

Répartition. écologie et caryologie de *Sorex araneus* et *Sorex coronatus* dans le Jorat (Mammalia, Insectivora)

Autor(en): **Rossier, Olivier / Gos, Pascal / Hausser, Jacques**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **82 (1992-1993)**

Heft 3

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-280179>

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.

Répartition, écologie et caryologie de *Sorex araneus* et *Sorex coronatus* dans le Jorat (Mammalia, Insectivora)¹

par

Olivier ROSSIER², Pascal GOS³ et Jacques HAUSSER⁴

Summary.— ROSSIER O., GOS P. et HAUSSER J., 1992. Distribution, comparative ecology and karyology of *Sorex araneus* and *Sorex coronatus* in the Jorat country (Insectivora, Soricidae). *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 82.3: 261-278.

94 shrews belonging to the species *S. araneus* and *S. coronatus* were caught in the Jorat region (Vaud, Switzerland). They were determined by karyological, biochemical and morphometrical methods. The distribution of both species was studied according to several ecological measurements made on the capture sites.

A discriminant analysis of these ecological data shows a clear differentiation of the habitats of the two species. Altitude, temperature, exposure, pH and humidity are the main factors determining their distribution.

The Jorat population of *S. araneus* does not show chromosomal polymorphism. All individuals of which the karyotype was analysed (34) belong to the "Vaud" race and are homozygous for the metacentric *no*. A specimen of *S. coronatus* heterozygous for the metacentric *kq* was observed.

Résumé.—ROSSIER O., GOS P. et HAUSSER J., 1992. Répartition, écologie comparée et caryologie de *Sorex araneus* et *Sorex coronatus* (Mammalia, Insectivora) dans le Jorat. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 82.3: 261-278.

94 musaraignes appartenant aux espèces *S. araneus* et *S. coronatus* ont été capturées dans la région du Jorat (Vaud, Suisse) et déterminées par des méthodes caryologiques, biochimiques et morphométriques. La répartition de ces deux espèces est étudiée en fonction de différents paramètres écologiques relevés sur les lieux de capture.

L'analyse discriminante fondée sur ces paramètres écologiques montre une nette séparation des habitats des deux espèces. Les facteurs influençant le plus la répartition sont l'altitude, la température, l'exposition, le pH et l'humidité.

Aucun polymorphisme n'est présent dans la population joratoise de *S. araneus*. Tous les individus dont le caryotype a été analysé (34) appartiennent à la race Vaud et sont homozygotes pour le métacentrique *no*. En revanche un spécimen de *S. coronatus* hétérozygote pour la paire *kq* a été mis en évidence.

¹Ce travail a été supporté par un crédit de la Ville de Lausanne, dans le cadre du projet «Jorlog».

²Laboratoire d'écologie et biologie aquatique, Université de Genève, 18 ch. des Clochettes, CH-1203 Genève.

³Institut für allgemeine Mikrobiologie, Universität Bern, 4 Balzerstrasse, CH-3012 Bern.

⁴Institut de zoologie et d'écologie animale, Bâtiment de biologie, CH-1015 Lausanne.

INTRODUCTION

Sorex araneus L., 1758 et *S. coronatus* Millet, 1828 (= *S. gemellus* Ott, 1968) (MEYLAN et HAUSSER 1978) sont des espèces jumelles de musaraignes dont l'existence en Suisse fut révélée grâce à l'analyse chromosomique (MEYLAN 1964). Elles font partie du groupe *araneus* introduit pour la première fois par HOFFMANN (1971) et limité plus tard par MEYLAN et HAUSSER (1973) aux espèces caractérisées par le complexe chromosomique sexuel mâle XY_1Y_2 (SHARMANN 1956).

Ce groupe, largement répandu, a été l'objet de nombreux travaux portant entre autres sur des problèmes de spéciation (HAUSSER *et al.* 1985), ainsi que sur le polymorphisme robertsonien affectant *S. araneus* découvert par SHARMANN (1956). Celui-ci a été intensément étudié depuis, si bien qu'une vingtaine de races chromosomiques ont été signalées à ce jour en Europe (synthèse récente dans BRÜNNER 1991). En Suisse, deux races chromosomiques (Valais et Vaud) ont été décrites par HAUSSER *et al.* (1986, 1991).

En ce qui concerne la répartition de *S. araneus* et de *S. coronatus*, des problèmes de détermination rendirent pendant longtemps les recherches difficiles. En effet, les caractères morphologiques externes (OTT 1968, OLERT 1973 a) ne sont pas suffisants pour permettre une identification fiable (HAUSSER 1976). D'autre part, comme l'analyse chromosomique nécessite des animaux vivants et implique leur sacrifice, les travaux à grande échelle ainsi que les études suivies sur des populations étaient donc impossibles avant la mise au point de nouvelles méthodes de détermination.

Une de ces techniques, basée sur des mesures ostéométriques de la mandibule ou du crâne (HAUSSER et JAMMOT 1974, LOCH 1977, HANDWERK 1987) offre la possibilité de déterminer des animaux morts ou récoltés depuis plusieurs années alors qu'une seconde méthode, l'analyse électrophorétique d'échantillons de sang sur gel de polyacrylamide (HAUSSER et ZUBER 1983, NEET et HAUSSER 1991), permet la détermination d'individus tout en les gardant vivants, ce qui autorise les études sur le terrain des deux *Sorex*.

Les données complémentaires concernant la répartition géographique, obtenues depuis lors, ont clairement montré que ces deux espèces étaient largement allopatriques en Europe (HAUSSER 1978, SEARLE 1984, HAUSSER *et al.* 1985, 1991). *S. coronatus* occupe une zone située à l'ouest d'une ligne s'étendant des Alpes à la mer du Nord alors que *S. araneus* peuple l'est et le nord de l'Europe ainsi que la Grande Bretagne à l'exception de l'Irlande.

La répartition observée en Suisse se fait en grande partie selon l'axe altitudinal, *S. coronatus* n'occupant que le plateau et les régions peu élevées alors que *S. araneus* est présente surtout en montagne mais se trouve aussi dans les lieux humides auxquels elle semble être mieux adaptée (HAUSSER 1978, HAUSSER *et al.* 1991).

Plusieurs zones de contact entre les deux espèces ont cependant été décelées en Suisse (voir NEET et HAUSSER (1990) pour leur localisation) ainsi qu'aux Pays Bas (LOCH 1977), en Belgique (MYS *et al.* 1985) et en Allemagne où une sympatrie plus généralisée a été démontrée (VON LEHMANN 1955, OLERT 1973 b, SCHWAMMBERGER 1976, HANDWERK 1987). Cette syntopie localisée est intéressante à plus d'un titre car les proches exigences des deux espèces impliquent une forte compétition interspécifique qui pose alors le problème de

la cohabitation, celle-ci n'étant en fait possible que si les deux compétiteurs en présence occupent des niches écologiques différentes. Il a été récemment démontré que *S. araneus* et *S. coronatus*, dans les zones de contact, sélectionnent des habitats différents lorsqu'elles sont en compétition, mais que cette ségrégation de l'habitat disparaît si la compétition est supprimée (NEET et HAUSSER 1990).

A l'occasion d'une étude pluridisciplinaire visant à mieux connaître la région du Jorat (projet Jorlog de la Ville de Lausanne) nous avons pu analyser les relations de ces deux espèces dans une zone de contact encore peu étudiée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Piégeages

Les captures de musaraignes ont été effectuées pour la plupart dans le cadre d'un travail général concernant les micromammifères du Jorat. Les lieux de piégeage ont été déterminés à l'aide du plan d'échantillonnage destiné à coordonner les diverses études du programme Jorlog (HAUSSER et LE NÉDIC 1987). La région est divisée en 72 parcelles (divisions forestières) classées aléatoirement, et comprenant elles-mêmes plusieurs sites de prélèvement numérotés au hasard.

Les piégeages ont été effectués au moyen de 25 trappes de type Longworth disposées au sein d'un cercle de 50 mètres de rayon centré sur le point-échantillon numéro 1 des 27 premières parcelles dans le classement aléatoire du plan d'échantillonnage (HAUSSER et LE NÉDIC 1987). Comme seuls 16 terrains sur 27 ont permis la capture de *Sorex* nous avons encore effectué 6 piégeages sur d'autres parcelles dans des régions qui n'avaient pas été prospectées ou qui n'avaient pas permis la capture de musaraignes lors des précédents relevés. La liste des terrains échantillonnés et des animaux capturés est donnée au tableau 1.

Répartition écologique

Pour mettre en évidence de possibles différences d'habitat entre les deux espèces de *Sorex* il était nécessaire de décrire les terrains de piégeage de la façon la plus complète possible. Pour ce faire 33 paramètres physiques, chimiques, botaniques et écologiques ont été utilisés (annexe 1). Les variables 6 à 33 ont été établies à l'aide de relevés effectués par l'institut de Botanique Systématique et Géobotanique de l'Université de Lausanne (HAINARD 1989) et complétés par nos soins dans certains cas.

Pour rechercher les éventuelles différences d'habitats nous avons tout d'abord comparé de manière indépendante les groupes de variables obtenus d'une part pour les terrains «à *Sorex araneus*» et d'autre part pour les terrains «à *Sorex coronatus*» à l'aide du test non paramétrique de Mann et Whitney (test de U) qui présente l'avantage de ne pas se fonder sur l'hypothèse de normalité des variables et qui peut être appliqué à de petits échantillons (SIEGEL 1956).

Tableau 1.—Liste des terrains échantillonnés et des animaux capturés. Pour chaque espèce: n: nombre de captures; c: détermination par analyse chromosomique; e: détermination par électrophorèse des albumines; o: détermination par ostéométrie. Seule la méthode de détermination la plus fiable est comptabilisée pour chaque individu, dans l'ordre c, e, o. P: classement effectué par analyse discriminante et sa probabilité; Cl: classement final des terrains: A = *S. araneus*; C = *S. coronatus*; M = terrain mixte.

Parcelle	Pt.	Coordonnées	<i>S. coronatus</i>				<i>S. araneus</i>				P	Cl.
			n	c	e	o	n	c	e	o		
02	1	535.4 / 158.4	3	-	3	-	-	-	-	-	C: 0.995	C
03	1	535.6 / 158.0	-	-	-	-	-	-	-	-	C: 0.998	C
06	1	537.5 / 159.0	-	-	-	-	-	-	-	-	C: 0.989	C
07	1	537.7 / 158.3	1	1	-	-	-	-	-	-	C: 0.992	C
08	2	537.2 / 157.9	2	-	2	-	-	-	-	-	C: 0.939	C
09	3	538.5 / 158.3	1	1	-	-	-	-	-	-	C: 0.999	C
12	3	540.8 / 158.3	3	2	1	-	-	-	-	-	C: 0.988	C
17	1	538.4 / 154.6	3	-	3	-	-	-	-	-	C: 0.972	C
20	1	539.8 / 156.3	-	-	-	-	-	-	-	-	C: 0.789	C
21	1	540.3 / 157.0	-	-	-	-	1	1	-	-	A: 0.972	A
27	1	540.2 / 158.5	4	2	2	-	-	-	-	-	C: 0.733	C
32b	1	541.8 / 159.9	-	-	-	-	6	3	2	1	A: 0.911	A
36	1	541.8 / 159.1	1	1	-	-	11	1	10	-	A: 0.995	A
39	1	542.1 / 158.0	-	-	-	-	1	1	-	-	A: 0.979	A
41	1	541.8 / 157.0	-	-	-	-	-	-	-	-	A: 0.864	A
42	1	542.0 / 157.5	-	-	-	-	-	-	-	-	A: 0.791	A
44	1	542.8 / 158.6	-	-	-	-	2	2	-	-	A: 0.764	A
46	1	543.2 / 158.2	-	-	-	-	6	5	-	1	A: 0.936	A
47	1	543.3 / 158.7	2	-	2	-	12	2	9	1	A: 0.930	A
49	1	543.8 / 158.9	-	-	-	-	-	-	-	-	C: 0.834	C
50	1	544.5 / 160.1	-	-	-	-	3	2	1	-	A: 0.994	A
51	1	544.7 / 159.3	-	-	-	-	4	3	1	-	A: 0.902	A
52	1	545.0 / 159.1	1	1	-	-	1	1	-	-	A: 0.651	M
54	1	543.9 / 158.3	-	-	-	-	-	-	-	-	C: 0.558	M
59	1	543.8 / 157.2	-	-	-	-	7	4	3	-	A: 0.927	A
61	1	543.0 / 156.4	1	-	-	1	2	2	-	-	C: 0.569	M
62	1	542.5 / 157.1	3	3	-	-	-	-	-	-	C: 0.941	C
63	1	542.2 / 155.5	-	-	-	-	-	-	-	-	C: 0.693	C
64	1	542.3 / 154.7	-	-	-	-	-	-	-	-	C: 0.542	M
104	1	543.5 / 159.2	1	-	1	-	2	2	-	-	C: 0.552	M
109	1	543.6 / 160.6	3	3	-	-	6	3	3	-	C: 0.564	M
110	1	544.0 / 160.7	-	-	-	-	-	-	-	-	C: 0.947	C

Il était également intéressant de comparer globalement les habitats des deux espèces. Pour y parvenir nous avons tout d'abord tenté de normaliser autant que possible les variables de départ à l'aide des formules données par LEGENDRE et LEGENDRE (1979). Par la suite les variables ont été centrées et réduites pour les ramener à des valeurs comparables. A partir de ces données nous avons effectué une analyse en composantes principales (afin de réduire le nombre des variables de départ), soumise à une rotation varimax. Les huit premières composantes (tableau 2), représentant près de 75% de la variance totale, ont été retenues. Nous avons utilisé ces huit composantes principales pour comparer les habitats de *S. araneus* et *S. coronatus* à l'aide d'une analyse dis-

criminante, les terrains mixtes étant comptabilisés deux fois. Celle-ci permet de visualiser les éventuelles différences d'habitats, de tester la validité de ces observations et de classer les terrains sur lesquels aucune capture n'a pu être effectuée. Ces analyses ont été réalisées à l'aide des logiciels SYSTAT (Systat Inc., 2902 Central St. Evanston, Illinois, 60201, USA) et SPSSX (SPSS Inc., Chicago, Illinois, 60611, USA).

Tableau 2.—Description des composantes principales retenues pour l'analyse statistique. S%: pourcent de variance expliquée. Pour la définition des variables, voir annexe 1.

Composante	Variables à forte contribution	S%
C1	TemA, MusA, LuxA, DisA, ConA, ALT	15.655
C2	HumA, %Cai, AzoA, VahA, %VEG, %LIT, IonA	13.288
C3	REC1, REC4, REC8	8.246
C4	EXPW, DisH, TemH, pH	7.981
C5	%TER, PENT	7.622
C6	ConH, LuxH	7.393
C7	IonH, LIT	6.968
C8	AzoH, MusH, CONV	6.686

Déterminations

Plusieurs techniques de laboratoire ont été appliquées pour déterminer efficacement les deux espèces. L'analyse chromosomique a été la méthode de base permettant de définir *S. coronatus* par rapport à *S. araneus* (MEYLAN et HAUSSER 1973). La méthode que nous avons utilisée est dérivée de celle de SEABRIGHT (1971). 47 individus ont été déterminés par ce moyen (tab.1).

La deuxième méthode est une technique de détermination des albumines du sang par électrophorèse. En effet, l'albumine de ces deux espèces se caractérise par une migration différentielle dans une électrophorèse sur gel polyacrylamide. Cette migration permet une détermination extrêmement fiable (HAUSSER et ZUBER 1983, NEET 1989, GOS 1990). Cette technique, pratiquée sur un système d'électrophorèse monoplaque Zabona permet une bonne résolution des bandes et possède l'énorme avantage de pouvoir être appliquée à une population d'animaux sans nuire à la survie des individus (seuls 50 microlitres de sang sont nécessaires). Les migrations sont effectuées à des puissances constantes de 2 Watts pour le gel de concentration, et de 6 Watts pour le gel de résolution. Cette méthode a été appliquée à 65 individus, y compris 24 ayant fait l'objet d'une analyse chromosomique.

La troisième technique utilise une série de mesures ostéométriques mandibulaires pour séparer les deux espèces en deux groupes à l'aide d'une analyse discriminante multivariée (HAUSSER et JAMMOT 1974). Cette analyse a été réalisée à l'aide du logiciel SPSSX. Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un projecteur de profil «Nikon V 12» et d'un bloc comparateur optique (JAMMOT 1972) sur la mandibule gauche de chaque animal. Nous avons pris en considération l'ensemble des mesures de HAUSSER et JAMMOT (1974), à l'exception de la mesure N° 16. Cette mesure a été modifiée pour des raisons de précision et détermine la distance partant de l'encoche sigmoïde supérieure jusqu'au bas

de la fosse temporale interne. Deux angles ont été ajoutés à ces mesures: l'angle α et l'angle β correspondant à deux tangentes (fig.1). Tous les animaux caryotypés ont été utilisés pour établir une fonction discriminante. Cette fonction nous a par la suite permis de classer les 4 spécimens dont nous n'avions que le crâne.

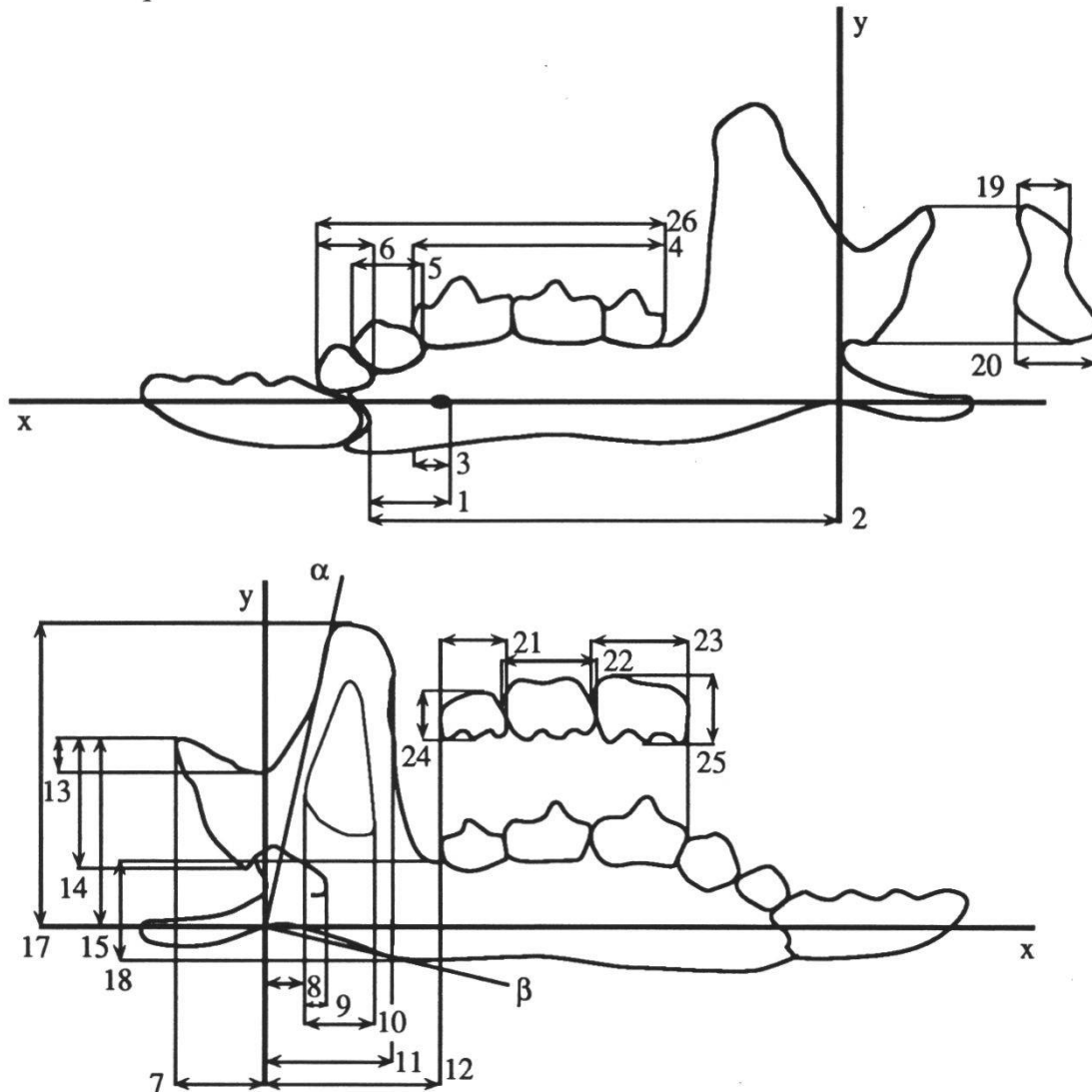


Figure 1.—Détail des 28 mesures prises sur la mandibule gauche des musaraignes caryotypés ou mortes en captivité. Les mesures 27 et 28 correspondent aux angles α et β du schéma. Les axes de référence principaux sont indiqués par des traits gras. Les mesures sont numérotées dans l'ordre pratique de relevé.

RÉSULTATS

Répartition écologique

Les piégeages ont permis la capture de 62 *Sorex araneus* et de 32 *Sorex coronatus* sur 22 terrains différents. Huit de ces localités étaient occupées uniquement par *S. araneus*, 8 par *S. coronatus* et les 6 dernières ont révélé la présence simultanée des deux espèces. Il faut toutefois noter que sur deux des ter-

rains mixtes *S. araneus* était nettement majoritaire (parcelles 36 et 47, tab. 1). Cette observation nous a incité à ne pas considérer la présence de *S. coronatus* en ces lieux comme significative pour l'analyse statistique. Cette modification a porté le nombre des localités «*araneus*» à 10 et celui des terrains mixtes à 4.

Pour rechercher de possibles différences d'habitat, les 33 variables ont tout d'abord été analysées séparément en comparant les valeurs obtenues pour les deux espèces à l'aide du test de U. Les localités mixtes ont été comptabilisées dans les deux groupes. Cette première approche nous a permis de relever une différence significative pour 5 descripteurs (tab. 3). Nous avons ensuite tenté de séparer globalement les habitats des deux espèces ainsi définis grâce à une analyse discriminante des composantes principales des 33 variables de départ. Cette analyse (valeur propre = 1.405; corrélation canonique = 0.764) conduit au rejet de l'hypothèse d'une similitude des habitats de *S. araneus* et *S. coronatus*. Le lambda de Wilks ($\Lambda = 0.416$) indique que 58.4 % de la variance enregistrée est due à la différence des habitats entre groupes, ce qui est significatif ($p = 0.025$). On peut aussi noter que près de 85 % des terrains ont été classés correctement par cette fonction (fig. 2) ce qui est d'autant plus intéressant que les seules «erreurs de groupement» proviennent des terrains mixtes qui ont été comptabilisés dans les deux groupes. On constate de plus sur la figure 2 que ces parcelles sont situées très près de la limite entre les deux espèces établie par la fonction discriminante.

Si l'on étudie la corrélation de chacune des composantes principales avec la fonction discriminante, on s'aperçoit sans surprise que parmi les composantes contribuant le plus fortement à la séparation des deux groupes (C4: $r = -0.523$; C1: $r = 0.281$; C5: $r = -0.276$; C2: $r = 0.266$), C4, C1 et C2 sont aussi celles qui prennent en charge les descripteurs d'habitat déjà différenciés en mode univariés (cf. tab. 2). Selon nos résultats la répartition de ces deux espèces serait principalement liée à la température. En effet, trois des variables mises en évidence sont directement corrélées à ce paramètre (TemH, ALT, EXPW). De fait, *S. araneus* est plus particulièrement présente dans les lieux frais, élevés (on ne la trouve pas à moins de 760 m) et peu exposés, présentant une humidité assez importante ainsi qu'un pH peu acide. *S. coronatus* est quant à elle présente à basse altitude ainsi que sur les hauteurs lorsque l'exposition est favorable (ce qui implique des températures plus douces) et que le sol, à pH acide, est plutôt sec.

Tableau 3.—Moyenne et écarts-type des 5 descripteurs présentant une différence significative pour les localités à *S. araneus* et à *S. coronatus*, avec le test de U des différences de rang entre les deux groupes de localités.

Variable	<i>S. araneus</i> (n=14)		<i>S. coronatus</i> (n=12)		U	P
	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type		
TemH	3.261	0.133	3.413	0.174	37	0.015
EXPW	3.071	2.786	5.500	2.393	40	0.022
pH	5.107	0.719	4.563	0.428	122	0.044
ALT	855.500	43.849	772.417	105.154	123	0.047
HumA	3.357	0.329	3.110	0.376	122	0.050

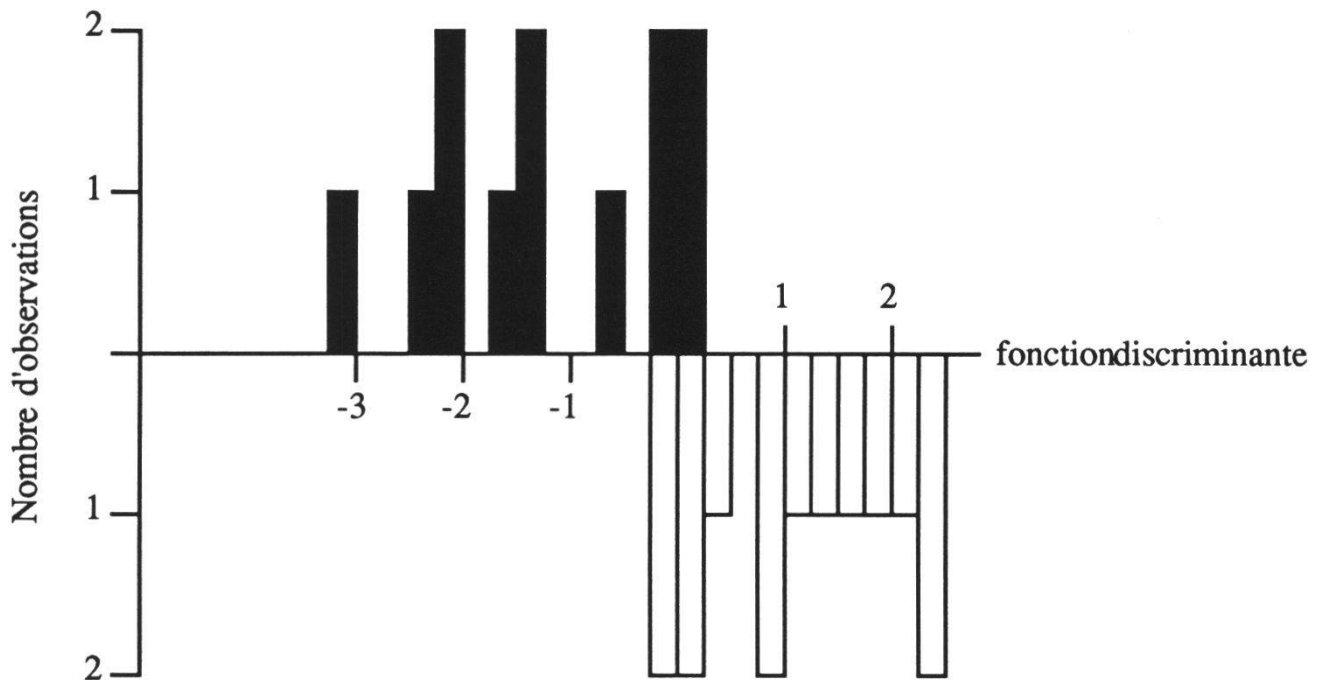


Figure 2.—Répartition des localités selon l'analyse discriminante des composantes principales des variables d'habitat. Noir: *S. coronatus*, blanc: *S. araneus*.

La fonction discriminante a par la suite permis de classer les 10 parcelles où aucune *Sorex* n'avait pu être capturée (tab. 1). Dans deux cas (parcelles 54 et 64) on peut remarquer que la probabilité d'appartenir au groupe *coronatus* est très proche de 50% ce qui pourrait impliquer la présence simultanée des deux espèces. Ces résultats ont été utilisés, en plus des observations, pour compléter la carte de répartition des deux espèces dans la région du Jorat (fig. 3).

Analyse chromosomique

Nous n'avons trouvé aucun polymorphisme chromosomique de type robertsonien dans la population joratoise de *S. araneus* (34 individus analysés). Les chromosomes ont été classés selon la nomenclature proposée par SEARLE *et al.* (1991). Les caryogrammes obtenus sont caractéristiques de la race Vaud. Tous les individus sont homozygotes métacentriques pour la paire *no*, la formule complète étant : XX/XY₁Y₂, *af*, *bc*, *gm*, *hi*, *jl*, *kr*, *no*, *p*, *q*, *tu* (fig. 4).

Tous les caryogrammes de *S. coronatus* obtenus dans la région du Jorat se sont avérés être du type classique: XX/XY₁Y₂, *af*, *ci*, *cms(b)*, *gr*, *jn*, *lo*, *kq*, *mp*, *cms(h)*, *tu* (*cms* = «centromeric shift», VOLOBOUEV et CATZEFLIS 1989), à l'exception d'un spécimen, hétérozygote pour la paire *kq* soit: *kq-k,q* (fig. 5).

Ce cas nouveau se trouve être le seul actuellement mis en évidence pour cette paire de chromosomes. Le seul autre cas d'hétérozygotie mentionné chez *S. coronatus* (OLERT 1973 a) concernait la paire 2, équivalente à la paire *ci* de la classification actuelle.

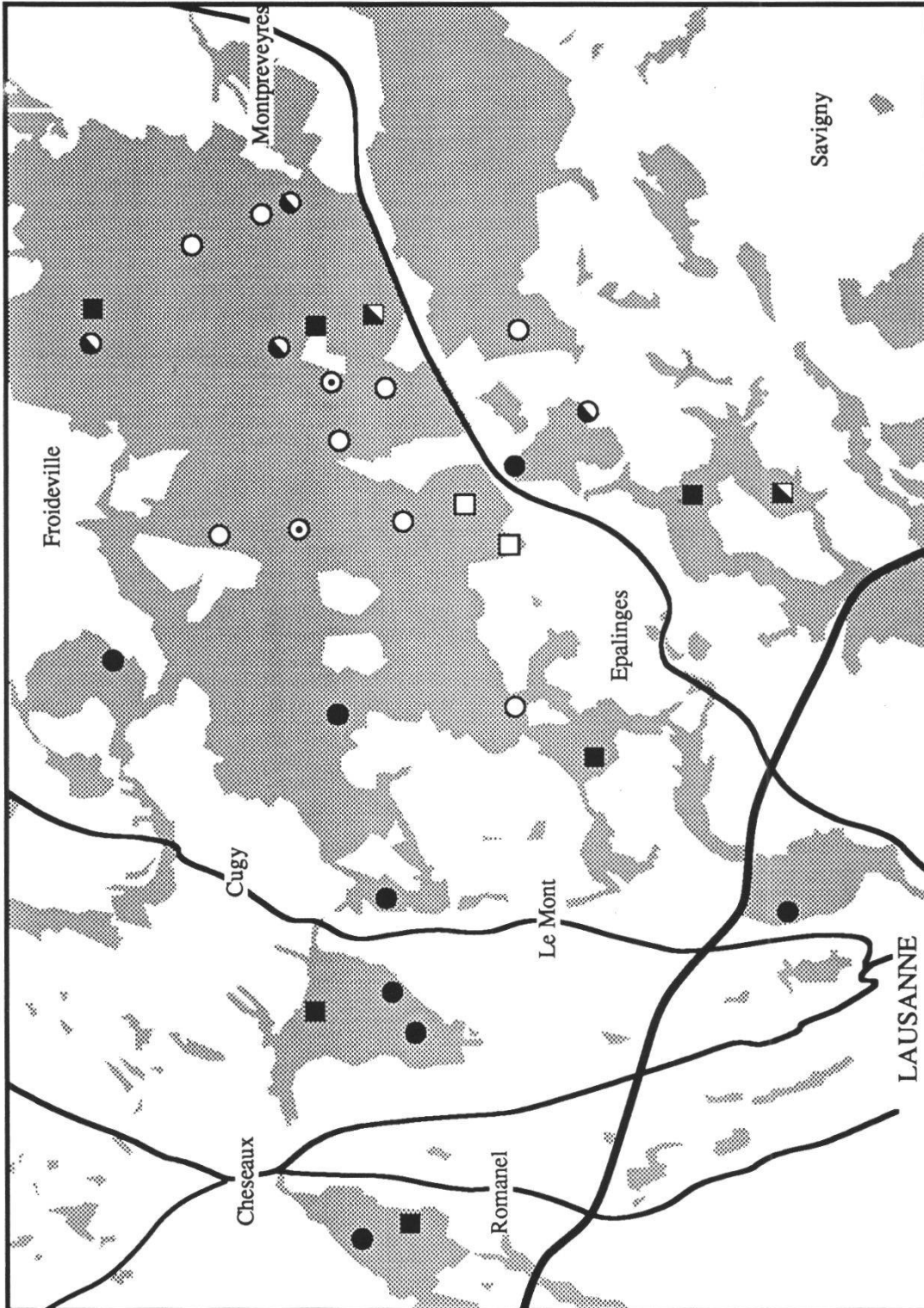


Figure 3.—Carte de répartition de *Sorex araneus* et *Sorex coronatus* dans le Jorat. Signes noirs: *S. coronatus*; signes blancs: *S. araneus*. Les localités mixtes sont indiquées par un signe bicolore. Les deux localités à *S. araneus* comprenant une minorité de *S. coronatus* sont marquées d'un point central. Cercles: localités classées à partir des individus capturés. Carrés: localités n'ayant pas fourni de captures, classées par l'analyse des caractéristiques de l'habitat.

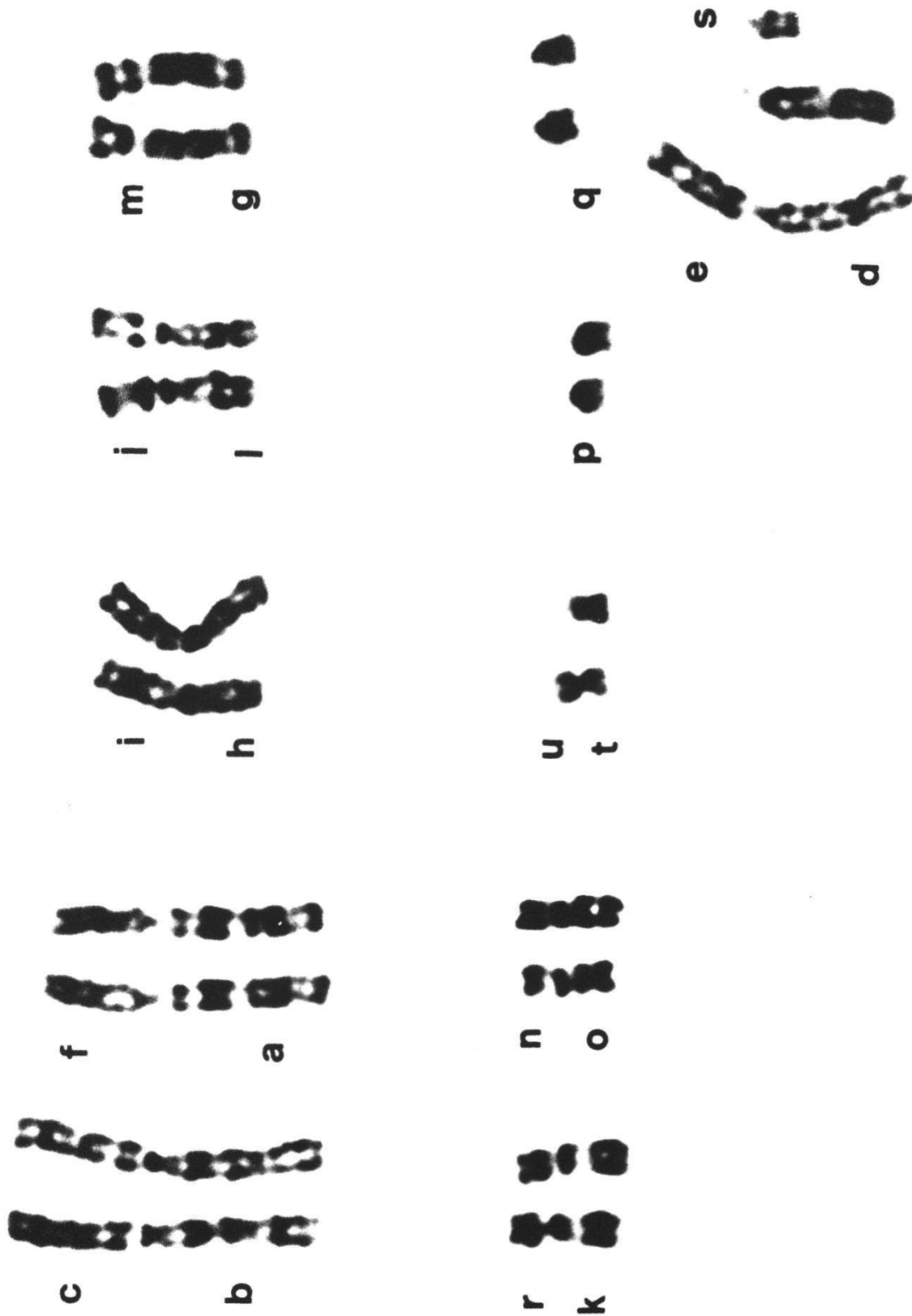


Figure 4.—Caryogramme en bandes G d'un mâle homozygote de *Sorex araneus*. Nomenclature selon SEARLE *et al.* (1991).

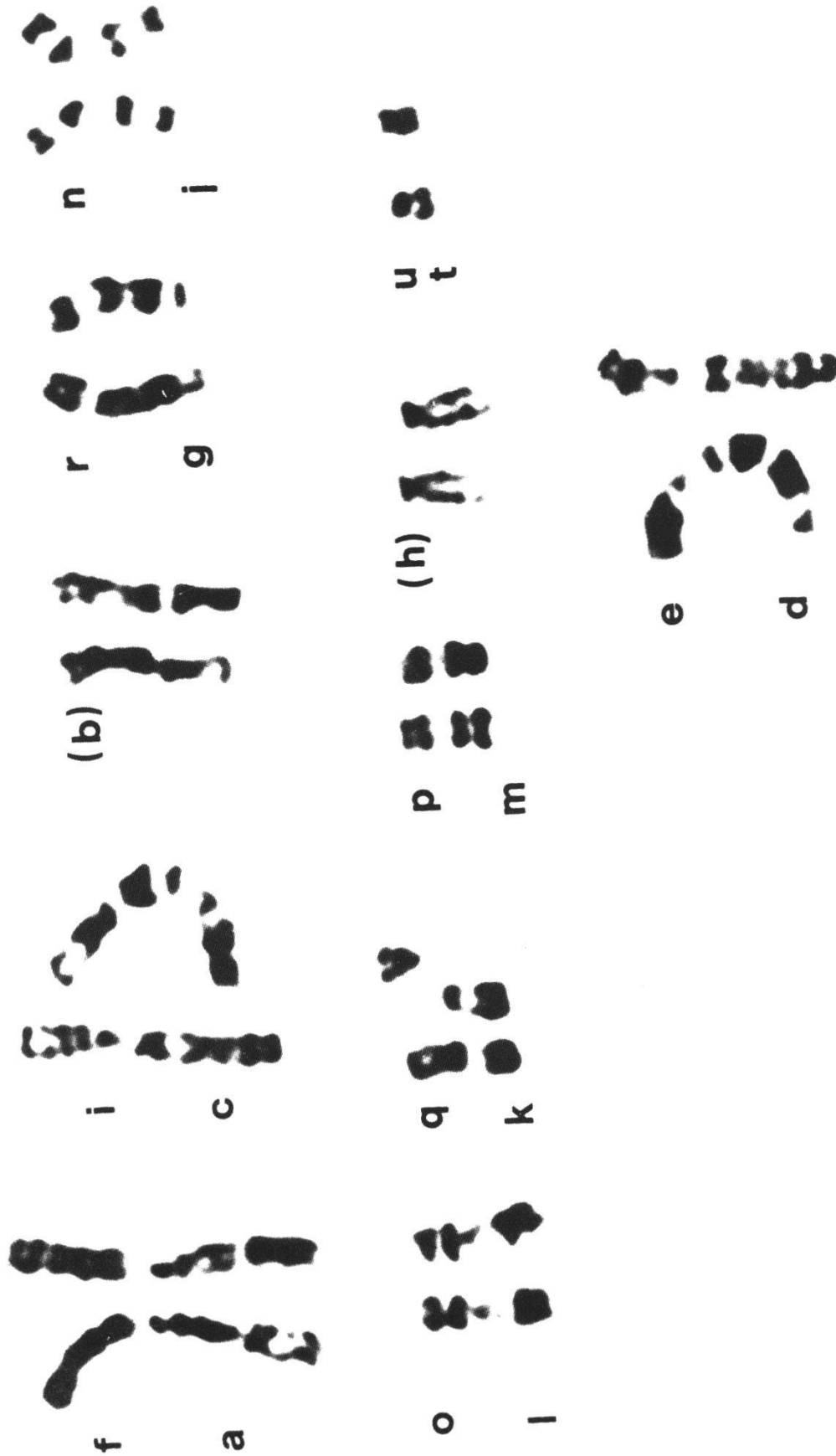


Figure 5.—Caryogramme en bandes G d'une femelle *Sorex coronatus*, hétérozygote pour la paire *kq*. Nomenclature selon SEARLE *et al.* (1991).
Lettres entre parenthèses: centromeric shifts.

Analyse morphométrique

L'analyse discriminante effectuée sur les 28 mesures mandibulaires (valeur propre = 27.842; corrélation canonique = 0.982) confirme la séparation morphologique de *Sorex araneus* et *Sorex coronatus* (fig. 6). La valeur de 0.035 que nous avons obtenue pour le Λ de Wilks signifie que 96.5 % de la variance totale est due aux différences interspécifiques qui sont en conséquence hautement significatives ($p < 0.0001$).

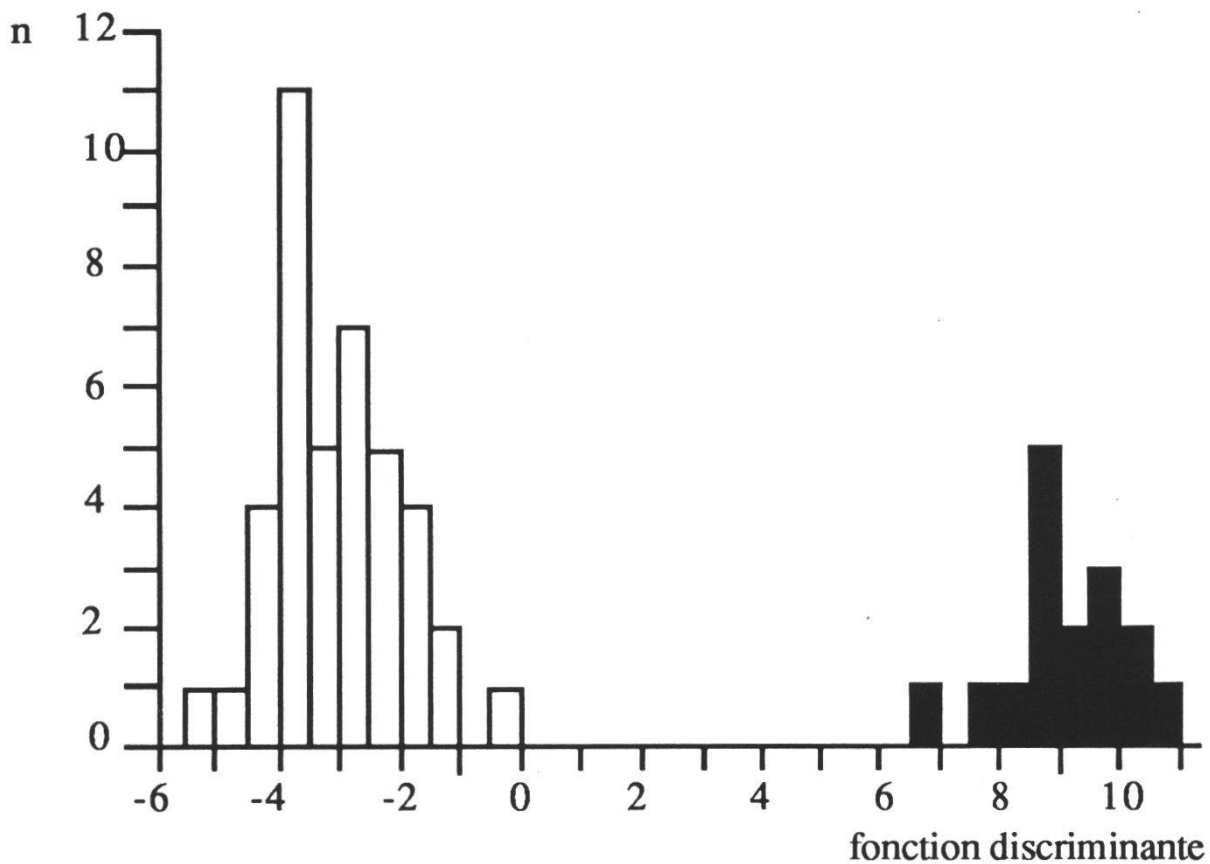


Figure 6.—Séparation des *Sorex araneus* (blanc) et des *Sorex coronatus* (noir) selon l'analyse discriminante des 28 mesures mandibulaires

Analyse biochimique

L'électrophorèse des albumines indique une parfaite séparation des deux espèces sur les 24 animaux témoins caryotypés auparavant. Nous avons déterminé par cette méthode 41 individus non caryotypés dont nous n'avons que le sang (tab. 1).

DISCUSSION

A la vue de nos résultats, toute la région du Jorat peut être considérée comme une zone de contact. En particulier, les hautes forêts du Jorat apparaissent comme un refuge pour *S. araneus* qui, sous la pression de la compétition, a certainement été repoussée en altitude par *S. coronatus*. La configuration géographique des lieux (927 m d'altitude maximale) n'a toutefois pas permis une séparation plus complète des habitats comme on peut l'observer dans les Alpes et le Jura où *S. coronatus* n'est que très rarement présente au dessus de 1000 m (HAUSSER 1978, NEET 1989).

Comme nous l'avons déjà brièvement mentionné auparavant il est nécessaire qu'il existe une séparation des niches écologiques pour permettre la coexistence de ces deux espèces parapatriques. Cette partition des ressources peut s'effectuer sous différentes formes; le cas le plus fréquent consiste en une différenciation des habitats (SCHOENER 1986) mais une séparation alimentaire (niche trophique) ou temporelle est aussi possible. Dans le cas qui nous intéresse la partition s'effectue au niveau de l'habitat comme l'ont déjà constaté NEET et HAUSSER (1990) pour ces musaraignes ainsi que d'autres auteurs pour différentes espèces parapatriques (BROWN 1971, SCHRÖDER 1987).

Nos résultats ont permis de mettre en évidence plusieurs paramètres corrélés à la répartition différentielle de ces espèces. Il s'agit de la température (altitude et exposition), de l'humidité et du pH. Ces facteurs se retrouvent dans d'autres études consacrées à ces espèces; ainsi HANDWERK (1987) note qu'en Allemagne *S. araneus* est présente dans des habitats plus froids et plus humides que ceux de *S. coronatus*. Le facteur température est d'ailleurs fondamental pour la répartition de ces espèces puisque de façon générale *S. araneus* se trouve plus en altitude (donc dans les lieux plus frais) que *S. coronatus* qui préfère un climat atlantique doux (HAUSSER 1978). Ces différences de répartition constatées aussi bien à l'échelle européenne qu'à un niveau plus local indiquent que ces deux espèces répondent différemment aux conditions écologiques ambiantes (NEET 1989). Il n'est donc pas surprenant que dans la région du Jorat, située à une altitude intermédiaire ne permettant pas à l'une des deux espèces de prendre clairement l'avantage, la répartition s'effectue en fonction de légères variations du milieu. Ainsi *S. araneus* sélectionne les zones plus fraîches, par exemple exposées au nord, et plus humides. A ces deux variables s'ajoute le pH dont la variation semble également associée à la distribution des deux espèces dans le Jorat bien que les autres travaux publiés n'en fassent pas mention.

Nous avons pourtant capturé plusieurs fois des individus des deux espèces sur la même parcelle. Dans cette situation la méthode d'analyse employée, qui implique une description globale des parcelles, ne permettait évidemment pas de déceler une séparation fine des habitats. NEET et HAUSSER (1990) ont toutefois montré que la coexistence de ces deux espèces était rendue possible dans les zones de contact grâce à une préférence spécifique au niveau des micro-habitats (épaisseur de la litière, humidité du sol etc.) Il est vraisemblable que le même phénomène existe dans les bois du Jorat où des zones de syntopie ont pu être décelées.

NEET (1989) avait montré que l'identification de *S. coronatus* et *S. araneus* race Vaud par électrophorèse des albumines était fiable à 98.8%, de rares exemplaires de *S. araneus* étant hétérozygotes. Nous ne pouvons que confir-

mer ce chiffre. Nous n'avons rencontré, sur les 65 animaux dont nous avons testé le sang, aucun individu hétérozygote, tous les individus n'ayant montré que deux bandes aux électrophorèses. En additionnant nos résultats à ceux obtenus par NEET et HAUSSER (1990), nous relevons 4 individus hétérozygotes, éventuellement hybrides, sur un total de 468 individus analysés dans les zones de contact entre *S. coronatus* et la race chromosomique Vaud de *S. araneus*. La fréquence des hétérozygotes y est donc largement inférieure à 1 %, ce qui confirme l'isolement reproductif de ces deux espèces; il est d'ailleurs probable que les *S. araneus* hétérozygotes du Plateau et du Jura aient hérité leur allèle lent d'une hybridation passée avec la race chromosomique Valais, qui présente un allèle indiscernable de celui de *S. coronatus*, plutôt qu'avec cette dernière espèce (HAUSSER *et al.* 1991).

Caryologie

Au niveau chromosomique, le monomorphisme de *S. araneus* observé dans les bois du Jorat constitue une donnée nouvelle sur la répartition des formes chromosomiques à l'intérieur de la race Vaud et complète les données existantes. En effet, des populations homozygotes acrocentriques (*n,o*) ou hétérozygotes pour la paire *no* ont été mises en évidence en des lieux géographiquement distincts (Val d'Iliez et Haute Savoie, Jura, Forêt noire) (HAUSSER *et al.* 1986, 1991, BRÜNNER 1991). Par contre seule la forme homozygote métacentrique semble être présente dans la petite population isolée des bois du Jorat ainsi que dans les Alpes Vaudoises et Bernoises. Cette distribution laisse supposer que ce métacentrique est apparu relativement récemment sur le flanc nord des Alpes suisses. Contrairement aux métacentriques *gm* ou *hi*, qui ont une large répartition en Europe centrale et occidentale (SEARLE 1984), *no* serait donc d'origine locale.

L'hétérozygote Robertsonien observé chez *S. coronatus* remet en cause, à première vue, l'interprétation généralement admise du polymorphisme de l'espèce sœur *S. araneus*, qu'on attribue à des fusions Robertsoniennes; en effet, il ne peut s'agir là que d'une fission, les cas observés (2 sur environ 300 individus analysés pour l'ensemble des travaux publiés) ne permettant pas de voir dans les acrocentriques observés la persistance d'un état ancestral. Cette fréquence suggère que le phénomène de la fission doit être relativement répandu dans cette espèce, et donc aussi dans l'espèce voisine *S. araneus* où il pourrait expliquer en tout ou partie le maintien du polymorphisme chromosomique et la fréquence relativement élevée de chromosomes acrocentriques. Cependant, une fréquence élevée de fissions ne veut pas dire que celles-ci puissent s'établir facilement dans les populations: si elles étaient bien tolérées, elles devraient en effet induire un polymorphisme généralisé qu'on n'observe nulle part chez *S. coronatus*.

BIBLIOGRAPHIE

- BROWN J. H., 1971. Mechanisms of competitive exclusion between two species of chipmunks (*Eutamias*). *Ecology* 52: 306-311.
- BRÜNNER H., 1991. The karyology of the Common shrew, *Sorex araneus* Linné, 1758, (Insectivora, Soricidae) in southwestern Germany. *Z. zool. Syst. Evol.-forschung* 29: 73-81.

- GOS P., 1990. Etude des populations de *Sorex araneus* et *Sorex coronatus* de la région du Jorat, par diverses techniques de laboratoire. Travail de Diplôme, Université de Genève, inédit, 91 p.
- HAINARD P. (éd.), 1989. Portrait botanique du Jorat par échantillonnage aléatoire. Institut de Botanique systématique et de Géobotanique, Université de Lausanne, inédit.
- HANDWERK J., 1987. Neue Daten zur Morphologie, Verbreitung und Oekologie der Spitzmäuse *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* im Rheinland. *Bonn. zool. Beitr.* 38: 273-297.
- HAUSSER J., 1976. Contribution à l'étude des musaraignes du genre *Sorex* (Cytotaxonomie, morphologie, répartition). Thèse de doctorat 1732. Université de Genève, 89 p.
- HAUSSER J., 1978. Répartition en Suisse et en France de *Sorex araneus* L., 1758 et de *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Mammalia, Insectivora). *Mammalia* 42: 329-341.
- HAUSSER J., 1984. Genetic drift and selection: Their respective weights in the morphological and genetic differentiation of four species of shrews in Southern Europe (Insectivora, Soricidae). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 22: 302-320.
- HAUSSER J., BOSSHARD F., TABERLET P. and WÓJCIK J., 1991. Relationships between chromosome races and species of *Sorex* of the *araneus* group in the western Alps. In J. HAUSSER (ed.) The cytogenetics of the *Sorex araneus* group and related topics. Proceedings of the ISACC's Second International Meeting. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.1 : 79-95.
- HAUSSER J., CATZEFLIS F., MEYLAN A. et VOGEL P., 1985. Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia, Insectivora). *Acta Zool. Fennica* 170: 125-130.
- HAUSSER J. et DANNEID E., 1985. Distribution of the karyotypic race I of *Sorex araneus* in Switzerland: first results. Abstr. IVth Int. Theriol. Congr., Edmonton: 272 p.
- HAUSSER J., DANNEID E. et CATZEFLIS F., 1986. Distribution of two karyotypic races of *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) in Switzerland and the post-glacial recolonization of the Valais: First results. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 24: 307-314.
- HAUSSER J. et JAMMOT D., 1974. Etude biométrique des mâchoires chez les *Sorex* du groupe *araneus* en Europe continentale (Mammalia, Insectivora). *Mammalia* 38: 324-343.
- HAUSSER J. et LE NÉDIC C., 1987. Jorlog, plan d'échantillonnage. Université de Lausanne, inédit, 91 p.
- HAUSSER J. et ZUBER N., 1983. Détermination spécifique d'individus vivants des deux espèces jumelles *Sorex araneus* et *Sorex coronatus*, par deux techniques biochimiques (Insectivora, Soricidae). *Rev. suisse Zool.* 90: 857-862.
- HOFFMANN R. S., 1971. Relationships of certain Holarctic shrews, genus *Sorex*. *Z. Säugetierk* 36: 193-200.
- JAMMOT D., 1972. Mise au point d'un bloc comparateur optique pour les nécessités d'une ostéométrie fine. *Mammalia* 37: 122-125.
- LANDOLT E., 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stftg. Rübel*, 64: 1-208.
- LEGENDRE L. et LEGENDRE P., 1979. Ecologie numérique. Vol 1. Masson, Paris.
- LEHMANN, E. VON, 1955. Unter die Untergrundmaus und Waldspitzmaus in NW-Europa. *Bonn. Zool. Beitr.* 6: 8-27.
- LOCH R., 1977. A biometrical study of karyotypes A and B of *Sorex araneus* L. in the Netherlands. *Lutra* 19: 21-36.
- MEYLAN A., 1964. Le polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (Mammalia, Insectivora). *Rev. suisse Zool.* 71: 903-983.
- MEYLAN A., 1965. Répartition géographique des races chromosomiques de *Sorex araneus* L. en Europe. (Mammalia, Insectivora). *Rev. suisse Zool.* 72: 636-646.
- MEYLAN A. et HAUSSER, J., 1973. Les chromosomes des *Sorex* du groupe *araneus-arcticus* (Mammalia, Insectivora). *Z. Säugetierk.* 38: 143-158.

- MEYLAN A. et HAUSSEER, J., 1978. Le type chromosomique A des *Sorex* du groupe *araneus*: *Sorex coronatus* Millet, 1828 (Mammalia, Insectivora). *Mammalia* 42: 115-122.
- MYS B., STRAETEN E. VAN DER, VERHEYEN W., 1985. The biometrical and morphological identification and the distribution of *Sorex araneus* L. 1758 and *Sorex coronatus* Millet, 1828 in Belgium (Insectivora, Soricidae). *Lutra* 28: 55-70.
- NEET C. R., 1989. Ecologie comparée et biogéographie évolutive de deux espèces parapatriques: *Sorex araneus* et *Sorex coronatus* (Mammalia, Insectivora, Soricidae). Thèse, Faculté des Sciences de l'Université de Lausanne, 241 p.
- NEET C. R. et HAUSSEER J., 1989. Chromosomal rearrangements, speciation and reproductive isolation: The example of two karyotypic species of the genus *Sorex*. *J. evol. Biol.* 2: 373-378.
- NEET C. R. et HAUSSEER J., 1990. Habitat selection in zones of parapatric contact between the common shrew *Sorex araneus* and Millet's shrew *S. coronatus*. *J. Anim. Ecol.* 59: 235-250.
- NEET C. R. et HAUSSEER J., 1991. Biochemical analysis and determination of living individuals of the Alpine karyotypic races and species of the *Sorex araneus* group. In J. HAUSSEER (ed.) The cytogenetics of the *Sorex araneus* group and related topics. Proceedings of the ISACC's Second International Meeting. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.1: 97-106.
- OLERT J., 1973 a. Cytologisch-morphologische Untersuchungen an der Waldspitzmaus (*Sorex araneus* L., 1758) und der Schabrackenspitzmaus (*Sorex gemellus* Ott, 1968) (Mammalia, Insectivora). *Veröff. Univ. Innsbruck* 76: 1-73.
- OLERT J., 1973 b. Schädelmessungen an rheinischen Wald- und Schabrackenspitzmäusen. *Bonn. zool. Beitr.* 24: 366-373.
- OTT J., 1968. Nachweis natürlicher reproduktiver isolation zwischen *Sorex gemellus* sp. n. und *Sorex araneus* L., 1758, in der Schweiz. *Rev. suisse Zool.* 75: 53-75.
- SCHOENER T. W., 1986. Resource partitioning. *Community Ecology: Pattern and Process*. (Ed. by J. Kikkawa and D. J. Anderson), p. 91-126. Blackwell Scient. Publ., Victoria, Australia.
- SCHRÖDER G. D., 1987. Mechanism for coexistence among three species *Diplodomys*: habitat selection and an alternative. *Ecology* 68: 1071-1083.
- SCHWAMMBERGER K. H., 1976. Nachweis der Schabrackenspitzmaus (*Sorex gemellus* Ott, 1968) in Westfalen. *Natur u. Heimat* 36: 66-69.
- SEABRIGHT M., 1971. A rapid bending technique for human chromosomes. *Lancet* ii: 971-972.
- SEARLE J. B., 1984. Three new karyotypic races of the common shrew *Sorex araneus* and a phylogeny. *Syst. Zool.* 33: 184-194.
- SEARLE J. B., FEDYK S., FREDGA K., HAUSSEER J. and VOLOBOUEV V. T., 1991. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*). In J. HAUSSEER (ed.) The cytogenetics of the *Sorex araneus* group and related topics. Proceedings of the ISACC's Second International Meeting. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 19.1: 13-22.
- SHARMAN G. B., 1956. Chromosomes of the common shrew. *Nature* 177: 941-942.
- SIEGEL, S., 1956. Nonparametrics statistics for the behavioral sciences. Mc Graw-Hill, New-York.
- VOLOBOUEV V. T. et CATZEFLIS F., 1989. Mechanisms of chromosomal evolution in three European species of the *Sorex araneus-arcticus* groupe (Insectivora, Soricidae). *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 27: 252-262.
- ZIMA J. et KRAL B., 1985. Karyotype variability in *Sorex araneus* in Central Europe (Soricidae, Insectivora). *Folia zool. Brno* 34 (3): 235-243.

Annexe 1: Descripteurs d'habitat

1	ALT	Altitude mesurée d'après des cartes au 1 : 5000e	
2	PENT	Pente, relevée sur des cartes au 1 : 5000 en mesurant la plus courte distance entre deux courbes de niveau consécutives, passant par le point considéré. Pour avoir une valeur directement proportionnelle à la pente c'est l'inverse de cette distance qui a été utilisée comme variable.	
3	CONV	Convexité. Cet indice donne une indication sur le relief du terrain. Il varie entre -1.5, concavité marquée, et +1.5, convexité importante, la valeur 0 indique une étendue plane.	
4	EXPS	Exposition par rapport au sud; varie de 0 (Nord) à 8 (Sud)	
5	EXPW	Exposition par rapport à l'ouest; varie de 0 (Est) à 8 (Ouest).	
6	pH	Mesure effectuée aux abords du point central sur des échantillons de terre prélevés en surface.	
7	REC0	Couverture végétale (%):	entre 0 et 0.5 m
8	REC1	"	entre 0.5 et 1 m
9	REC4	"	entre 1 et 4 m
10	REC8	"	entre 4 et 8 m
11	LIT	Epaisseur moyenne de la litière dans la zone proche du centre de la parcelle.	
12	%LIT	Recouvrement du sol (%):	litière
13	%VEG	"	végétation
14	%TER	"	terre nue
15	%CAI	"	cailloux affleurant

Des relevés floristiques qualitatifs et quantitatifs ont également eu lieu sur les sites de piégeage. A l'aide de ces données des indices écologiques ont pu être calculés selon la méthode proposée par LANDOLT (1977).

Pour notre travail un indice a été calculé pour la strate herbacée (moins de 50cm.) et un pour la strate ligneuse (arbres et arbustes). Ces deux valeurs permettent théoriquement de mieux définir les terrains car les indications fournies par les herbes ne concernent que les premiers décimètres du sol alors que les ligneux, vu leurs importants réseaux racinaires, donnent des renseignements sur les couches plus profondes. Pour chaque indice, le code se terminant par H correspond au niveau herbacé alors que la strate ligneuse est désignée par A. Ces indices ont été obtenus en effectuant la moyenne des valeurs caractéristiques des différentes espèces présentes, pondérées par l'abondance de ces dernières.

16, 17	HumH, HumA	Humidité moyenne du sol durant la période de végétation.	
18, 19	VahH, VarA	Variations de l'humidité au cours de l'année.	
20, 21	IonH, IonA:	Indique la teneur en ions hydrogènes libres du sol. Elle exprime donc le pH du terrain.	
22, 23	AzoH, AzoA	Exprime la teneur du sol en substances nutritives et surtout en azote.	
24, 25	MusH, MusA	Caractérise la teneur du sol en humus.	
26, 27	DisH, DisA	Dispersion. Indique la granulométrie du substrat ainsi que l'aération du sol en oxygène.	
28, 29	LuxH, Luxa	Lumière. Exprime la quantité de lumière moyenne nécessaire à une plante pour assurer sa croissance.	
30, 31	TemH, TemA	Température. Donne la température moyenne à laquelle est soumise la plante durant sa période de végétation. Cette valeur est étroitement corrélée avec l'altitude.	
32, 33	ConH, ConA:	Continentalité. Caractérise les écarts de température annuels et journaliers ainsi que l'humidité de l'air.	

