricetum firmae* (Cfa, Typ et Sco) constituent vraisemblablement, tant au point de vue de la végétation que de la faune, une série «topologique». Ils ont beaucoup d'espèces en commun et, dans le cas des Araignées et des Coléoptères par exemple, les indices de diversité augmentent de Cfa à Sco (DETHIER, 1983 & 1984). Cette progression doit être attribuée, à notre avis, à la complexité croissante de la végétation qui semble atteindre, en Sco, le maximum possible à cette altitude (GALLAND, 1982a). Par divers aspects, ce dernier faciès apparaît comme le plus équilibré de tous (structure de la végétation, nombres d'espèces, rapport herbivores/prédateurs,...). Il convient cependant de nuancer cette impression en faisant remarquer qu'à certains points de vue, ou pour certains groupes d'arthropodes, Cfa et/ou Typ semblent offrir de meilleures possibilités: nombre d'espèces de Coléoptères plus élevé en Typ (DETHIER, 1984), productivité secondaire chez les Diptères plus forte en Cfa (DETHIER *et al.*, 1983),

2) Faune plus hygrophile et assez sténotherme froide des combes à neige.

Au point de vue phytosociologique, ces milieux sont très différents du *Caricetum firmae*. Brièveté de la période de végétation, épaisseur du sol, nature et structure de la végétation (très rase mais recouvrement quasi total) en sont les caractères les plus saillants (GALLAND, 1982a & b). Ce sont bien sûr les grandes combes (Cog) qui présentent ces caractères de la façon la plus nette, les petites combes (Cop) ne faisant souvent que les préfigurer.

On rencontre dans les combes un nombre plus important qu'ailleurs d'espèces nordiques, circumpolaires ou arcto-alpines. Les espèces d'arthropodes considérées comme caractéristiques de ce genre de milieu (FRANZ, 1979) y sont particulièrement bien représentées et quelques-unes semblent même y être assez étroitement liées. Les indices de similitude les mettent relativement en évidence (figure 1) mais montrent aussi, qu'en raison de la proximité des autres milieux, les combes ne s'individualisent pas aussi bien au niveau spécifique que Doc<sub>1</sub> ou même que le groupe Cfa-Typ-Sco. Ce sont les importantes différences de structure globale des peuplements étudiés qui nous ont déterminé à les séparer plus radicalement des autres stations. Déjà sensibles en Cop, ces différences deviennent encore plus marquées en Cog: abondance relative des Erigonidae, des

Byrrhidae, des Staphylinidae, de certains Chrysomelidae (*Melasoma collaris*),... SOLHØY *et al.* (1975) avaient déjà remarqué cette différence de structure entre les faunes d'arthropodes des milieux qu'ils ont étudiés dans la toundra arctique. Ils distinguent en effet une faune xérique et tolérante au froid dans le «lichen heath» d'une faune hygrophile et plus sténotherme dans le «wet meadow». Par diverses caractéristiques (exposition, microclimat, sols, végétation, enneigement, faune), ces deux milieux ressemblent assez fortement à certains des nôtres: le premier à Doc<sub>1</sub> et Cfa, le second à Cog et à Cop.

Les groupements à *Elyna myosuroides* (Ely) présentent des ressemblances faunistiques suffisantes avec les combes pour que nous les rangions, du moins provisoirement, dans la même catégorie: des recherches complémentaires seraient cependant nécessaires pour mieux établir et affiner cette classification.

### Phénologie

En dépit de la brièveté de la période de végétation, nous avons pu mettre en évidence l'existence de périodes ou de phases dans l'activité des arthropodes, plus ou moins bien marquées selon les groupes envisagés. Délimiter ces périodes de manière précise n'est guère possible pour diverses raisons. Au cours d'une même année, l'activité d'une même espèce peut varier considérablement entre un milieu rapidement déneigé (Cfa, par exemple) et un autre où la neige subsiste plus longtemps (Cog). De plus, d'une année à l'autre, les conditions météorologiques peuvent être fort différentes, surtout en début de saison, et le pic d'activité maximal de certaines espèces peut être reporté de deux à trois semaines, ainsi que nous l'avons constaté en 1978 (DETHIER, 1984). Enfin, quelques jours de mauvais temps pendant la période de végétation entraînent de nouveaux décalages d'activité qui viennent encore compliquer le problème.

En dépit de cela, nous sommes en mesure de proposer un schéma phénologique général valable pour l'ensemble des milieux pris en considération ici et dont les principaux éléments sont représentés d'une manière semi-schématique dans la figure 2.

\*Des plaques de neige peuvent subsister en certains endroits jusqu'à fin juillet et si, malgré les variations annuelles, la fonte peut être suivie avec assez de précision, le début de la période hivernale enneigée n'est pas aussi clair (GALLAND, 1982a). A la fin de l'été, en effet, lorsque la température descend assez bas pour permettre le maintien d'une couverture neigeuse, les précipitations diminuent aussi et le sol, déjà fortement gelé, est mal isolé. Ce n'est qu'à la fin de décembre que la couche neigeuse est continue et suffisante pour assurer une protection efficace. D'autre part, seule une brève période de la seconde moitié de juillet est exempte de gel nocturne tandis que, dès la mi-septembre, les températures tombent rapidement.

\*Les observations botaniques de GALLAND (1982a) sur des carrés permanents de 1977 à 1979 ont permis de montrer que:

- La très grande majorité des plantes conservent des feuilles vertes toute l'année, ce qui leur permet d'assimiler très tôt au printemps, peut-être même déjà à travers la neige.
- Beaucoup d'espèces n'ont qu'un faible pourcentage d'individus fleurissant chaque année; de plus, la plupart des espèces, si elles commencent à fleurir à un moment déterminé, continuent à produire des fleurs jusqu'à la fin de la saison, ce qui explique le long chevauchement des stades.

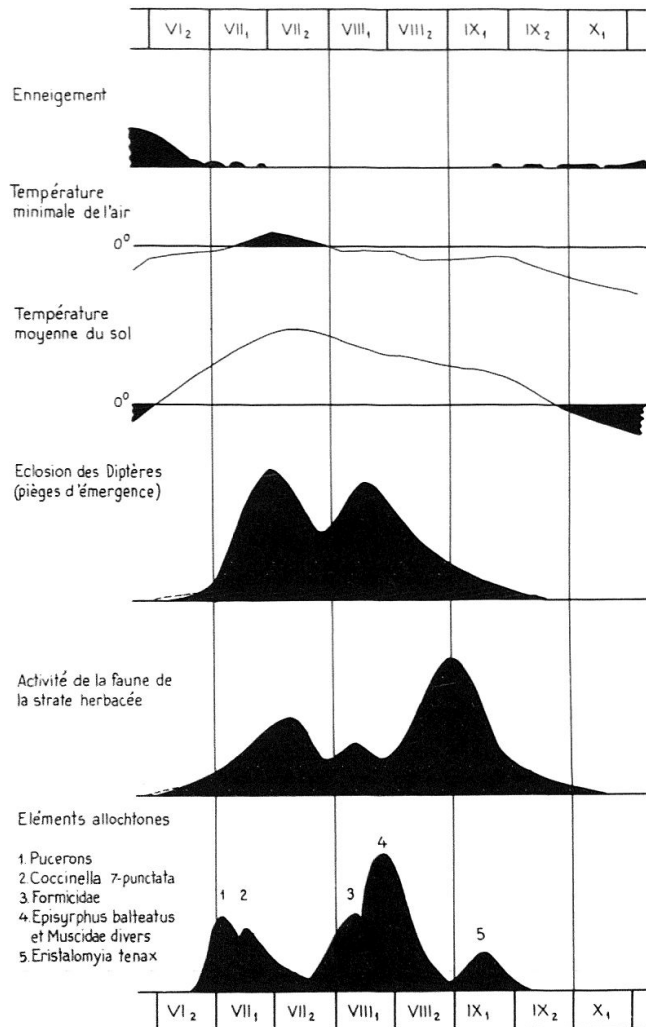


Fig. 2: Représentation schématique des principaux événements se déroulant au cours de la période de végétation au sommet de La Schera.

- Sauf pour les deux espèces à floraison précoce (*Soldanella alpina* et *Draba aizoides*) qui dépendent directement de la fonte des neiges, les écarts phénologiques d'une année à l'autre sont assez faibles chez les Phanérogames.

\* Les microarthropodes endogés, échantillonnés tous les mois en été et tous les deux mois durant la mauvaise saison, atteignent leur abondance maximale en décembre, dans un sol complètement gelé! (LIENHARD, 1980). Ils connaissent par contre une baisse très marquée au printemps lorsque le sol, toujours gelé en profondeur et de ce fait imperméable, est saturé en surface par l'eau de fonte. Cette inondation entraîne vraisemblablement la mort de nombreux organismes (DETHIER *et al.*, 1979; MATTHEY *et al.*, 1981; GALLAND & DETHIER, 1984). Les extractions d'échantillons de sol n'ont pas donné des résultats suffisants concernant les larves d'insectes Ptérygotes pour discuter leurs variations saisonnières. Il faut cependant rappeler (DETHIER, 1984) que les larves édaphiques se rencontrent toute l'année et que se sont elles qui s'observent le plus souvent durant la mauvaise saison tandis que les larves épigées sont nettement plus fréquentes au cours de l'été. Les résultats des pièges d'émergence sont plus intéressants à considérer et montrent en particulier que les Diptères (groupe de loin le mieux capturé par cette technique) éclosent principalement en début de saison (juillet) mais aussi durant la première moitié d'août, présentant ainsi deux pics assez nets (figure 2). Des

variations importantes se font cependant jour en fonction des années (éclosions plus tardives dans les combes et Doc<sub>2</sub> en 1978) et des familles (familles «précoces» et «tardives», DETHIER *et al.*, 1983). D'une manière générale néanmoins, les éclosions se raréfient fortement dès la mi-août et cessent vers la mi-septembre.

\* Dans la strate herbacée, deux pics principaux d'activité assez nets ont été observés chaque année (figure 2), leur ampleur et leur position dans le temps variant bien sûr avec les conditions climatiques et selon les milieux envisagés (LIENHARD *et al.*, 1981; MATTHEY *et al.*, 1981; GALLAND & DETHIER, 1984). Le premier, qui a lieu en juillet, correspond à l'activité maximale des espèces hibernant aux stades subadulte (nymphe) et/ou adulte: les Araignées *Pardosa giebelsi* (PAVESI) et *Araeoncus anguineus* (L. KOCH), l'Opilion *Mitopus glacialis* (HEER) ainsi que divers Collembolés comme *Isotomurus palustris* (MULLER) et *Lepidocyrtus lignorum* (FAB.) ont été le plus abondamment capturés au cours du mois de juillet. Rappelons que c'est à cette époque que les risques de gel nocturne sont les plus réduits. Le second pic, quantitativement le plus important, survient fin août - début septembre et correspond à l'apparition des adultes chez les espèces hibernant aux stades œuf et/ou jeune larve, c'est-à-dire près de 60% des espèces. Citons par exemple l'Araignée *Gnaphosa muscorum* (L. KOCH), l'Opilion *Mitopus morio* (FAB.), l'Orthoptère *Melanoplus frigidus* (BOH.) et les Coléoptères *Dasytes alpigradus* KIESW. et *Eusphalerum alpinum* (HEER). Les espèces très précoces sont rares: le Collembol *Isotoma sensibilis* (TULLB.) et l'Araignée *Tiso aestivus* (L. KOCH) sont pratiquement les seules à présenter un maximum d'activité dès fin juin. Les espèces relativement tardives, dont l'activité est encore assez sensible durant la seconde moitié de septembre, voire même au début d'octobre, sont un peu plus nombreuses. D'une manière générale et dans la plupart des groupes, l'augmentation de l'activité est assez progressive en début de saison tandis que l'arrêt est assez brusque en fin de saison.

\* Les éléments allochtones (Insectes erratiques, migrants ou amenés par les vents) se présentent également au sommet de La Schera dans un certain ordre au cours de la saison (figure 2). Les plus précoces sont généralement les Pucerons (DETHIER, 1980) et divers Coléoptères. En août, l'essentiel de cette «manne» céleste est constitué de sexués ailés de Fourmis (DETHIER & CHERIX, 1982) ainsi que de Diptères Syrphidae (DETHIER & GÖLDLIN, 1981) et Muscidae (DETHIER *et al.*, 1983). En septembre, les apports exogènes se réduisent à quelques Syrphidae et autres Diptères.

### Relations trophiques

Dans un esprit de simplification et de clarté, nous n'avons retenu ici que trois catégories trophiques:

- Herbivores (phytophages) s.l., y compris les pollinivores, rhizophages,... ainsi que les espèces qui se nourrissent, occasionnellement ou régulièrement, des parties mortes des végétaux.
- Prédateurs, parmi lesquels nous incluons les espèces qui se nourrissent parfois de cadavres d'animaux.
- Détritivores, qui consomment principalement des organismes morts.

Mais d'autres régimes existent (mycétophages par exemple) et quelques espèces, en particulier le Coléoptère Carabidae *Amara quenseli* SCHONH., présentent un régime alimentaire nettement mixte: prédateur et herbivore. Enfin, force nous est de reconnaître notre ignorance concernant les préférences trophiques précises d'encore bien des espèces.

La figure 3 esquisse les grandes lignes des chaînes alimentaires. Ce schéma général varie bien sûr quelque peu d'un milieu à l'autre, en fonction de la végétation pour la faune de la strate herbacée ou du sol pour la faune endogée (importance plus ou moins grande de l'une ou l'autre des trois catégories retenues ci-dessus) mais applicable à l'ensemble des stations étudiées. On peut relever les caractéristiques suivantes:

\* Dans la strate herbacée, les consommateurs primaires sont essentiellement représentés par des espèces broyeuruses, tant au stade adulte (Coléoptères, Orthoptères) que larvaire (Tenthredinidae, Lépidoptères). Les autres modes de nutrition sont nettement plus rares: citons surtout les piqueurs-suceurs comme les Cicadellidae et, accessoirement, les Tingidae. Parmi les consommateurs secondaires et tertiaires, il y a au contraire beaucoup d'espèces qui piquent leur proie afin d'en sucer l'hémolymphe ou d'aspirer le liquide résultant d'une digestion externe comme c'est le cas chez les Araignées. Les broyeurs sont ici moins nombreux mais néanmoins représentés par divers Carabidae et Staphylinidae ainsi que par les Opilions. Les détritivores de grande taille sont peu fréquents (Diplopodes, Scarabaeidae); cette dernière catégorie est surtout représentée par les microarthropodes, éléments de la mésofaune (Collemboles épigés par exemple).

\* Dans le sol, les consommateurs primaires, peu abondants, sont surtout des larves de Coléoptères et de Diptères; les Acariens Oribates sont essentiellement mycétophages. Les principaux consommateurs secondaires et tertiaires sont aussi représentés par des larves de Coléoptères et de Diptères, souvent assez grandes, mais également par de petites Araignées et par les Acariens Prostigmates. Ici encore, les «piqueurs-suceurs» s.l. dominant dans les peuplements de prédateurs. Les détritivores enfin, sont, dans le sol, beaucoup plus abondants et variés que dans la strate herbacée et consistent surtout en larves de Diptères et en Collemboles endogés (LIENHARD, 1980; DETHIER *et al.*, 1979, 1983).

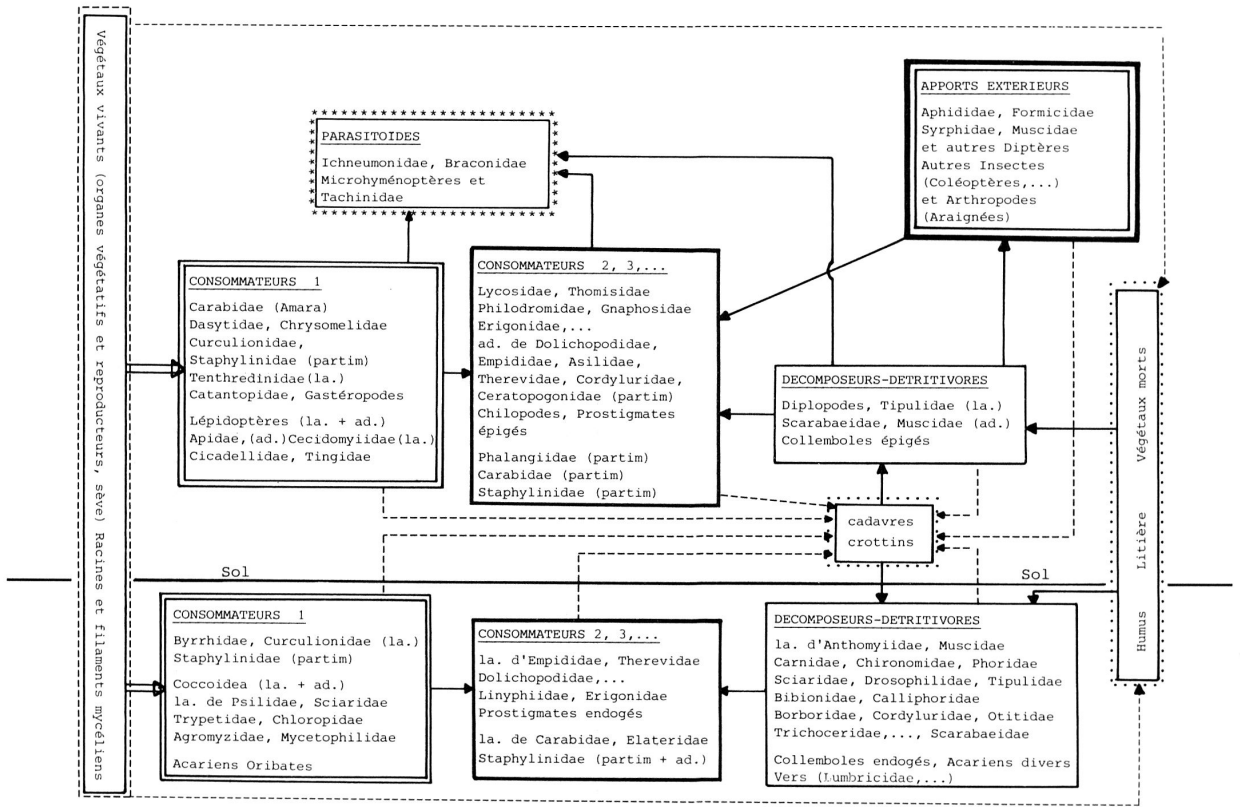
\* A plus d'une reprise déjà, nous avons relevé l'importance prise par les insectes allochtones dans l'alimentation des prédateurs autochtones. Cette «manne» céleste doit sans doute également nourrir un certain nombre de détritivores et de nécrophages (DETHIER & CHERIX, 1982; DETHIER, 1983, 1984).

\* Les parasites (= parasitoïdes), en particulier les Microhyménoptères, sont remarquablement abondants et diversifiés (DETHIER, 1984) et sont susceptibles de s'attaquer à un grand nombre d'hôtes, surtout des larves phytophages (chenilles de Lépidoptères, Tenthredinidae).

\* Maintes fois enfin, nous avons constaté, chez diverses espèces, une tendance plus ou moins marquée à la polyphagie. Ce phénomène s'observe au sein d'un même régime alimentaire, comme chez les Lépidoptères par exemple (COTTY & DETHIER, 1981) mais peut aussi s'étendre à des régimes complètement différents: *Dasytes alpigradus* KIESW. et *Melanoplus frigidus* (BOH.) sont essentiellement phytophages mais ne semblent pas dédaigner totalement des proies animales, *Amara quenseli* SCHONH. a un régime mixte, d'autres Carabidae se nourrissent volontiers de cadavres,... (DETHIER, 1982, 1984). Les mêmes espèces ou des espèces voisines vivant à plus basse altitude présentent souvent des préférences alimentaires plus étroites.

En résumé, nous pouvons dire que les communautés d'arthropodes sont dominées, dans la strate herbacée, par des peuplements de prédateurs comprenant en particulier d'importantes guildes d'Araignées; les peuplements d'herbivores sont représentés par diverses guildes d'insectes broyeurs, adultes ou larves, tandis que les peuplements de détritivores comprennent surtout des guildes de

Figure 3: Esquisse des relations trophiques sur le plateau sommital de La Schera.



microarthropodes tels que les Collembolés. Dans le sol au contraire, ce sont les peuplements de détritivores qui dominent, formés par des guildes de larves de Diptères et des guildes de Collembolés. Les peuplements de prédateurs et de phytophages comportent surtout des guildes de diverses larves d'insectes (Coléoptères, Diptères) et d'Acariens. Les insectes migrants, erratiques ou amenés par les vents ne constituent pas une communauté structurée.

Afin de quantifier quelque peu cette esquisse, nous avons mesuré les poids secs de plus de 80 espèces (ou familles dans le cas des Diptères) en tenant compte autant que possible des variations individuelles, des différences de taille et de sexe,... (DETHIER, 1984). Quelques valeurs ont été en outre prises dans la littérature (CUMMINS & WUYCHECK, 1971; RYAN, 1977; MEYER, 1980). Ces estimations quantitatives confirment l'esquisse qualitative et permettent de faire quelques remarques intéressantes:

\* A l'exception de Sco, les prédateurs dominent dans tous les milieux, parfois très nettement comme c'est le cas en Doc<sub>1</sub>, Cfa et Cop. Il ne faut cependant pas oublier que la plupart des grands arthropodes prédateurs sont très mobiles et se prennent facilement dans les pièges-trappes. Ils sont de ce fait probablement surestimés. A l'opposé, nombre d'herbivores pondéralement importants (Chrysomelidae, chenilles,...) sont beaucoup plus sédentaires et leur abondance par unité de surface doit être sensiblement plus grande que ne le laissent prévoir les captures dans les pièges-trappes (VERMOT, 1982). Le déséquilibre prédateurs/herbivores est donc sans doute moins marqué qu'il n'y paraît mais nous persistons à penser que les prédateurs restent remarquablement abondants par rapport aux proies indigènes potentielles et que les apports extérieurs sont indispensables au maintien de l'équilibre dans cet écosystème.

\* Ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, les détritivores de grande taille sont peu abondants dans la strate herbacée, sauf les Diplopodes en Muc. L'examen des poids secs confirme largement cette impression. On note en outre que les détritivores augmentent faiblement mais de façon malgré tout sensible lorsque l'on passe de milieux froids et exposés au vent (Cfa) à des milieux plus chauds et plus abrités (Sco, Ely, combes) ou à ceux où la température estivale peut être fort élevée (Muc). Ce fait est sans doute à mettre en relation avec les observations de GALLAND (1982a) sur la bonne corrélation entre la phytomasse aérienne et la température du sol en été qui favorise l'activité des décomposeurs.

\* La biomasse d'herbivores augmente de manière sensible dans les faciès du *Firmetum typicum*, de Doc<sub>1</sub> à Sco, parallèlement à la phytomasse aérienne et, à l'exception de Doc<sub>1</sub>, où elle est très élevée en raison des troncs de *Dryas*, parallèlement à la biomasse et à la productivité. Dans les autres milieux (Ely, Cop et Cog), il semble difficile de mettre en relation les quantités d'herbivores (poids de matière sèche) avec la végétation.

\* D'une manière générale, il semble que, dans la strate herbacée, le rapport prédateurs/herbivores soit d'autant plus élevé que le recouvrement végétal est faible (Ely, Typ, Cfa) ou ras (Doc<sub>1</sub>, combes). Ce point demanderait cependant à être vérifié.

\* Les estimations de poids de matière sèche par m<sup>2</sup>, effectuées à partir de moyennes de captures dans les pièges d'émergence viennent confirmer l'importance des chaînes de détritivores dans le sol, en particulier en Doc<sub>2</sub> et Cfa. Les larves prédatrices ne dominent légèrement qu'en Doc<sub>1</sub> (DETHIER, 1984 et sous presse).

\*La productivité en insectes Ptérygotes du plateau sommital de La Schera est faible: environ 160 mg de matière sèche par m<sup>2</sup> et par période de végétation. Quelques milieux cependant dépassent nettement cette moyenne: ce sont Sco, Cfa et surtout Doc<sub>2</sub>. Ce dernier, avec 300 mg/m<sup>2</sup> et par période de végétation, est le plus productif de tous, suivi de près par Cfa. Ces trois milieux avaient déjà été reconnus comme les plus riches en Diptères (DETHIER *et al.*, 1983). A l'opposé, Doc<sub>1</sub> (faciès à *Dryas* primaire) s'est révélé très pauvre, tant en individus qu'en poids de matière sèche par m<sup>2</sup> (environ 30 mg/m<sup>2</sup>, soit 10 fois moins qu'en Doc<sub>2</sub>!). Les autres milieux restent sensiblement en-dessous de la moyenne avec des productions d'insectes ailés d'environ 100 mg de matière sèche par m<sup>2</sup> et par période de végétation (environ 70 jours, cf. GALLAND, 1982a).

Nous avons déjà souligné l'importance des apports extérieurs dans l'alimentation des prédateurs indigènes. Il est difficile de quantifier avec précision ces apports car d'une part, il n'a pas toujours été possible de délimiter exactement faunes allochtone et autochtone (difficultés systématiques et biologiques) et, d'autre part, les techniques de récolte utilisées ne permettaient que rarement de rapporter le nombre d'insectes allochtones à une surface déterminée.

L'examen des récoltes de la tente Malaise et la comparaison avec celles réalisées par les pièges d'émergence (essentiellement des Diptères dans les deux cas) permettent cependant de se faire une idée de l'importance de cet apport (DETHIER & GÖLDLIN, 1981; DETHIER *et al.*, 1983). Dans la figure 4, nous avons représenté la quantité de matière sèche retenue dans la tente Malaise par périodes de deux semaines en 1977 et 1978. En dépit de l'importance parfois assez considérable de la catégorie «origine indéterminée» (qui traduit les difficultés à séparer

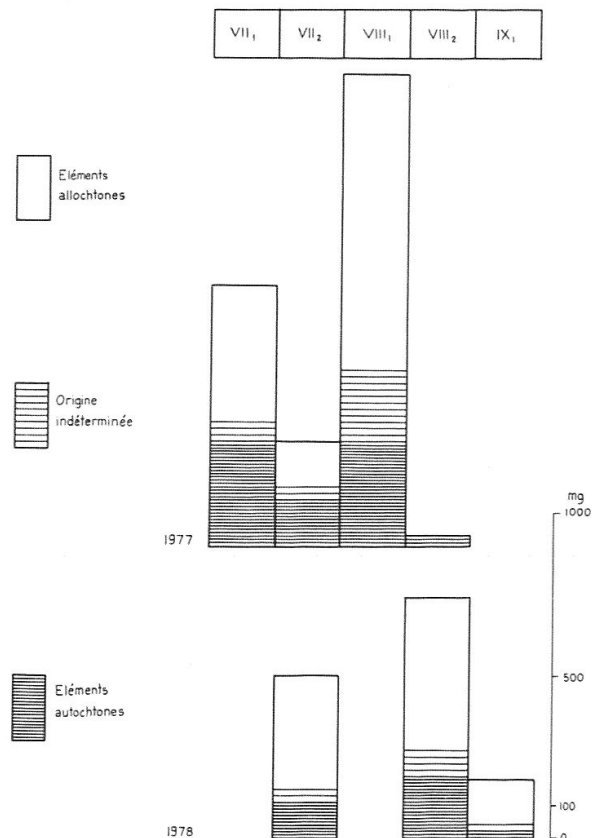


Figure 4: Importance pondérale des éléments autochtones et allochtones capturés dans la tente Malaise (surtout des Diptères) exprimés en mg de matière sèche.



Tableau 4: Quantités d'Insectes allochtones (exprimées en mg de matière sèche) trouvées sur la neige et sur une surface de 100 m<sup>2</sup> au sommet de La Schera.

Organismes	VII <sub>1</sub> .1977 <sup>(1)</sup>	VII <sub>1</sub> .1978 <sup>(2)</sup>
Pucerons (Cinara spp.,...)	10 - 15	0 - 5
Coléoptères (Coccinellidae, Chrysomelidae)	25 - 30	10 - 15
Diptères (Anthomyiidae, Muscidae, Syrphidae)	20 - 25	30 - 35
Hyménoptères (Formicidae)	30 - 35	40 - 45
divers (autres Diptères et Arthropodes)	5 - 10	0 - 5
Total (mg / 100 m <sup>2</sup> )	90 - 115	80 - 105

(1) moyenne sur 5 échantillons de 100 m<sup>2</sup>

(2) moyenne sur 4 échantillons de 100 m<sup>2</sup>

faunes allochtone et autochtone), on constate que la part prise par les insectes allochtones dépasse souvent les 50% du total et que certaines périodes sont particulièrement riches en Diptères de passage (Syphidae, Muscidae,...). Les résultats obtenus à l'aide de plateaux remplis d'eau (jaunes ou gris) posés sur piquets (ca. 120 cm du sol) sont comparables à ceux de la tente Malaise tandis que ceux provenant de plateaux identiques posés sur le sol montrent une importance beaucoup plus grande de la faune indigène et tendent à se rapprocher des résultats obtenus avec les pièges-trappes (DETHIER, 1984).

Les récoltes à vue sur des surfaces délimitées (en particulier sur la neige, les insectes y étant plus facilement repérables!) nous ont également fourni quelques indications quantitatives: à diverses reprises, nous avons effectué des prélèvements sur 100 m<sup>2</sup> et estimé à environ 100 mg la quantité de matière sèche déposée par jour (?) sur une telle surface pendant les périodes les plus favorables. Les chiffres du tableau 4 sont fournis à titre d'exemple; il conviendrait de reprendre de manière très approfondie l'étude de cet aspect particulièrement intéressant de l'écologie alpine en développant des méthodes plus adéquates et rigoureuses.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

En 1976 débutait, au Parc national suisse, un vaste programme de recherches en Ecologie alpine portant sur un *Caricetum firmae* situé au sommet du Munt La Schera (2540 m). La grande hétérogénéité du *Caricetum firmae* a de suite été mise en évidence: cette association se subdivise en sous-association, faciès et variantes qui sont elles-mêmes souvent disposées en «mosaïque» avec d'autres groupements végétaux (combes à neige, par exemple).

En quatre ans de travail sur le terrain, quelques 25 750 arthropodes ont été récoltés et, à ce jour, 465 espèces déterminées. Parmi celles-ci, 10 sont nouvelles pour la Science et 244 sont signalées pour la première fois dans le Parc et ses environs.

Nous nous sommes efforcés de rassembler les données écologiques autour de trois axes: espace, temps et nourriture.

\* Les espèces étroitement inféodées à l'un ou l'autre des huit milieux étudiés sont assez rares. Les différences, surtout d'ordre quantitatif, permettent de regrouper les stations entre elles et font apparaître notamment l'existence de deux faunes plus ou moins étroitement imbriquées selon les

milieux: une faune plutôt xérophile et tolérante vis-à-vis des variations de température dans les divers faciès du *Caricetum firmae* et une faune plus hygrophile et sténotherme froide surtout dans les combes à neige.

\* En dépit de la brièveté de la période de végétation (ca. 70 jours), on distingue plusieurs phases successives dans l'activité des arthropodes indigènes: reprise d'activité des adultes hivernants dès la fonte des neiges, éclosions des larves âgées ou pupes hivernantes,... Les divers éléments allochtones (insectes migrants, erratiques,...) se présentent eux aussi chaque année au sommet de La Schera dans un ordre défini.

\* Dans le sol, les espèces détritatives dominent nettement la zoocénose des arthropodes tandis que, dans la strate herbacée, les prédateurs sont remarquablement abondants par rapport aux proies indigènes potentielles. Une partie non négligeable de leur alimentation consiste d'ailleurs en insectes allochtones, surtout en début de saison. On peut donc dire que cet écosystème est en quelque sorte «subventionné» par d'autres se trouvant à plus basse altitude.

## REMERCIEMENTS

C'est pour nous un agréable devoir que d'exprimer notre gratitude aux personnes et institutions qui nous ont aidé tout au long de ce travail:

- Le Prof. W. MATTHEY (Neuchâtel) a élaboré le projet d'Ecologie alpine et dirigé notre thèse d'une façon discrète et bienveillante.
- Le Fonds national suisse de la recherche scientifique a soutenu financièrement nos travaux et ceux de nos collègues.
- Nos collègues de l'équipe «Ecologie alpine», par leur collaboration efficace et amicale, ont permis le bon déroulement du travail dans une ambiance très chaleureuse. Ce sont MM. M. FRIES, P. GALLAND, C. LIENHARD, N. ROHRER et T. SCHIESS auxquels sont venus s'ajouter par la suite Mme N. DONEUX-STIERNET, MM. G. CUENDET, P. VERMOT et P. A. FURST.
- Le Dr R. SCHLÖTH, directeur du Parc national, ainsi que ses gardes, nous ont facilité le travail sur le terrain et les séjours à Il Fuorn. Le Dr J. AUBERT, alors directeur du Musée zoologique de Lausanne et, par la suite, le Dr E. PONGRATZ, chef du service cantonal d'hydrobiologie de Genève, ont contribué à faciliter notre tâche par leur amabilité et leur compréhension.
- De très nombreux spécialistes nous ont aidé dans l'étude de l'abondant matériel récolté. Nous les avons déjà cités dans de précédentes publications et dans notre thèse mais nous tenons à leur exprimer à nouveau notre reconnaissance.
- Mon épouse mérite sans doute ma gratitude plus que toute autre personne. Son aide et sa compréhension ont permis l'achèvement de ce travail.

## BIBLIOGRAPHIE

- BIERI, M., DELUCCHI, V. & LIENHARD, C. 1978a. *Ein abgeänderter Macfadyen-Apparat für die dynamische Extraktion von Bodenarthropoden*. Bull. Soc. entom. Suisse 51: 119-132.
- BIERI, M., DELUCCHI, V. & LIENHARD, C. 1978b. *Beschreibung von zwei Sonden zur standardisierten Entnahme von Bodenproben für Untersuchungen an Mikroarthropoden*. Bull. Soc. entom. Suisse 51: 327-330.
- COTTY, A. & DETHIER, M. 1981. *Les Lépidoptères d'une pelouse alpine au Parc national suisse*. Nota Lepid. 4: 129-150.
- CUMMINS, K. W. & WUYCHECK, J. C. 1971. *Caloric equivalents for investigations in ecological energetics*. Assoc. int. Limnol. 18: 1-158.
- DEHARVENG, L. & LIENHARD, C. 1983. *Deux nouvelles espèces du genre Stachorutes DALLAS 1973 (Collembola)*. Revue suisse Zool. 90 (4): 929-934.
- DETHIER, M. 1980. *Les Hémiptères des pelouses alpines au Parc national suisse*. Revue suisse Zool. 87 (4): 975-990.
- DETHIER, M. 1981. *Note préliminaire sur les Coléoptères d'une pelouse alpine*. Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Entom. 3: 56-59.
- DETHIER, M. 1982. *Les Orthoptères des pelouses alpines du Munt La Schera*. Bull. Murith. Soc. val. Sci. nat. 99: 9-19.
- DETHIER, M. 1983. *Araignées et Opilions d'une pelouse alpine au Parc national suisse*. Ber. Nat. Med. Ver. Innsbruck 70: 67-91.
- DETHIER, M. 1984. *Etude des communautés d'Arthropodes d'une pelouse alpine au Parc national suisse*. Thèse de doctorat à l'Université de Neuchâtel, 317 pp., 61 tabl., 68 fig., 3 pl.
- DETHIER, M. Sous presse. *Note sur les larves d'insectes Ptérygotes d'une pelouse alpine*. Bull. Soc. Linn. Lyon.

- DETHIER, M. & CHERIX, D. 1982. *Note sur les Formicidae du Parc national suisse*. Bull. Soc. entom. Suisse 55: 125-138.
- DETHIER, M., GALLAND, P., LIENHARD, C., MATTHEY, W., ROHRER, N. & 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.
- DETHIER, M. & GÖLDLIN, P. 1981. *Les Syrphidae des pelouses alpines au Parc national suisse*. Bull. Soc. entom. Suisse 54: 65-77.
- DETHIER, M., HAENNI, J.P. & MATTHEY, W. 1983. *Recherches sur les Diptères du Caricetum firmæ au Parc national suisse*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. 106: 29-54.
- DETHIER, M., HAENNI, J.P. & MATTHEY, W. 1984. *Les Diptères d'une pelouse alpine au Parc national suisse*. Act. coll. int. Ecol. Mont., Gabas 1982 (sous presse).
- DETHIER, M. & PEDROLI-CHRISTEN, A. 1983. *Diplopodes et Chilopodes d'une pelouse alpine au Parc national suisse*. Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 76: 373-379.
- DE ZORDO, I. 1979. *Lebenszyklen und Zönotik von Coleopteren*. Alpin-Biol. Stud. XI (Veröff. Univ. Innsbruck 118): 1-131.
- FRANZ, H. 1979. *Ökologie der Hochgebirge*. Ulmer Verlag, Stuttgart, 707 pp.
- GALLAND, P. 1979. *Note sur le Caricetum firmæ du Parc national suisse*. Doc. Phytosociol. N.S. 4: 279-287.
- GALLAND, P. 1982a. *Etude de la végétation des pelouses alpines au Parc national suisse*. Thèse de doctorat à l'Université de Neuchâtel, 177 pp., 33 tabl., 71 fig.
- GALLAND, P. 1982b. *Recherches sur les sols des pelouses alpines au Parc national suisse*. Bull. Soc. suisse Pédol. 6: 137-144.
- GALLAND, P. & DETHIER, M. 1984. *Phénologie, adaptations à l'altitude et dynamique d'une biocénose alpine*. Act. Coll. int. Ecol. mont., Gabas 1982 (sous presse).
- LIENHARD, C. 1980. *Zur Kenntnis der Collembolen eines alpinen Caricetum firmæ im Schweizerischen Nationalpark*. Peleobiologia 20 (6): 369-386.
- LIENHARD, C., DETHIER, M. & SCHIESS, T. 1981. *Collemboles et Acariens épigés d'une pelouse alpine*. Revue Ecol. Biol. sol. 18 (4): 579-601.
- MATTHEY, W., DETHIER, M., GALLAND, P., LIENHARD, C., ROHRER, N. & SCHIESS, T. 1981. *Etude écologique et biocénotique d'une pelouse alpine au Parc national suisse*. Bull. Ecol. 12 (4): 339-354.
- MEYER, E. 1980. *Aktivitätsdichte, Abundanz und Biomasse der Makrofauna*. Alpin-Biol. Stud. XIII (Veröff. Univ. Innsbruck 125): 1-53.
- PUNTSCHER, S. 1980. *Verteilung und Jahresrhythmik von Spinnen*. Alpin-Biol. Stud. XIV (Veröff. Univ. Innsbruck 129): 1-107.
- RYAN, J. K. 1977. *Synthesis of energy flows and population dynamics of Truelove Lowland invertebrates*. In BLISS L. C. «Truelove Lowland, a high arctic ecosystem». Univ. Alberta Press: 325-346.
- SCHIESS, T. 1981. *Neue Tydeidenarten (Acari, Actinedida, Tydeidae) aus einem alpinen Rasen (Caricetum firmæ) des Schweizer Nationalparkes*. Entom. Basiliensa 6: 78-107.
- SOLHØY, T., ØSTBYE, E., KAURI, M., HAGEN, A., LIEN, L. & SKAR, H.J. 1975. *Faunal structure of Hardangervidda, Norway*. Ecol. Stud. 17, Fennoscandian Tundra Ecosystems 2: 29-45.
- VERMOT, P. 1982. *Etude de la biocénose de trois pelouses alpines au Parc national suisse: approche faunistique et écologique des peuplements de Coléoptères*. Trav. de licence à l'Université de Neuchâtel, 120 pp.