

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XIX

ANNÉE 1968

FASCICULE 2 - C

SOMMAIRE

A. KIENER et G. PETIT. Contribution à l'étude écologique et biologique de la résurgence de Font-Estramer et de quelques sources vauclusiennes de la région de Salses - La Nouvelle	241
André DUBUIS et Pierre SIMONNEAU. Les prairies à Fétuque dans la basse-plaine du Roussillon	287
Michel PHIPPS. Analyse d'une structure régionale de modèles biogéographiques	303
Y. BOYER. Données écologiques et écophysiologiques sur certaines fougères de la région de Banyuls	331
Françoise MEAD. Observations sur l'écologie de <i>Tylos latreillei</i> Audouin (Isopode <i>Tylidae</i>) et sur son comportement en milieu naturel	345
Robert MARTY. Aspect biologique et moléculaire de l'écologie des Orthoptères des Pyrénées	363
J.L. AMIET. Variabilité, extension et synécologie de l'entomocénose à <i>Abax ater contractus</i> (<i>Abacetus contracti</i>) dans les Alpes-Maritimes	437
Armin HEYMER. Une nouvelle sous-espèce d' <i>Enallagma</i> Selys, 1876 (<i>Odonata</i> ; <i>Zygoptera</i>) des Pyrénées, <i>Enallagma cyathigerum possompesi</i> nov. subsp.	451
Paul TREHEN. Contribution à l'étude du comportement naturel et à l'écologie de <i>Megacyttarus crassirostris</i> Fallen, 1816	469
Claude COMBES et Louis-Philippe KNOEPFFLER. <i>Euproctus montanus</i> (Savi, 1838), Amphibien Urodèle endémique de Corse, hôte nouveau pour un Acanthocéphale et un Trématode Digène	485
Guy NAULLEAU. Sur un cas mortel de <i>Vipera aspis</i> mordue à la tête par une autre vipère	491
Robert BOURGAT. Recherches sur les variations annuelles de la spermatogénèse chez le <i>Chamaeleo pardalis</i> Cuvier de l'île de la Réunion	497
Centenaire d'Emile RACOVITZA (1868-1947)	503
<i>Analyse d'ouvrages</i>	529

MASSON & C^{ie}
120, Bd St-Germain, Paris-VI

Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel comprenant six fascicules, contient environ 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries :

Série A : Biologie marine; Série B : Océanographie; Série C : Biologie terrestre.

Pour chaque tomatison, deux fascicules sont en principe réservés à chacune des trois séries. La succession des trois séries au cours de l'année peut être sujette à variations d'un tome au suivant. La Rédaction se réserve de modifier la répartition en trois sections suivant l'abondance relative des manuscrits acceptés pour chaque série.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur P. DRACH, Directeur de la Publication, ou M. L. LAUBIER, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, 66, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C. BOCQUET (Paris, France), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), J. MAETZ (C.E.A., Villefranche-sur-Mer, France), M. PAVANS DE CECCATTY (Lyon, France), G. PETIT (Paris, France), G. TEISSIER (Paris, France), O. TUZET (Montpellier, France), E. VIVIER (Lille, France).

Série B : Océanographie

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), J. BROUARDEL (Monaco), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOFF (Paris, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France).

Série C : Biologie terrestre

E. ANGELIER (Toulouse, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), B. POSSOMPES (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT-GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France).

L'abonnement part du n° 1 de chaque année (6 fascicules par an).

Les abonnements sont reçus par la Librairie MASSON & Cie, 120, boulevard Saint-Germain, Paris VI°.

France et zone franc (Pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) 80 FF

Règlement par chèque bancaire ou chèque postal (C.C.P. 599, Paris) ou mandat.

Belgique et Luxembourg 911 FB

Autres pays 85 FF

Prix payables dans les autres monnaies au cours des règlements commerciaux du jour du paiement, par l'une des voies suivantes : chèque sur Paris d'une banque étrangère; virement par banque sur compte étranger; mandat international.

Prix du fascicule séparé 18 FF

Changement d'adresse 0,50 FF

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XIX

ANNÉE 1968

FASCICULE 2 - C

SOMMAIRE

A. KIENER et G. PETIT. Contribution à l'étude écologique et biologique de la résurgence de Font-Estramer et de quelques sources vauclusiennes de la région de Salses - La Nouvelle	241
André DUBUIS et Pierre SIMONNEAU. Les prairies à Fétuque dans la basse-plaine du Roussillon	287
Michel PHIPPS. Analyse d'une structure régionale de modèles biogéographiques	303
Y. BOYER. Données écologiques et écophysologiques sur certaines fougères de la région de Banyuls	331
Françoise MEAD. Observations sur l'écologie de <i>Tylos latreillei</i> Audouin (Isopode <i>Tylidae</i>) et sur son comportement en milieu naturel	345
Robert MARTY. Aspect biologique et moléculaire de l'écologie des Orthoptères des Pyrénées	363
J.L. AMIET. Variabilité, extension et synécologie de l'entomocénose à <i>Abax ater contractus</i> (<i>Abacetum contracti</i>) dans les Alpes-Maritimes	437
Armin HEYMER. Une nouvelle sous-espèce d' <i>Enallagma</i> Selys, 1876 (<i>Odonata</i> ; <i>Zygoptera</i>) des Pyrénées, <i>Enallagma cyathigerum possompesi</i> nov. subsp.	451
Paul TREHEN. Contribution à l'étude du comportement naturel et à l'écologie de <i>Megacyttarus crassirostris</i> Fallen, 1816	469
Claude COMBES et Louis-Philippe KNOEPFFLER. <i>Euproctus montanus</i> (Savi, 1838), Amphibien Urodèle endémique de Corse, hôte nouveau pour un Acanthocéphale et un Trématode Digène	485
Guy NAULLEAU. Sur un cas mortel de <i>Vipera aspis</i> mordue à la tête par une autre vipère	491
Robert BOURGAT. Recherches sur les variations annuelles de la spermatogénèse chez le <i>Chamaeleo pardalis</i> Cuvier de l'île de la Réunion	497
Centenaire d'Emile RACOVITZA (1868-1947)	503
<i>Analyse d'ouvrages</i>	529

MASSON & Cie
120, Bd St-Germain, Paris-VI

Publication bimestrielle

— 212 —

INTRODUCTION ET HISTORIQUE (1)

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
ÉCOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE
DE LA RÉSURGENCE DE FONT-ESTRAMER
ET DE QUELQUES SOURCES VAUCLUSIENNES
DE LA RÉGION DE SALSES - LA NOUVELLE**

par A. KIENER et G. PETIT

*Laboratoire de Biologie générale et d'Ecologie,
Faculté des Sciences, Marseille - Saint-Charles
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer*

SOMMAIRE

INTRODUCTION ET HISTORIQUE	242
CHAPITRE I. — Topographie et étude chimico-physique des eaux	247
A) Topographie	247
B) Etude chimico-physique des eaux (Tabl. 1 à 3 et Fig. 3 à 5)	252
a) Composition chimique des eaux : salinité totale, composition et rapports ioniques, sels productifs, pH	252
b) Hypothèses sur l'origine des eaux	260
c) Débits et conséquences des crues exceptionnelles d'octobre 1965 à Font-Estramer (Tabl. 4)	267
d) Température	269
CHAPITRE II. — Flore et Faune (Tabl. 5 et 6)	270
A) Flore semi-aquatique et flore submergée	270
B) Faune (Invertébrés)	273
C) Populations ichthyologiques	278
D) Durée des périodes d'activité biologique dans ces sources	281
CONCLUSION	282
RÉSUMÉS	282

presque droit et cette galerie s'enfonce dans la montagne, dans une obscurité totale.

Une deuxième et une troisième exploration eurent lieu le 29 mai 1951.

Une première équipe (DUPAS et BEZAUDIN) s'enfonce dans le conduit qui part du fond du puits (5). Nuit totale. Parois hérissées d'aspérités. Le plus souvent ce conduit ne dépasse pas 1 m² de section; parfois il s'élargit et le plafond s'élève. Le point atteint est de 25 m horizontalement, à partir de l'aplomb de la falaise et de 25 m par rapport à la surface de la vasque.

Une deuxième équipe (COUSTEAU et PIOVANO) pousse l'exploration jusqu'à 60 m horizontalement et une profondeur de 30 m. Le conduit s'enfonce toujours sans qu'on puisse espérer en atteindre la fin et le voir remonter à l'air libre.

En examinant le puits vertical de l'entrée, on avait découvert l'origine d'un autre couloir s'enfonçant dans une direction légèrement sud. C'est à l'exploration de ce couloir qu'ont été consacrées les plongées du 30 mai 1951 (plongée HUOT et PIOVANO) : aspect voisin de celui du couloir nord. Il plonge sous un angle de 45°; il est coupé de « seuils qui rompent la pente, suivis de chutes presque verticales de plusieurs mètres de haut. »

Signalons encore les plongées COUSTEAU, ERTAUD et DUPAS, puis HUOT et PIOVANO, qui atteignent 45 m de fond. Ce sont les dernières plongées exécutées.

Sans doute les conduits souterrains se poursuivent-ils dans les mêmes conditions au cœur de la falaise sur de très longues distances (6).

(5) A l'occasion de l'arrivée à Port-Vendres, d'un bateau de recherches destiné au Laboratoire Arago, le « Professeur Lacaze-Duthiers », l'un de nous avait organisé à Banyuls-sur-Mer des « Journées d'Etudes Méditerranéennes ». C'est la présence à Banyuls et à Port-Vendres des meilleurs spécialistes de la plongée sous-marine que l'on doit, avec des moyens plus importants, de nouvelles investigations sur la résurgence de Font-Estramer. Y participèrent : le Commandant J.Y. COUSTEAU, le Lieutenant de Vaisseau HUOT, commandant l'avisos Elie MONNIER, J. ESTAUD, les Officiers de marine BEZAUDIN et PIOVANO, le Capitaine de Corvette CHAUVIN, commandant le G.E.R.S., le Lieutenant DUPAS.

(6) Au mois d'août 1951, une série de plongées furent effectuées à Font-Estramer par une équipe de parachutistes du Centre d'Instruction amphibie de Collioure. Il s'agissait de la recherche d'objets votifs qui avaient pu être immergés dans la fontaine à une époque très ancienne, protohistorique ou à l'époque romaine. Elles furent négatives. Si ces objets ont été réellement déposés, ce qui est très vraisemblable, étant donné le caractère de la résurgence et sa réputation entourée de mystère, le courant a dû les entraîner hors de la vasque, dans la plaine où s'écoulent aujourd'hui les deux ruisseaux nés de la résurgence.

Une prospection tragique devait, hélas, coûter la vie à un jeune plongeur, GUIER (1958). Désormais toute exploration de la résurgence de Font-Estramer est formellement interdite.

CHAPITRE I

TOPOGRAPHIE ET ÉTUDE CHIMICO-PHYSIQUE DES EAUX

A. TOPOGRAPHIE

En prenant du Nord au Sud les diverses résurgences étudiées, nous pouvons les localiser comme suit :

1. *La Nouvelle*. La source, alimentant un ancien lavoir, est située en bordure de la route La Nouvelle - Lapalme, tout près de l'embranchement de la route Sigean - La Nouvelle. Source tarissant certaines années; son débit est toujours faible en été.

2.3.4. Viennent ensuite trois résurgences, situées non loin les unes des autres, et à mi-chemin environ entre La Nouvelle et Lapalme : *Rec Mandil*, *Cap du Roc* et *Rec d'As Bans* (toutes trois à l'Ouest de la route). La première est située à environ deux cents mètres de la route, à côté de la propriété « Mon Plaisir »; elle sort de terre au milieu des roseaux et son débit est très faible en été. La seconde est dans une propriété privée, totalement enclose, et n'a jamais pu être visitée. La troisième, tout à côté de la route, sort au pied de la falaise, au milieu d'éboulis; son écoulement est saisonnier. Son nom de « Ruisseau du Bain » évoque l'ancienne utilisation qu'en faisaient les Romains. Elle est aussi quelquefois appelée « Source de la Grille » en raison du portail qui est à l'entrée du terrain où coule le ruisseau qu'elle alimente.

5. *Lapalme-Pacheiras*. En face des salines de Lapalme s'amorce un chemin rural qui rejoint le village de Lapalme. A deux cent mètres environ de l'embranchement du chemin, entre celui-ci et la route, existe une importante résurgence dont les bords ont été aménagés autrefois avec des pierres de taille. Le ruisseau qui prend naissance en cet endroit, se jette dans l'étang de Lapalme, dans sa partie nord-ouest. Cette source est dénommée « Lapalme-Pacheiras » (Pacheiras = réserves à poissons).

6.7. *Pacheira et El de la Ponso*. En poursuivant le petit chemin rural vers Lapalme, nous arrivons à un petit pont tout près duquel se trouvent les deux résurgences de Pacheira (au Nord du chemin) et d'El de la Ponso (au Sud).

La source de Pacheira faisait marcher autrefois un moulin, aujourd'hui transformé en maison d'habitation, mais sous laquelle passe toujours le cours d'eau. La résurgence et le début du cours d'eau, ont été aménagés en petit étang avec des pierres de taille (prises sur une ancienne voie romaine) et le ruisseau rejoint celui de la Ponso. Le débit de cette résurgence reste assez important en été.

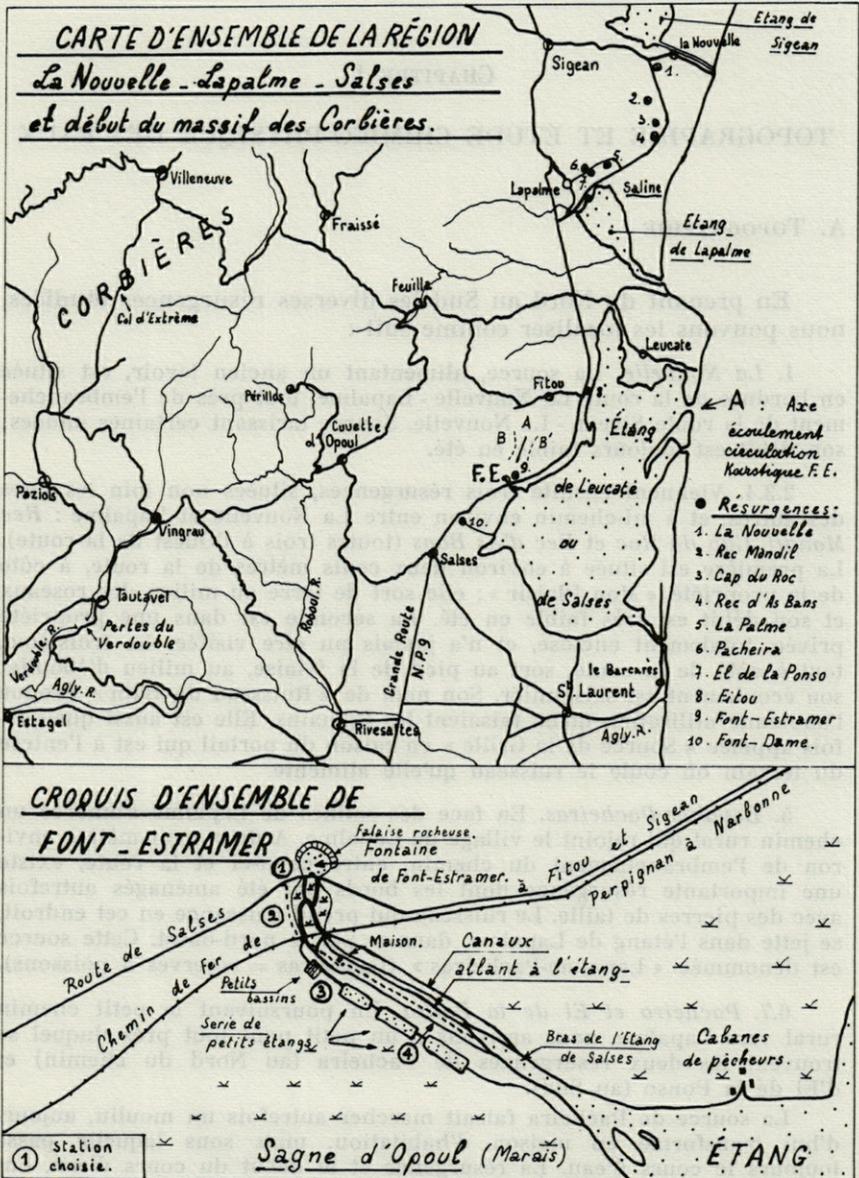


FIG. 1. — Carte de la région de Salses et croquis détaillé de Font-Estramer.

La deuxième résurgence, El de la Ponso (qui signifie « Œil de la Ponso »), sort de façon curieuse d'un boyau karstique vertical, au milieu de gros éboulis; la source a été entourée par son propriétaire d'un mur de plus de deux mètres de haut qui l'encercle complètement. Son débit tombe presque à zéro en été et la vasque est alors complètement recouverte d'une épaisse couche d'algues (essentiellement *Enteromorpha intestinalis*) que les premières crues d'automne entraînent rapidement avec elles.

8. La résurgence de *Fitou* est située derrière la gare de Fitou, tout à côté de la voie ferrée, qu'il faut traverser pour l'atteindre. Elle donne naissance à un petit ruisseau long d'environ 400 mètres, qui se jette dans la partie nord-ouest de l'étang de Leucate.

9. *Font-Estramer* (voir croquis d'ensemble, Fig. 1) est située au pied d'une falaise abrupte au lieu dit « La Rigole », en bordure immédiate de la route Les Cabanes de Fitou-Salses et environ à mi-chemin entre ces deux localités (km 18 de la route Perpignan-Narbonne). Les eaux de la Fontaine s'écoulent sous la route et sous la voie ferrée, vers l'étang de Salses (appelé Etang de Leucate dans sa partie nord) par plusieurs canaux qui mesurent environ 500 m chacun jusqu'à leur arrivée dans le grand bras élargi qui les relie à l'étang. Ces divers canaux traversent une vaste zone marécageuse dénommée « Sagne d'Opoul » et

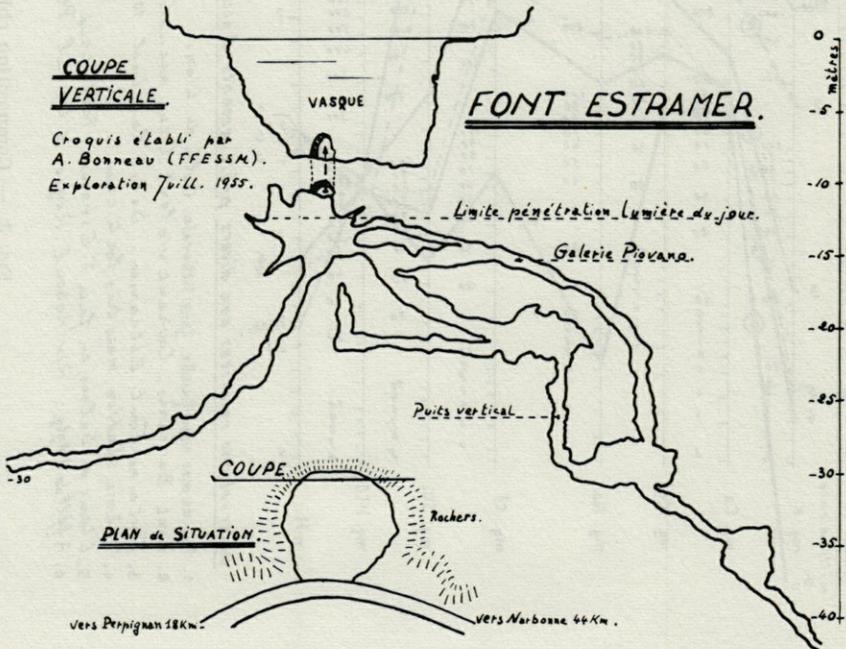
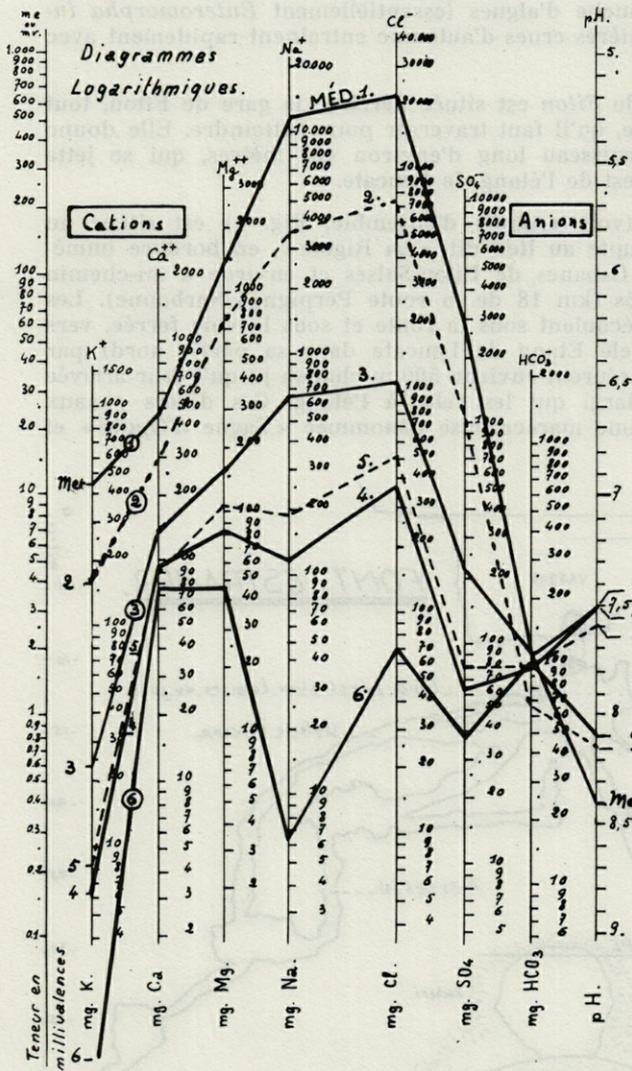


FIG. 2. — Coupe verticale du Karst de Font-Estramer.



Eaux:	S. mg/l	R. ‰	pH
1. Méditerranée.	38000	2.2	8,4
2. Pont Barcarès.	13220	4,9	8,15
3. F. Estamer.	2482	3,00	7,5
4. F. Estamer.	857	8,09	7,5
5. Etang de Salau, en face F. Estamer.	1083	6,11	7,6
6. Afflué l'Agly: Riv. Roboul. Région d'Opoul. Pluies. 19 Oct. 1904.	335	25,84	8,1.

Observations relatives aux divers prélèvements d'eaux:

1. Eau de mer superficielle. Zone littorale. Gola du Lion.
2. Pont Barcarès. Courant violent. Crue accrue. 19 Oct. 65
3. Fontaine Font Estamer. Débit réduit. 10 Mars 1965
4. Mème station, mais bi, fort crue. 19 Oct. 65
5. Etang de Salau, en face F. Estamer. Forte crue. 19 Oct. 65
6. Afflué l'Agly: Riv. Roboul. Région d'Opoul. Pluies. 19 Oct. 1904.

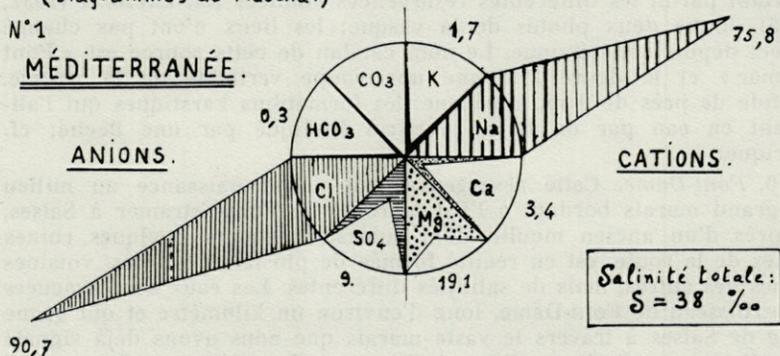
Fig. 3. — Composition chimique des eaux.

RICHESSE RELATIVE EN PRINCIPAUX IONS : % millivalences.

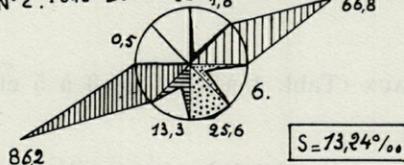
(Diagrammes de Maucha.)

N°1

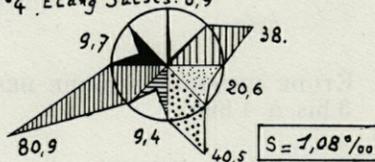
MÉDITERRANÉE.



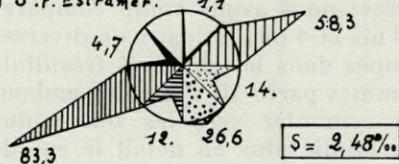
N°2. Pont Barcarès. 1,6



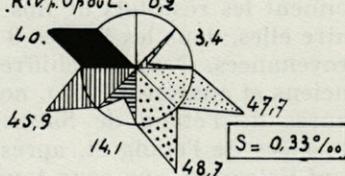
N°4. Etang Salses. 0,9



N°3. F. Estramer. 1,1



N°5. Riv. Opoul. 0,2



OBSERVATION :

Pour les calculs des % de Ca^{++} , Mg^{++} , SO_4^{-} et s'il y a lieu, CO_3^{-} (carbonates), il est tenu compte de la valence de ces éléments.

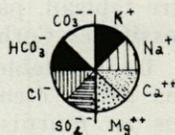


FIG. 3 bis. — Composition chimique des eaux.

la résurgence avec ses divers exutoires est actuellement propriété privée. La vasque, située au pied de la falaise, a environ 25 mètres de diamètre et l'eau y est généralement d'une belle couleur bleue. La source garde, en toutes saisons, un débit assez fort et ce dernier est, de loin, le plus important parmi les différentes résurgences étudiées ici. LAURENT (1932, p. 275) donne deux photos de la vasque; les lieux n'ont pas changé d'aspect depuis cette époque. Le nom catalan de cette source est « Font Estramar » et la figure 2 donne une coupe verticale de la vasque, profonde de près de 9 m. ainsi que des formations karstiques qui l'alimentent en eau par un boyau vertical (indiqué par une flèche; cf. historique).

10. *Font-Dame*. Cette résurgence, qui prend naissance au milieu d'un grand marais bordant à l'Est la route de Font-Estramer à Salses, tout près d'un ancien moulin dont subsistent encore quelques ruines proches de la route, est en réalité formée de plusieurs sources, voisines les unes des autres, mais de salinités différentes. Les eaux sont évacuées par le ruisseau de Font-Dame, long d'environ un kilomètre et qui gagne l'étang de Salses à travers le vaste marais que nous avons déjà signalé à Font-Estramer : la Sagne d'Opoul. Comme à Font-Estramer, les sources donnent de l'eau en toutes saisons, mais l'ensemble de leurs débits est moins important que celui de cette dernière résurgence.

B. ÉTUDE CHIMICO-PHYSIQUE DES EAUX (Tabl. 1 à 3 et fig. 3 à 5 et 3 bis à 4 bis)

a) *Composition chimique des eaux : salinité totale, composition et rapports ioniques, sels productifs, pH.*

Les tableaux 1 et 2 relatifs à la composition chimique des eaux donnent les résultats de nos analyses; nous avons voulu comparer entre elles, dans les figures 3 à 5, 3 bis et 4 bis, les eaux de diverses provenances. Dans les chiffres groupés dans le tableau 1 (résultats anciens et analyses, 1965), nous sommes partis de l'une des embouchures de l'étang de Salses pour remonter vers les zones plus dessalées de l'étang et, après avoir étudié plus en détail le cas de Font-Estramer, aux eaux toujours oligohalines, nous avons terminé notre tableau, par l'analyse de deux cours d'eau de l'arrière pays (Massif des Corbières).

Dans le tableau 2, relatif aux nouvelles analyses faites en 1966, nous avons étendu nos investigations à d'autres résurgences et nous en fournissons les résultats pour l'ensemble de la région Salses - Port La Nouvelle. Dans l'étude qui va suivre, nous allons étudier, en premier lieu, le cas de Font-Estramer, puis, éventuellement, donner quelques brefs renseignements sur les autres sources.

TABLEAU I
Composition chimique des eaux.
Analyses anciennes et année 1965 — Région de Salses — Fitou.

Provenance	Courbe	Cations				Anions			S	Rés.	pH.	Observations
		K	Ca	Mg	Na	Cl	SO ₄	HCO ₃				
Port Barcarès		180	390	800	3.850	8.620	1.152	72,5	15.858	56	8,2	19 oct. 1965. Fortes pluies. Eau du port fortement dessalée
Pont Barcarès (Amont du Port)	III/2	160	288	729	3.600	7.310	1.112	67,5	13.240	49	8,15	19 oct. 1965. Crue. Courant très fort. Eau dessalée.
Etang Salses						690			12.700	70	7,95	500 m en face sortie Font-Estramer. Avril 1965 (Pas de crue)
Etang Salses	III/5	8,1	92	107	192	500	78,2	98,3	1.083	611	7,6	19 oct. 1965. 500 m en face sortie F.E. Voir Pl. I Eau dessalée (crue)
Font-Estramer	IV/2	25	158,5	156,6	1.230	2.300	280	125	4.800	150	7,4	30 janv. 1944. Analyse DESTOMBES (1949). Période d'étiage hivernal.
Font-Estramer		35	195	160,4	1.350	2.187	201,3	186	4.324		8	22 mars 1963. Eau fortement minéralisée.
Font-Estramer		24	137	118	897	1.384	124	115,9	2.796	215	7,45	Analyse trouvée dans les archives. Débit habituel.
Font-Estramer	III/3	23	145	164	680	1.127	221	112,8	2.482	300	7,5	Mars 1965. Débit habituel
Font-Estramer			72,6	144	701	1.404	234	36	2.985			Analyse ANGLADA (1881) reproduite par LAURENT
Font-Estramer		8,3	100	95	175	450	102,4	98,8	1.038	651	7,7	14 oct. 1965. 1 ^{re} crue. Eau peu minéralisée.
Font-Estramer	III/4 IV/4	6,1	94	87,5	127	380	63,2	96,3	857	809	7,5	19 oct. 1965. 2 ^{ème} crue. Eau très peu minéralisée
Font-Dame	IV/3	15,3	118	141	340	860	220,9	94,5	1.792	341	7,7	19 oct. 1965. Forte crue. Résurgence saumâtre.
Fitou (Gare)	IV/5	1	66	49	15,5	90	28,3	83,5	337	2.343	7,8	19 oct. 1965. Forte crue. Résurgence d'eau douce.
Roboul (Riv. rég. d'Opoul).	III/6	0,85	80	49	6,5	70	29,1	97,3	335	2.584	8,1	19 oct. 1965. Fortes pluies. Riv. à l'ouest d'Opoul (Corbières).
Verdouble (Riv. près Tautavel)						47			217	3.350	7,8	Nov. 1965. Fortes pluies. Massif des Corbières

Observation : Pour les courbes représentatives de ces eaux, le chiffre en romain indique la planche, le chiffre arabe le n° de la courbe. Les chiffres indiquant des poids sont tous exprimés en milligrammes par litre. La majeure partie des analyses (en particulier prélèvements d'octobre 1965) ont été faites au Laboratoire de Biologie Générale - Ecologie à Marseille, Faculté des Sciences, par l'un de nous avec la collaboration de M^{lle} ILLY.

TABLEAU 2

Analyses 1966 (1) — Région prospectée plus grande que celle du tableau 1 :
Région de Salses — La Nouvelle.

— Prélèvements du 2 février 1966.

	Courbe	K	Ca	Mg	Na	Cl	SO ₄	H CO ₃	pH	Rés.	Salin.
Font-Estramer	V/2	43	155	142	1.050	2.002	399	152	7,55	178	4.179
Font-Dame (l'une des sources)	V/5	13	107	55	255	589	214	139	7,65	526	1.411
Fitou	V/6	2	76	12	34	60	96	81	8,00	1.760	405
La Nouvelle	V/4	24	131	88	640	1.246	266	172	7,55	269	2.625
Lapalme	V/3	26	147	85	670	1.331	265	158	7,7	250	2.880
Rec Mandil (propriété Mon Plaisir, près La Nouvelle)									7,7	227	3.330
Rec d'As Bans (ou La Grille, près de La Nouvelle) 39 mg/K et 1.230 mg/Na									7,6	255	2.971
Pacheira (près du village de Lapalme)									7,8	264	2.862

— Prélèvements du 9 août 1966.

	Courbe	K	Ca	Mg	Na	Cl	SO ₄	H CO ₃	pH	Rés.	Salin.
Pacheira		38	141	107	880	1.697	262	148	7,45	193	3.780
Fitou		5,2	105	19	70	112	140	116	7,35	1.104	666
Source eau potable F. Estramer	V/7	1,6	62	11	14,5	42	68	95	7,55	1.835	348
Étang de Salses (à 500 m face sortie F.E.)									8,2	26	32.700
Bord étang Salses (Entrée bras étang)									8	41,4	20.540
F.E. Extrémité canal (limite avec bras étang)									7,55	182	4.160
Font-Estramer (vasque)									7,5	196	3.870
Font-Dame (l'une des sources)									7,6	469	1.616
El De La Ponso									7,65	193	3.926
Lapalme									7,6	145	5.234
Rec Mandil (eau stagnante, forte évaporation)									7,4	107	7.476
La Nouvelle									7,6	165	4.580

— Prélèvements du 24 novembre 1966.

	pH	Rés.	Salin.
Etang de Salses (à 500 m au large, face F.E.)	7,9	58,3	14.590
Etang de Salses (Bord de l'étang, sortie Font-Estramer)	7,7	67,6	12.580
Font-Estramer (Fontaine, au pied du rocher)	7,65	234	3.240
Font-Estramer (Canal évacuation, station 4)	7,6	145	5.230
Font-Dame (en réalité plusieurs sources)	7,55	552	1.370
Trois prélèvements différents,	7,7	572	1.326
mais dans des sources très voisines	7,7	400	1.896
Fitou	7,8	1.821	393
La Nouvelle	7,55	262	2.895
Lapalme	7,5	226	3.356
Pacheira	7,8	234	3.240
El De La Ponso	7,7	234	3.240
Rec d'As Bans (eau stagnante)	7,8	204	3.718
Rec Mandil	7,8	280	2.710

Observations :

- 1) Plusieurs de ces analyses ont été faites au Laboratoire d'hydrobiologie de St-Mandé (Paris). Que M^{lle} NISBET soit remerciée, ici, pour son aimable contribution à ce travail.
- 2) Remarquons combien les courbes V/3 et V/4 sont voisines entre elles.
- 3) Par ailleurs la courbe V/2 est très voisine de son homologue IV/2 (toutes deux F. Estramer).
- 4) La source d'eau potable de Font-Estramer provient d'un forage fait à — 30 m (à côté de la maison).

1. *Salinité totale.*

L'eau de Font-Estramer est une eau pratiquement toujours oligohaline et les limites extrêmes de la salinité totale constatées jusqu'ici donnent un maximum de 4 800 mg/l (Etiage hivernal, janv. 1944. Analyses DESTOMBES) et, en période de pluies exceptionnelles (octobre 1965), un minimum de 857 mg/l seulement (voir fig. 4, courbes 2 et 4). En période de débit moyen, la salinité totale varie de 2 000 à 2 500 mg/l. En dehors des périodes de très fortes crues, l'on peut dire que les eaux ont une composition qui varie dans des proportions assez faibles ainsi qu'en témoignent diverses mesures de chlorinité faites par l'un de nous, il y a quelques années :

— 2 novembre 1956 :	2,05 gr/l
— 10 mars 1957 :	2 gr/l
— 25 septembre 1957 :	2,1 gr/l
— 16 mai 1958 :	2,1 gr/l
— 9 août 1958 :	1,4 gr/l
— 9 décembre 1958 :	1,8 gr/l.

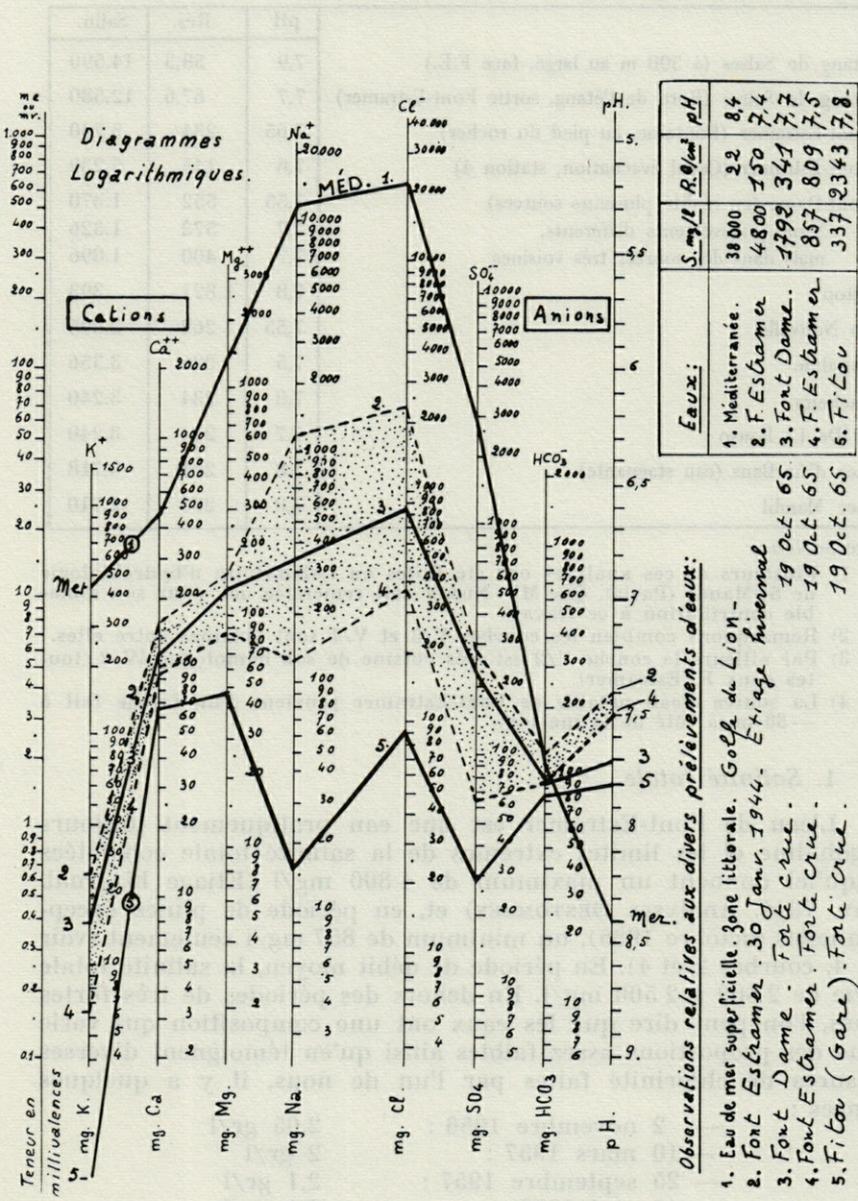


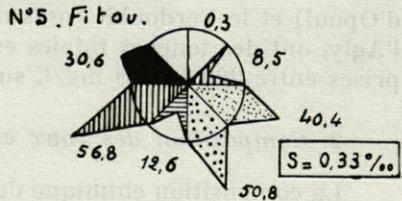
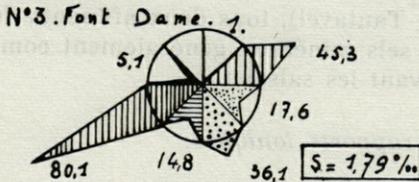
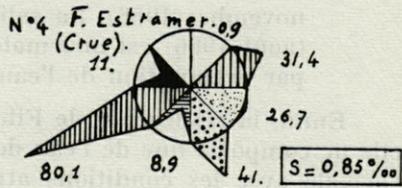
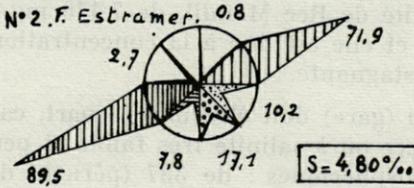
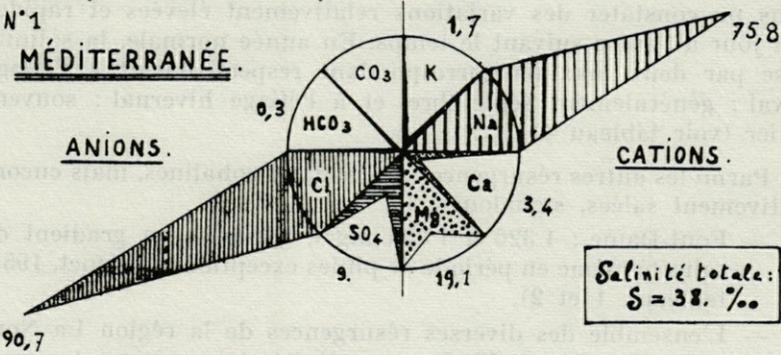
FIG. 4. — Composition chimique des eaux.

RICHESSE RELATIVE EN PRINCIPAUX IONS : % millivalences.

(Diagrammes de Maucha.)

N°1

MÉDITERRANÉE.



OBSERVATION :

Pour les calculs des % de Ca^{++} , Mg^{++} , SO_4^{-} et s'il y a lieu, CO_3^{-} (carbonates), il est tenu compte de la valence de ces éléments.

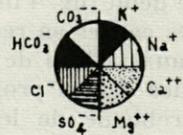


FIG. 4 bis. — Composition chimique des eaux.

Les diverses courbes qui schématisent les eaux à diverses époques sont, en gros, comprises entre les deux courbes extrêmes 2 et 4 de la figure 4 (Zone en pointillés). Comme nous le verrons, le débit et la salinité totale de l'eau sont en liaison étroite avec les chutes d'eau dans l'arrière-pays du Massif des Corbières et nous avons pu constater des variations relativement élevées et rapides d'un jour à l'autre suivant le temps. En année normale, la salinité passe par deux maxima correspondant respectivement à l'étiage estival : généralement septembre, et à l'étiage hivernal : souvent février (voir tableau 4).

Parmi les autres résurgences aux eaux oligohalines, mais encore relativement salées, signalons :

- Font-Dame : 1 326 à 1 896 mg/l, gardant son gradient de salinité même en période de pluies exceptionnelles (oct. 1955, tableaux 1 et 2).
- L'ensemble des diverses résurgences de la région La Nouvelle - Lapalme (tabl. 2) aux salinités très voisines les unes des autres et allant de 2 625 à 5 234 mg/l (février, août et novembre 1966). La salinité de Rec Mandil, de 7 476 mg/l (août 1966) est anormale et elle est due à la concentration par évaporation de l'eau stagnante.

Enfin, la résurgence de Fitou (gare) doit être mise à part, car elle ne comporte que de l'eau douce ou à salinité très faible et peu variable avec les conditions atmosphériques : de 337 (période de pluies exceptionnelles) à 666 mg/l. La teneur totale en sels minéraux de Fitou est d'ailleurs très voisine de celle des divers cours d'eau du Massif des Corbières dont deux rivières : le Roboul (près d'Opoul) et le Verdoube (près de Tautavel), tous deux affluents de l'Agly, ont des teneurs totales en sels minéraux généralement comprises entre 200 et 400 mg/l, suivant les saisons.

2. *Composition des eaux et rapports ioniques.*

La composition chimique des eaux de Font-Estramer varie avec le débit (fig. 4 bis, graphiques 2 et 4). Nous tenterons d'en expliquer les causes en recherchant l'origine de ces eaux. Si l'on compare ces eaux à l'eau de mer (compte tenu bien entendu, des teneurs absolues et des proportions relatives des divers ions et en dehors du problème de leur relative richesse en minéraux pour des eaux continentales), on peut dire qu'elles sont caractérisées par une haute teneur en calcium (due aux terrains de calcaires fissurés du massif des Corbières dont elles sont issues comme nous le verrons) et en magnésium.

Le tableau 3 fait plus particulièrement ressortir ces richesses relatives par le calcul des coefficients utilisés habituellement :

$100 \frac{\text{Ca}}{\text{Cl}}$, $100 \frac{\text{Mg}}{\text{Cl}}$ et $100 \frac{\text{Ca}}{\text{Mg}}$. Par sa richesse en Mg, cette eau est purgative.

TABLEAU 3
Proportions relatives des ions Ca, Mg, Cl, SO₄

Echantillons	Cl %	$100 \frac{\text{Ca}}{\text{Cl}}$	$100 \frac{\text{Mg}}{\text{Cl}}$	$100 \frac{\text{SO}_4}{\text{Cl}}$	$100 \frac{\text{Ca}}{\text{Mg}}$	Observations
Eau de mer	21,5	2,09	6,97	13,81	30	Méditerranée Courbe I
Pont Barcarès	7,31	3,93	9,97	15,21	39,50	Courbe III-2 19 oct. 1965. Crue
Font-Estramer	2,30	6,89	6,80	12,17	101,92	Courbe IV-2 30 janv. 1944
Font-Estramer	1,12	12,86	14,55	19,60	88,41	Courbe III-3 10 mars 1965
Font-Estramer	0,38	24,73	23,02	16,63	107,42	Courbes III-4 et IV-4 19 oct. 1965. Crue
Etang Salses	0,50	18,40	21,40	15,64	85,98	Courbe III-5 19 oct. 1965. Crue (500 m sortie F.E.)
Riv. près Opoul	0,07	114,28	70	41,57	163,26	Courbe III-6 19 oct. 1965
Font-Dame	0,86	13,72	16,39	25,68	83,68	Courbe IV-3 19 oct. 1965
Fitou (Gare)	0,09	73,33	54,44	31,44	134,69	Courbe IV-5 19 oct. 1965
Lapalme	1,33	11,04	6,38	19,90	172,94	Courbe V-3 2 fév. 1966
Pacheira	1,69	8,30	6,30	15,43	131,77	9 août 1966
Source eau potable F.E.	0,04	147,61	26,19	161,90	563,63	Courbe V-7 9 août 1966

Observation : Nous avons reproduit, dans ce tableau 3, les proportions des ions des eaux représentées par les graphiques des planches III et IV, ainsi que par les graphiques 3 et 7 de la planche V. Les chiffres obtenus pour La Nouvelle sont excessivement voisins de ceux de Lapalme et n'ont donc pas été reproduits ici.

Nous ne serons pas étonnés du peu de variations de l'ion HCO_3 , plus ou moins indépendant des autres ions, en nous rappelant l'effet tampon du CO_2 sur les bicarbonates. Nous n'avons reproduit, sur les figures 3, 4 et 5 que quelques-unes des analyses faites à partir des eaux de Font-Estramer; celles qui n'ont pas été représentées ont des courbes très voisines. Il est intéressant de signaler que l'analyse de J. ANGLADA, reproduite par LAURENT (1932) et précisant les poids des sels principaux : ClNa , Cl_2Mg , SO_4Na_2 , SO_4Mg , SO_4Ca et CO_3Ca , donne par simple calcul des poids des divers ions correspondants, une courbe très voisine de la courbe 3 de la figure 3 (analyse d'un prélèvement fait en 1883).

Les compositions des autres eaux oligohalines n'appellent pas, par rapport à Font-Estramer, de remarques particulières.

Enfin, notons l'analogie (certainement non hasardeuse) des compositions chimiques de la résurgence de Fitou et des eaux des rivières du Massif des Corbières, telle que la rivière Roboul, par exemple (près d'Opoul). Ici encore nous avons pu constater la grande richesse de ces eaux en Ca et Mg ainsi que leur relative pauvreté en K (fig. 3, courbe 6 et fig. 4, courbe 5).

3. Sels productifs : nitrates et phosphates.

Pour l'ensemble des résurgences dont les eaux sont oligohalines, l'on peut dire que si les analyses ont généralement marqué l'absence des nitrites (présence exceptionnelle à l'état de traces), elles ont décelé la présence, en faibles quantités, de nitrates et de phosphates (0,5 à 2 mg/l NO_3 et 0,01 à 0,03 mg/l PO_4).

4. pH.

Dans l'ensemble, toutes les résurgences signalées ont des eaux à pH nettement basique, avec des chiffres oscillant entre 7,4 et 8,1.

b) Hypothèses sur l'origine des eaux (voir fig. 1).

De longue date les habitants de Salses ont remarqué la coïncidence entre les fortes pluies tombées sur l'arrière-pays formé par le massif des Corbières : Opoul, Tautavel, Vingrau, Feuilla ... et l'augmentation de débit de la fontaine de Font-Estramer. Plusieurs d'entre eux ont pensé à une alimentation directe de la Fontaine par les eaux tombées dans la cuvette fermée d'Opoul (qui est un véritable « polje »). C'est sans doute pour cette raison que le marais alimenté par les canaux de Font-Estramer a été appelé « Sagne d'Opoul ». Déjà en 1819, JALABERT établissait une relation directe entre les fortes pluies dans la plaine d'Opoul et les eaux de Font-Estramer devenant rouges en périodes de crues (comme les terrains de la cuvette). Mais les pluies seules ne peuvent expliquer les très

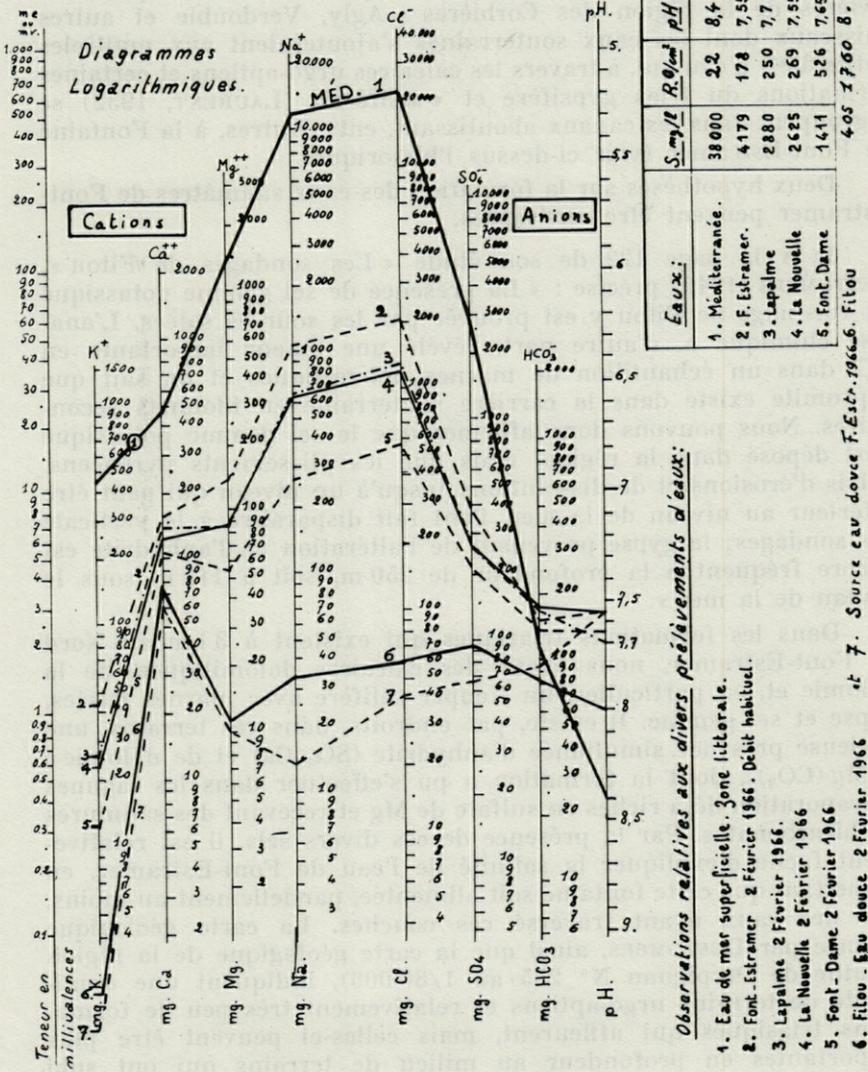


Fig. 5. — Composition chimique des eaux.

rapides augmentations de débit de la source et les quantités d'eau susceptibles de venir de la cuvette d'Opoul, par exemple, ne peuvent justifier ces variations. Il faut donc recourir à l'idée de la possibilité d'alimentation plus ou moins directe de la résurgence par une partie, au moins, des pertes que l'on connaît pour les rivières de la région des Corbières : Agly, Verdoube et autres ruisseaux dont les eaux souterraines s'ajouteraient aux multiples petits filets d'eau qui, à travers les calcaires urgo-aptiens et certaines formations du trias gypsifère et « salifère » (LAURENT, 1932) se regroupent dans les canaux aboutissant, entre autres, à la Fontaine de Font-Estramer (voir ci-dessus l'historique).

Deux hypothèses sur la formation des eaux saumâtres de Font-Estramer peuvent être envisagées.

1) A la page 122 de son étude « Les sondages de Fitou », DESTOMBES (1949) précise : « La présence de sel gemme potassique au voisinage de Fitou y est prouvée par les sources salées. L'analyse chimique a, d'autre part, révélé une teneur importante en KCl dans un échantillon de marnes dolomitiques et on sait que l'épsomite existe dans la carrière souterraine en filonnets secondaires. Nous pouvons donc affirmer que le sel gemme potassique s'est déposé dans la région, mais que les plissements pyrénéens, suivis d'érosions et de dissolutions jusqu'à un niveau qui peut être inférieur au niveau de la mer, l'ont fait disparaître à la verticale des sondages; le gypse provenant de l'altération de l'anhydrite est encore fréquent à la profondeur de 250 m, soit à 110 m sous le niveau de la mer ».

Dans les formations triasiques qui existent à 3 km au Nord de Font-Estramer, nous avons des calcaires dolomitiques, de la dolomie et, en particulier, un Keuper salifère avec marnes irisées, gypse et sel gemme. Il existe, par endroits, dans ces terrains, une curieuse présence simultanée d'anhydrite ($\text{SO}_4 \text{Ca}$) et de dolomie : $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$, dont la formation a pu s'effectuer dans les lagunes d'évaporation déjà riches en sulfate de Mg et recevant des saumures de bicarbonates. Par la présence de ces divers sels, il est relativement facile d'expliquer la salinité de l'eau de Font-Estramer, en admettant que cette fontaine soit alimentée, partiellement au moins, par des eaux ayant traversé ces couches. La carte géologique donnée par DESTOMBES, ainsi que la carte géologique de la région (feuille de Perpignan N° 255 au 1/80 000), indiquent une dominante de terrains urgo-aptiens et relativement très peu de formations triasiques qui affleurent, mais celles-ci peuvent être plus importantes en profondeur au milieu de terrains qui ont subi plusieurs remaniements au cours de l'histoire. Les eaux de la Fontaine peuvent aussi partiellement provenir d'autres zones triasiques salifères des Corbières.

Pour contrôler l'origine d'une partie, tout au moins, des eaux de Font-Estramer, le Directeur géologique du Service du Génie rural, M. LAKSHMANAN (1964), a procédé à des expériences fort intéressantes, à la fois sur maquette et sur le terrain. Elles avaient pour but, précisément, de tenter de déceler le sens de l'écoulement de la circulation karstique. Il fut donc réalisé, au préalable, une maquette dans laquelle le plateau calcaire était représenté par une surcharge d'alluvions sur substratum alluvionnaire et la circulation karstique présumée, par un bambou fendu rempli de sel et dans lequel était injecté périodiquement de l'eau. La méthode employée fut celle de la « mise à la masse » classique en prospec-

TABLEAU 4

Débits de la fontaine Font-Estramer pour les années 1963-1965
(Débits approximatifs exprimés en m³/sec.)

I. *Moyennes mensuelles et annuelles.*

Année	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Moyen. année
1963	3,72	5,40	1,98	2,42	2,07	2,15	2,09	1,52	5,67	1,72	1,36	1,94	2,646
1964	1,14	1,88	2,18	2,90	3,76	2,97	2,06	1,76	1,56	1,11	6,20	5,12	2,720
1965	2,84	2,27	3,06	2,35	1,94	1,76	1,68	1,19	1,04	24,3	5,36	2,69	4,204

Observations : Les chiffres indiqués en italique représentent les moyennes mensuelles maximum et minimum ou les moyennes générales de l'année.

II. *Débits journaliers extrêmes enregistrés au cours des années 1963-1965.*

Année	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jour
1963									1,24 27,5				11 sept. 14 sept.
1964		0,915									29		14 fév. 7 nov.
1965									0,81	43,1			24 sept. 26 oct.

Observations : Les débits maxima (en italique) sont généralement dus à des très fortes pluies d'orage en fin d'été.

III. *Crués exceptionnelles d'octobre 1965.*

Les débits constatés ont porté sur les chiffres suivants :

- 1,18 à 1,31 pour la période du 1^{er} au 5 octobre;
- 4,53 et 11,3 pour les 6 et 7 octobre;
- 20,3 à 43,1 pour la période du 8 ou 31 octobre.

En novembre, les débits sont encore élevés pendant les deux premiers jours du mois : 18,1 et 16,1, mais ils baissent ensuite très régulièrement jusqu'à la fin du mois : 12,3 le 3 nov., 7,8 le 6 nov., 4,4 le 12 nov., 3,4 le 18 nov. et chiffres compris entre 3,19 et 2,46 du 19 au 30 nov.

tions minières, avec utilisation d'une électrode de potentiel fixe et d'une deuxième électrode se déplaçant sur la maquette (ou sur le terrain dans la deuxième série d'expériences). Les cartes des courbes équipotentielles étant établies, celles-ci montrèrent une analogie entre les résultats obtenus sur maquette et ceux obtenus sur le terrain. Leur interprétation détermina, l'axe d'écoulement repéré par une anomalie positive (pratiquement à l'aplomb du bambou) comprise entre deux anomalies négatives et symétriques, en gros, par rapport à cet axe (Fig. 1 : petites courbes A, B et B' au Nord de Font-Estramer). La circulation souterraine, en direction de Font-Estramer, a pu être ainsi suivie sur une longueur de 1,5 km et ces essais montrent qu'une partie, au moins, des eaux de la source provient de la région de Fitou.

H. SCHOELLER (1956) nous donne, par ailleurs, quelques analyses de sources salées d'origine triasique (p. 184 et 185, graphiques p. 180) et il montre bien que les courbes des diverses sources sont loin d'être parallèles à celle de l'eau de mer; chaque source ayant ses caractéristiques propres. Ces eaux ont toujours des rapports K/Na bien inférieurs à celui de l'eau de mer.

Or, si nous examinons sur les Figures 3 à 5 les diverses courbes relatives à une partie des sources saumâtres que nous avons étudiées : Font-Estramer, Font-Dame, Lapalme, La Nouvelle (les autres sources salées ayant des courbes très voisines), nous voyons au contraire que, dans leur ensemble, ces courbes sont à peu près parallèles à celle de l'eau de mer (courbe 1 sur toutes les figures) *compte tenu d'un enrichissement relatif en ions Ca et Mg*, lequel est dû, comme nous le verrons, à la nature des eaux douces en provenance des Corbières (courbe 6 de la Fig. 3).

Nous pouvons donc nous rallier à une deuxième hypothèse que H. GOT (1965) a formulée dans une importante thèse récente : à savoir, le mélange d'eau douce et d'eau de mer correspondant à l'élaboration des eaux saumâtres des diverses résurgences.

2) Les diverses eaux (infiltrations et pertes importantes), en provenance du massif des Corbières, sont drainées vers la région côtière où elles se rassemblent dans des conduits karstiques. Certains de ces derniers, nettement au-dessous du niveau de la mer (conduits d'époque préflandrienne en région méditerranéenne), reçoivent, soit de l'eau de mer directement, soit, hypothèse plus vraisemblable, des eaux d'infiltration de l'étang de Salses, lui-même toujours salé et reposant sur des fonds perméables. Les canaux jouant le rôle de « conduites forcées », le mélange eau douce et eau salée est acheminé vers certaines résurgences, dont Font-Estramer. Les explorations faites ces dernières années dans les boyaux karstiques alimentant cette dernière source (Fig. 2) ont

permis aux hommes grenouilles de descendre à 50 mètres au-dessous du niveau d'eau de la vasque.

Des analyses faites par H. GOT (1965) pour des eaux recueillies dans la platrière de Fitou, ainsi que dans un puits voisin situé dans le Keuper, montrent combien ces dernières sont différentes des eaux de nos diverses résurgences. L'examen de nos graphiques, permet de penser qu'il s'agit d'un réel mélange entre eau douce et eau de mer. Si nous ne tenons pas compte des deux ions Ca et Mg, nous remarquons combien les branches des graphiques qui relie directement les coordonnées relatives aux ions Na, Cl et SO_4 sont généralement parallèles entre elles et il en est de même des branches fictives qui relieraient directement les chiffres de l'ion K à l'ion Na (rapport K/Na à peu près constant) ou aux ions Cl et SO_4 .

Il est vraisemblable de penser que les diverses résurgences saumâtres évoquées dans ce travail ont toutes pour origine des eaux d'infiltration auxquelles s'ajoutent, suivant les cas, des pertes importantes telles que celles de l'Agly, du Verdoble, ainsi que de nombreuses petites pertes disséminées à travers les Corbières où elles sont bien connues sous le nom de « barrancs ». Il est alors aisé de comprendre les variations de la composition chimique des eaux au cours de l'année (Font-Estramer, par exemple) en pensant que celles-ci sont le mélange d'eaux de plusieurs provenances et que suivant les débits respectifs des divers émissaires permanents ou sporadiques (en périodes de crues), ces mélanges connaissent forcément des rapports ioniques variant avec les saisons et les phénomènes climatiques.

Avec l'apport important des ions Ca et Mg par les eaux douces, nous ne serons pas étonnés de constater dans le tableau 3 et pour les eaux saumâtres, bien entendu, d'une part, les grandes variations des chiffres relatifs à tous les rapports comportant l'un de ces ions (rapports s'écartant généralement d'autant plus de ceux de l'eau de mer que les eaux sont peu salées) et, d'autre part, la relative constance des rapports qui ne comprennent pas l'un de ces deux ions. C'est ainsi que le rapport 100 Ca/Cl varie de 2,09 (mer) à 24,73 (F.E), le rapport 100 Mg/Cl de 6,97 (mer) à 23,02 (F.E), alors que le rapport 100 SO_4 /Cl reste compris entre 13,81 (mer) et 25,68 (Font-Dame, peu salée). Les chiffres relatifs aux rapports 100 K/Na ou 100 K/Cl ou 100 K/ SO_4 ne varient également que peu et n'ont pas été indiqués afin de ne pas surcharger les tableaux de chiffres.

Pour vérifier, par une autre méthode, l'hypothèse de mélange « eau douce et eau de mer », nous avons établi les diagrammes de MAUCHA (7) telles qu'en témoignent les figures 3 bis et 4 bis.

(7) *Die Binnengewässer*, 12, 1932, pp. 79-89.

TABLEAU 5

Tableau comparatif des caractéristiques essentielles des diverses zones choisies pour Font-Estramer

Zones	Flore	Faune
1	Abondance <i>Potamogeton</i> spp., <i>Enteromorpha</i> i., <i>Vaucheria</i> d. aux bords de la vasque. Abondance <i>Helosciadium</i> n. sur fonds des canaux qui sortent de la vasque.	Abondance gammares, sphéromes, <i>Theodoxus</i> fl. et insectes aquatiques dans végétation immergée aux bords de la vasque. Qq. <i>Pseudamnicola</i> c., <i>Physa</i> a. et <i>Bithinia</i> t. <i>Potamopyrgus</i> rares.
2	Fonds des canaux avec tapis presque exclusif d' <i>Helosciadium</i> n. (qui ne craint pas le courant rapide).	Abondance gammares et sphéromes dans lacis formés par tiges et racines d' <i>Helosciadium</i> . Abondance <i>Theodoxus</i> fl. sur rochers.
3	Abondance <i>Helosciadium</i> n., <i>Ranunculus</i> b., <i>Potamogeton</i> spp., <i>Enteromorpha</i> i., <i>Vaucheria</i> d., diminution <i>Helosciadium</i> n. en allant vers zone 4.	Faune particulièrement abondante dans les bras morts à végétation touffue. Abondance gammares, sphéromes, <i>Potamopyrgus</i> j., <i>Theodoxus</i> fl. et insectes aquatiques. Qq. <i>Physa</i> a. et <i>Pseudamnicola</i> e. <i>Limnaea</i> sp. rares.
4	Abondance <i>Cyperus longus</i> , <i>Potamogeton</i> spp., <i>Enteromorpha</i> i., <i>Myriophyllum</i> s. et <i>Vaucheria</i> d. Disparition presque totale de <i>Helosciadium</i> n. et <i>Ranunculus</i> b.	Abondance gammares, <i>Theodoxus</i> fl. et <i>Pseudamnicola</i> c. Qq. <i>Potamopyrgus</i> j. et <i>Physa</i> a. Qq. <i>Syngnatus abaster</i> . Apparition certaines espèces dont présence est due au voisinage étang plus salé.

Observation : Au point de vue ichthyologique, les zones 1. 3 et 4 sont les plus poissonneuses avec des anguilles, diverses espèces de muges et *Atherina boyeri* comme espèces dominantes. L'épinoche, *Gasterosteus aculeatus*, a été capturée dans toutes les zones, mais est également peu abondante en zone 2 par suite de la force du courant.

Il est frappant de noter que plus une eau considérée est salée, plus son diagramme est voisin de celui de l'eau de mer et plus une eau est dessalée, plus son diagramme se rapproche de celui obtenu pour la rivière Roboul (près d'Opoul). Nous nous trouvons

en présence d'une véritable gamme qui se modifie régulièrement en passant des eaux douces vers l'eau de mer; la transformation progressive des % des millivalences ne peut plus laisser de doute sur la réalité du mélange eau douce eau de mer. Remarquons aussi la grande similitude entre les eaux de la rivière Roboul et celles de Fitou dont nous connaissons bien l'origine : léger enrichissement en Ca et Mg lors du passage de l'eau dans les terrains fendillés.

c) *Débit et conséquences des crues exceptionnelles d'octobre 1965.*

Le débit de Font-Estramer est en relation avec plusieurs facteurs : localisations des chutes d'eau, infiltration plus ou moins rapide des eaux dans le calcaire fendillé suivant les zones, importance des pertes (Verdouble, par exemple) et proportion des quantités d'eau qui sont réellement drainées par les canaux souterrains à gros débits, complexité du système karstique qui agit différemment suivant qu'il est plus ou moins saturé d'eau, etc. Certains débits minima sont constatés en plein hiver (notamment en février), car les chutes importantes de neige ne jouent aucun rôle immédiat sur le débit de la fontaine. Le tableau 4 résume les principaux renseignements aimablement communiqués par le Service du Génie rural de Perpignan pour les années 1963 à 1965.

En fin d'hiver ou après une période estivale sèche exceptionnellement longue, le débit d'étiage de Font-Estramer peut descendre au-dessous d'un mètre cube par seconde, mais il est assez fréquent de constater des débits de 2 à 3 m³. Lors des pluies exceptionnelles d'octobre 1965, plusieurs débits étaient voisins de 30 m³/sec. et la source a été en forte crue pendant plus de vingt jours. Les chutes de pluies en octobre 1965 ont permis d'enregistrer les chiffres suivants : zone côtière : 560 mm, Opoul : 852 mm, Vingrau : 774 mm, Rivesaltes : 848 mm et Fitou : 674 mm. La source a débité, pendant cette période de crue, près de quarante millions de m³ d'eau, soit près d'un tiers environ du volume d'eau de l'étang. C'est dire l'importance que les divers cours d'eau et résurgences échelonnés le long de l'étang de Leucate-Salses ont eu sur l'abaissement de sa salinité. C'est pourquoi nous avons opéré, le 19 octobre, en pleine époque de crues (1^{re} crue), un prélèvement au Grau St-Ange, au pont du Barcarès, sous lequel les eaux de l'étang de Salses passent depuis peu, pour se jeter à la mer en traversant le petit port du Barcarès. Les travaux, encore en cours en 1965, ont en effet ouvert un 2^e passage de l'étang vers la mer et c'est ce qui nous explique que la carte donnée par P. ARNAUD (1961) ne comporte que l'exutoire de Leucate. Le 19 octobre, le courant était particulièrement violent sous le pont et les eaux situées en arrière de

TABLEAU 6

Tableau comparatif des caractéristiques essentielles de la flore et de la faune des principales résurgences

Résurgences	Flore	Faune
F. Estramer	Abondance <i>Helosciadium n.</i> , <i>Enteromorpha i.</i> , <i>Ranunculus b.</i> , <i>Potamogeton spp.</i> et <i>Vaucheria d.</i> Résurgence la plus importante, voir tableau 5.	Abondance gammares, sphéromes et insectes aquatiques. Abondance <i>Theodoxus fl.</i> , <i>Potamopyrgus j.</i> et <i>Pseudamnicola c.</i> suivant les zones, voir tableau 5.
Pacheira	Tapis presque continu de <i>Chara fragilis</i> sur fonds résurgence aménagée. Abondance <i>Helosciadium n.</i> , <i>Enteromorpha i.</i> et <i>Potamogeton pectinatus</i> .	Abondance gammares, <i>Potamopyrgus j.</i> et <i>Theodoxus fl.</i> (certains de couleur rouge aussi observés à Lapalme).
Lapalme	Abondance <i>Helosciadium n.</i> , <i>Enteromorpha i.</i> , <i>Potamogeton pect.</i> , <i>Ruppia maritima</i> et <i>Nasturtium of.</i> (cresson).	Abondance gammares, sphéromes, <i>Theodoxus fl.</i> (certains rouges), mais <i>Potamopyrgus j.</i> moins fréquents. Qq. <i>Pseudamnicola c.</i> Très nombreux insectes aquatiques (nb. espèces)
La Nouvelle	Abondance <i>Helosciadium n.</i> , <i>Enteromorpha i.</i> , <i>Zanichellia pal.</i> et <i>Nasturtium of.</i> (cresson).	Abondance <i>Potamopyrgus j.</i> , mais <i>Theodoxus fl.</i> relativement rare et sporadique. Qq. sphéromes. Présence d'une caridine : <i>Atyaephyra desm.</i> Abondance de <i>Corixa g.</i> et <i>Notonecta gl.</i>
Fitou	Abondance <i>Helosciadium n.</i> et <i>Zanichellia pal.</i> dans vasque en ciment. Abondance mousse Apparition <i>Enteromorpha i.</i> et <i>Lemna minor</i> dans canal.	Abondance gammares, <i>Potamopyrgus j.</i> et <i>Theodoxus fl.</i> Qq. <i>Pseudamnicola c.</i> Présence <i>Limnaea sp.</i> (eau douce). Nombreux <i>Gerris p.</i> dans canal.

Observation : Au point de vue poissons sédentaires, l'on trouve dans toutes ces résurgences *Gasterosteus aculeatus* et *Gambusia affinis holbrooki*. Notons aussi la présence relativement fréquente de têtards de *Hyla arborea* (la rainette verte) et de la couleuvre vipérine *Natrix viperinus* Latr. que l'on peut facilement observer en train de chasser sous l'eau.

l'embouchure avaient perdu, en huit jours, une dizaine de grammes de sel par litre (salinité totale constatée : 13,250 gr/l). Toute la zone ouest de l'étang (Salses à Fitou) était, de son côté, particulièrement dessalée sur une largeur d'environ 1 km et à 500 m en face de la sortie des canaux de Font-Estramer les eaux de l'étang comportaient une salinité exceptionnellement basse d'un peu plus de 1 gr/l contre 10 à 12 auparavant. Ces crues exceptionnelles nous ont permis d'observer deux phénomènes importants : d'une part l'entraînement massif et spectaculaire à la mer des Méduses (en particulier *Rhizostoma pulmo* Macri) ne supportant pas de dessalure trop poussée dans des eaux de l'étang; d'autre part, la remontée, en véritables « cordons », d'alevins de Muges. Il s'agissait de *Mugil cephalus* L. (Cf. PERLMUTTER, BOGRAD et PRUGININ. F.A.O. Pisciculture en étang de poissons de mer ou d'estuaire de la famille des Mugilidés en Israël. Rome, 1957, Doc. n° 4).

Pendant plusieurs heures consécutives de la journée du 19 octobre 1965, ces alevins se sont littéralement « rués », en remontant le courant, le long des deux berges en ciment du passage existant sous le pont du Barcarès et en moins d'une dizaine de secondes, il était facile d'en capturer, à l'épuisette, plus d'un kilogramme. On peut s'imaginer le nombre extraordinaire de jeunes Muges ayant pénétré pendant cette journée dans l'étang (4 000 alevins de 2,6 cm au kg). Il est rare de pouvoir observer de tels cordons de jeunes Muges attirés par la dessalure progressive des eaux et cherchant à remonter les forts courants.

d) *Température.*

La température habituelle de Font-Estramer est à peu près constante et voisine de 17° tout au long de l'année, sauf en cas de fortes crues où la température descend chaque fois de quelques dixièmes de degrés. Lors des très fortes crues d'octobre 1965, la température est descendue exceptionnellement à 15,5° dans l'après-midi du 19 octobre. Nous verrons toute l'importance que joue, en hiver, la température des eaux de Font-Estramer sur la remontée des poissons en provenance de l'étang dont les eaux sont alors beaucoup plus froides. Les températures des eaux des autres résurgences ont des valeurs très voisines de celle de Font-Estramer et plusieurs relevés ont donné des chiffres toujours compris entre 15,5 et 17,5°.

L. LAURENT (1932) donne pour Font-Estramer une température moyenne de 21°, mais ce chiffre semble trop élevé et provient sans doute de mesures erronées, d'autant plus qu'il s'agit de températures prises par « divers observateurs ».

CHAPITRE II

FLORE ET FAUNE - POPULATIONS ICHTHYOLOGIQUES

Nous ne donnerons ici, qu'un rapide aperçu de la flore et de la faune des résurgences étudiées.

A. FLORE

La flore de Font-Estramer comporte essentiellement deux types de végétation : l'une semi-aquatique située sur les bords de la résurgence, en eau peu profonde ou dans les zones marécageuses que traversent les canaux évacuant les eaux vers l'étang de Salses, l'autre totalement submergée.

1) La flore semi-aquatique comporte, entre autres, les espèces suivantes :

- *Thypha angustifolia* L. (Typhacée);
- *Phragmites communis* (Trin. Graminée) et *Phragmites gigantea* Gay (= *Arundo maxima* Forsk);
- *Scirpus triqueter* L. et *S. holoschoenus* L. (Cyperacées);
- *Cyperus distachyos* All. (Cypéracée) et *C. longus* L.;
- *Carex distans* L. (Cyperacée);
- *Juncus obtusiflorus* Ehrh., *J. acutus* L. et *J. maritimus* Lam. (Joncacées);
- *Helosciadium nodiflorum* Koch (Ombellifère);
- *Ranunculus baudotii* Godron (Renonculacée).

Il est intéressant de signaler ici, la présence de *Phragmites gigantea* et de *Ranunculus baudotii* qui sont deux formes quelquefois rencontrées en eaux saumâtres et qui y occupent, en partie, la place que détiennent *Phragmites communis* et *Ranunculus aquatilis* L. dans les terrains humides et les eaux douces.

Helosciadium nodiflorum mérite, parmi les plantes semi-submergées, une mention particulière, en raison de son abondance. Elle tapisse littéralement la majeure partie des canaux aux eaux bien oxygénées et ses tiges rampantes portent, çà et là, de véritables chevelures de racines longues et blanchâtres. Nous avons classé cette espèce dans le groupe « semi-aquatique » en raison de l'importance de la partie de la plante souvent en dehors de l'eau, en particulier à l'époque de la floraison.

Cyperus longus, très abondant dans le canal d'évacuation de Font-Estramer vers l'étang (station 4, en particulier), présente deux formes : l'une nettement semi-aquatique ou même terrestre (toujours aux endroits très humides) et qui présente sa tige triangulaire et ses inflorescences caractéristiques, l'autre totalement submergée, aux longues feuilles ondulant au milieu du courant et sur laquelle nous n'avons repéré que très exceptionnellement des tiges et jamais d'inflorescences.

Sur les berges signalons encore, dans les zones plus sèches :

- *Plantago crassifolia* Forsk (Plantaginacée);
- *Erodium chium* Willd. (Géraniacée, forme d'*Erodium malacoides* Willd.);
- *Frankenia pulverulenta* L. (Frankéniacée);
- *Tamarix africana* Poir. (Tamaricacée).

Dans les vastes marais bordant l'étang, citons, entre autres, les espèces dominantes :

- *Juncus maritimus* Lam.;
- *Thypha angustifolia* L.;
- *Phragmites communis* (Trin.).

2) Parmi les plantes submergées signalons :

- *Potamogeton pectinatus* L., *crispus* L. et *natans* L. (Potamogetonacées);
- *Myriophyllum spicatum* L. (*Halorrhagidacée*, forme de *M. verticillatum* L.);
- *Ceratophyllum submersum* L. (Ceratophyllacée).

3) Enfin, parmi les algues, citons entre autres :

- *Vaucheria dichotoma* L. (Chlorophycée géante formant d'importants tapis verts foncés);
- *Enteromorpha intestinalis* Link (Chlorophycée très abondante);
- *Cladophora* sp. (Chlorophycée);
- *Biddulphia levis* Ehrm. (Diatomée) qui constitue, sur les rochers ou en bordure des canaux, de véritables tapis bruns en « peau d'ours »;
- *Zygnema* sp., algue aux longs filaments, abondante sous le pont de la route nationale et fixée à d'autres algues.

L'on sait que *Enteromorpha intestinalis* présente des aspects très divers, suivant la salinité du milieu et suivant la nature des biotopes où elle vit. A Font-Estramer elle présente apparemment deux formes : l'une, en eau courante, généralement fixée sur les rochers ou sur les fonds, et l'autre flottante, de forme plus ou

moins bulbeuse, essentiellement localisée dans les zones calmes et dans les petits bassins situés à l'Ouest de la maison Conte (Fig. 1) et dans lesquels des algues flottantes sont retenues par les grilles. Nous ne pensons pas que nous ayons à faire à une forme naturelle réellement flottante, mais à des algues arrachées par le courant ou par des prédateurs et qui continuent à fort bien végéter une fois séparées de leur support.

Dans une étude relative à la flore algale de Font-Estramer, A. ALEEM (1953) nous donne une liste de 22 espèces de Diatomées (dont une nouvelle : *Achnantes petiti* Aleem) qui font partie d'une communauté de Diatomées épiphytes sur tiges et racines de *Phragmites*.

Les répartitions des principaux composants de la flore suivant les diverses stations choisies pour Font-Estramer, d'une part, et pour diverses résurgences, d'autre part, sont résumées dans les tableaux 5 et 6. Notons, en particulier, à la résurgence de Pacheira, l'abondance toute particulière de *Chara fragilis* Desv., Charaphycée dulcicole, probablement à la limite supérieure de sa tolérance vis-à-vis de la salinité.

Enfin, en raison de la nature de ses eaux, Fitou comporte une flore dulcicole et la *Lemna minor* L. (Lemnacée) y est abondante dans la zone totalement douce du canal qui évacue les eaux de la résurgence vers l'étang de Leucate. C'est également dans cette zone douce (début du canal), que l'on rencontre en abondance *Enteromorpha intestinalis* que nous n'avons cependant pas pu inventorier dans le bassin cimenté d'où s'écoule la source. C. BLIDING (1963 : A critical survey of european taxa in Ulvales. Opera botanica, 8 (3) : 160 p.) donne à la page 141 de son ouvrage des localisations d'*Enteromorpha intestinalis* en eau douce : « fresh-water specimens » de Yougoslavie et d'Italie, mais il semble bien que l'existence de cette espèce soit toujours liée, chez nous du moins, à l'influence au moins passagère d'un milieu saumâtre et dans le cas de Fitou le canal où se trouve cette espèce est de temps en temps soumis à l'influence des eaux salées de l'étang par remontée des eaux en période de grand vent d'Est (vent marin). Avec l'*Enteromorpha* coexiste aussi *Ulva lactuca*. Enfin, c'est à Fitou que nous avons rencontré en abondance une mousse d'eau douce : *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. Nous l'avons retrouvée du reste en assez grande quantité dans les eaux peu salées de Font-Dame.

B. FAUNE (principaux Invertébrés) (8).

1) *Mollusques*.

Parmi les Mollusques, tous de petite taille, citons :

— *Pseudamnicola compacta* (Pal.);

— *Bythinia tentaculata* L.;

— *Ancylus lacustris* (L.);

— *Physa acuta* (Drap.).

Potamopyrgus jenkinsi (E.A. Smith). — L'un de nous a signalé pour la première fois, en 1950, la présence de cette espèce dans le Midi de la France (étang de Canet). Cette espèce comporte deux formes, l'une à coquille lisse, l'autre à coquille carénée. On estime généralement que les formes lisses se trouvent en eau douce et les formes carénées en eau saumâtre.

En 1961, G. PETIT et P. VEUILLEZ, indiquent 23 stations des Pyrénées-Orientales et de l'Aude, en indiquant, pour chacune, le caractère de l'eau (chlorinité, eau douce) et le pourcentage des individus carénés et lisses. Ces auteurs estiment que le milieu proprement littoral saumâtre ou légèrement saumâtre induit chez les jeunes l'apparition d'une carène en raison de la présence du sel, mais peut-être aussi sous l'influence d'un certain rapport ionique (Cl/Mg, par exemple).

On a cru que la présence de *Potamopyrgus jenkinsi* était liée à l'abondance de l'ion Ca (BERNER, 1963). Cependant, des recherches récentes faites en Corse (DOBY et coll., 1965), ont montré que l'espèce présente une grande tolérance vis-à-vis des conditions du milieu et pouvait tout aussi bien vivre dans des eaux pauvres en Ca (8 mg/L).

Quoi qu'il en soit, les diverses récoltes en vue de ce travail nous ont donné les résultats suivants :

— *Font-Estramer* et *La Nouvelle* : dominance des formes carénées; à La Nouvelle certaines récoltes comportent jusqu'à 98 % de formes carénées.

— *Lapalme* : formes lisses.

— *Rec Mandil* : formes carénées.

— *Pacheira* : dominance des formes lisses; quelques formes carénées.

— *Fitou* (eau douce) : presque uniquement des formes lisses; quelques formes carénées.

Theodoxus fluviatilis L. est une espèce intéressante à signaler ici, car sa présence est généralement liée à l'abondance de l'ion Ca (PETIT et SCHACHTER, 1959) et dans sa vaste aire de répartition

(8) Nous tenons à remercier particulièrement P. MARS et B. SOYER qui ont bien voulu revoir nos déterminations en ce qui concerne les Mollusques et les Insectes.

géographique, qui va de la Baltique à la Méditerranée, on la trouve toujours dans des milieux riches en calcium (avec rapport Ca/Cl élevé). On la rencontre fréquemment dans les résurgences oligohalines de la côte méditerranéenne française et elle existe en abondance à Font-Estramer, Font-Dame, Lapalme, Pacheira et Fitou. A La Nouvelle elle disparaît à certaines saisons après l'assèchement total de la source.

Enfin, signalons la présence à Font-Estramer de : *Hydrobia acuta* (Drap.) et *Ascevania littorea* (Delle Chiaje) dans les extrémités des canaux évacuant les eaux vers l'étang (station 4, zone soumise à l'influence d'eaux plus salées).

Ces divers Mollusques vivent, en majorité, sauf *Theodoxus*, dans les zones à eaux calmes et à végétation abondante dont ils se nourrissent. C'est ce qui explique leur relative rareté, plusieurs fois constatée, après les très fortes crues, comme celles d'octobre 1965 à Font-Estramer, qui entraînent la presque totalité des invertébrés généralement peu armés pour lutter contre le courant exceptionnel. Par contre, *Theodoxus fluviatilis* se fixe très fortement sur les rochers et résiste à n'importe quel courant; il est toujours abondant. C'est à Fitou que nous avons pu observer, en novembre 1966, une abondance tout à fait exceptionnelle de très jeunes *Theodoxia* à la coquille encore translucide et fixés en majeure partie sur les coquilles des adultes.

Notons que *Theodoxus fluviatilis*, *Potamopyrgus jenkinsi* et *Pseudamnicola compacta* sont souvent récoltés ensemble dans les mêmes zones.

2) Crustacés.

Parmi les principaux crustacés signalons :

— *Sphaeroma hookeri* Leach (Isopode), particulièrement abondant.

— *Idothea viridis* Stebb. (Isopode).

— *Orchestia gammarella* (Pallas), Amphipode.

— *Gammarus locusta* L. (Amphipode), particulièrement abondant. L'on sait que le *G. locusta* de nos lagunes méditerranéennes doit être rapporté à *G. aequicauda* (MARTYNOV, 1931; cf. J.H. STOCK, 1966, 1967).

— *Gammarus pungens* Milne-Edw. Cette espèce est surtout abondante dans les eaux douces et beaucoup plus rare dans les eaux oligohalines. A Font-Estramer les récoltes importantes de Gammares à la station 2 ont mis en évidence l'abondance de *G. locusta* (15 fois plus nombreux dans les récoltes faites, que *G. pungens* en novembre 1966), mais cette résurgence constitue néan-

moins une station fort intéressante et importante pour la sous-espèce *G. pugens catalaunicus* Margalef (MARGALEF, 1955, p. 198). En partant de la fontaine de Font-Estramer proprement dite et en allant vers l'étang, nous avons pu constater en novembre, les chiffres suivants :

- Fontaine, station 1 : 6 *locusta* pour 1 *pungens*;
- station 2 : 21 *locusta* pour 1 *pungens*;
- stations 3 et 4 : uniquement *G. locusta*.

Par contre à Fitou (eau douce), l'on ne rencontre que *G. pungens*.

Les Gammare et les Sphéromes sont très abondants dans les résurgences qui ont de l'eau tout au cours de l'année et ils pullulent littéralement dans la végétation des zones calmes. *Sphaeroma hookeri* présente de nombreux phénotypes par la variété de la répartition des bandes sombres et claires sur l'ensemble du corps.

Eucyclops agilis Koch (Copépode).

La présence à Font-Estramer, station 2, d'un Copépode harpacticicoïde : *Schizopera stephanidesi* Pesta est particulièrement intéressante à signaler, car cette espèce, signalée par K. LANG (Monographie der Harpacticiden, 1948) dans la lagune d'Antiniotissa à Corfou (Grèce), a été récoltée dans une eau à 5 ‰ de salinité totale et n'a plus été signalée depuis 1937.

Il y a lieu aussi de mentionner à Font-Estramer un Ostracode dulcicole ou d'eau oligohaline, du genre *Ilyocypris* Brady et Norm., bien reconnaissable aux caractéristiques de sa coquille, mais dont l'espèce n'a pu être précisée, car les diverses valves recueillies étaient toutes vides (novembre 1966).

Dans la source de La Nouvelle, nous avons trouvé à plusieurs reprises une Caridine d'eau douce et d'eau oligohaline : *Atyaephyra desmaresti* Millet (*Atyiidae*). Dans cette même source ont été récoltés : *Idothea viridis* Stebb (Isopode) et *Jaera nordmanni* Rathke, var. *massiliensis*, Asellidé, Isopode, ce dernier également récolté à la résurgence de Lapalme.

Enfin, à la source du Rec Mandil nous avons récolté *Asellus coxalis banyulensis* (Isopode. Racovitza. 1819. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 58 : 49-115).

3) Insectes.

Les ordres les plus abondamment représentés sont les Hémiptères, les Coléoptères et les Odonates. Les larves aquatiques sont surtout fréquentes dans les zones riches en végétation, les unes

fixées sur les plantes, les autres benthiques. Dans son ensemble, la faune des insectes de ces diverses résurgences ne semble pas présenter de particularités et elle comporte des espèces dulcicoles banales (l'on connaît la tolérance de nombreux insectes vis-à-vis du facteur « salinité »).

Les insectes les plus fréquemment récoltés sont :

— Parmi les *Hémiptères* (Hétéroptères aquatiques) :

Naucoris maculatus maculatus Fabr. (*Naucoridae*).

Notonecta glauca L. (*Notonectidae*).

Notonecta obliqua meridionalis Poisson.

Hesperocorixa linnei Fieben (*Corixidae*).

Corixa affinis affinis Leach.

Corixa panzeri (Fieben).

Hydrometra stagnorum L. (*Hydrometridae*).

Gerris paludum Fabr. (*Gerridae*).

— Parmi les Coléoptères (Coléoptères hydrocanthares) :

Neohalipus lineaticollis Marsh. (*Haliplidae*).

Halipus immaculatus Gerh.

Gyrinus substriatus Steph. (= *G. natator* Ahr., *Gyrinidae*).

Gyrinus urinator Illig.

— Parmi les *Odonates* et dans les familles des *Coenagrionidae*, des *Agrionidae* et des *Aeschnidae*, signalons la présence de larves des genres *Platycnemis*, *Agrion* et *Brachytron*. Les nymphes sont facilement capturées au milieu de la végétation et les libellules (au sens large du mot) sont particulièrement abondantes à Font-Estramer au-dessus de la « fontaine » et des zones calmes des bras reliant entre eux les canaux (zone 2).

Signalons encore le Collembole, du reste très commun, *Podura aquatica* L.

Bien entendu, aux espèces citées s'ajoutent des formes courantes des autres ordres, notamment des Diptères.

En étudiant les biocénoses de la vasque proprement dite de Font-Estramer et des divers canaux alimentés par la même eau, l'on constate qu'il n'y a pas de différence très importante entre les diverses zones échelonnées le long du plan d'eau, à part la station 4 déjà très influencée par le voisinage de l'étang. Le tableau 5 indique les principales caractéristiques des biocénoses des quatre zones choisies et localisées sur la figure 1.

En fait, la nature des biocénoses est essentiellement influencée par la nature des fonds (et des berges) et la rapidité du courant.

C'est ainsi, par exemple, que la zone n° 2 comporte, côte à côte, deux biotopes nettement définis : d'une part des fonds sablonneux, entièrement tapissés d'*Helosciadium nodiflorum* et, d'autre part,

des parois rocheuses (dont les pierres du ponceau sous lequel passe le canal). Si les feuilles d'*Helosciadium* ondulant au milieu du courant ne retiennent que peu de faune, les lacis inextricables de leurs tiges et des racines chevelues renferment beaucoup de Gammares, quelques Sphéromes et quelques rares *Theodoxus*. Les parois rocheuses ne comportent, elles, qu'une faune de *Theodoxus* (très nombreux), solidement fixés sur la roche nue et seuls capables de résister au courant.

La station 3, voisine de la maison d'habitation, comporte des canaux à courant rapide, aux fonds tapissés d'*Helosciadium* et de *Ranunculus*, et, par ailleurs, quelques bras morts reliant ces canaux et beaucoup plus riches en faune que ces derniers par suite de l'abondance de végétation très dense et l'absence de fort courant. Les gammares, sphéromes et insectes aquatiques y pullulent littéralement.

Enfin, il y a lieu de ne pas oublier la présence dans plusieurs de nos sources, de planaires : *Polycelis nigra* Schmidt (Font-Estramer et Font-Dame), *Dugesia (Euplanaria) subtentaculata* Drap. (Fitou, en eau douce).

Nous avons encore récolté les sangsues, à Font-Dame : *Glossosiphonia complanata* (Clepsines. *Glossosiphoniidae*).

Un problème particulier s'est posé lors de l'étude des populations de *Polycelis* de Font-Estramer. Nos récoltes et leurs élevages en aquarium révélèrent deux formes nettes : la forme typique *P. nigra* O. Schmidt, bien pigmentée et foncée, et d'autre part une forme décolorée et grise, ayant les bords du corps translucides, alors que ceux de *P. nigra* typique restent très sombres. La taille maxima des individus décolorés est plus faible : 8 mm au lieu de 11 pour les individus foncés. Ces deux formes habitent côte à côte à Font-Estramer, notamment sous les pierres situées sous le pont de la route Salses-Fitou. La forme claire est plus fréquente que la forme foncée et quelle que soit l'époque de la récolte.

On pouvait se demander si on n'avait pas à faire à une espèce différente de *P. nigra*. R. VANDEL avait signalé la grande variété des espèces de planaires dans le Sud de la France et dans des biotopes analogues (9).

En réalité nos formes peu colorées de *Polycelis* ne sont qu'une variante de *P. nigra* typique (10), et elles sont bien rattachées à cette espèce d'une part par la forme du pénis (11), et d'autre part par la nature de la pigmentation noire et l'absence de pigment jaune qui existe seulement chez *P. tenuis*.

(9) R. VANDEL. Note biologique sur les Planaires des environs de Montpellier. *Bull. Biol. France-Belgique*, 55, 1921.

(10) Nous tenons à remercier M. le Professeur P. de BEAUCHAMP, M^{lle} R. CHANDEBOIS, Professeur à la Faculté des Sciences (Marseille-Saint-Charles) et M.A. LE MOIGNE (Faculté des Sciences, Orsay) qui ont bien voulu examiner de près les formes peu colorées de nos *Polycelis*.

(11) Th. LENDER et A. LE MOIGNE. Les organes musculo-glandulaires de *Polycelis tenuis* Oijima. *Bull. Soc. Zool. France*, 85, 1960.

Les deux formes de Font-Estramer ont pu être élevées en eau douce par adaptation progressive. Les élevages ont été poursuivis sans difficulté à une température voisine de 17° (température des eaux d'origine). Cependant, nos individus se sont montrés très sensibles aux variations rapides de température : mortalité élevée au cours de certains transports par journées très chaudes et aussi en aquarium dont la température était passée de 17° à 22°. C'est le transport des planaires vivantes en bouteille thermos qui a donné les meilleurs résultats.

En temps normal, par suite du débit toujours assez fort dans les canaux, la salinité des eaux est pratiquement la même de la fontaine jusqu'à l'entrée des canaux dans les bras de l'étang (entre la zone 4 et l'étang proprement dit). Cependant, par vent fort d'Est ou du Sud-Est, les eaux salées de l'étang s'engouffrent dans le bras de Font-Estramer et remontent alors plus ou moins les canaux. Par vents particulièrement violents, les eaux de l'étang sont amenées jusque dans la zone 3 entourant la maison. C'est ce qui explique que l'on peut trouver, par exemple, en zone 4 et, plus exceptionnellement en zone 3, des coquilles de *Rissoa lineoala* Mich., qui y sont apportées par les eaux de l'étang, mais cette espèce ne peut s'y maintenir. On y trouve aussi quelques os de Seiches. Le voisinage de l'étang nous explique également la présence de quelques Syngnathes : *Syngnathus abaster* Risso, dans la zone 4, mais ceux-ci deviennent très rares dans la zone 3. Dans la zone 2, la force du courant, beaucoup plus forte qu'en zone 4, élimine toutes possibilités de maintien sur place des sujets de cette espèce qui voudraient s'y installer ou remonter les canaux vers la vasque. Sur plusieurs pêches effectuées en station 4, nous avons également capturé, mais une seule fois, un *Gobius minutus gracilis* (Cabrera) très probablement « égaré » dans le canal et venant des zones salées de l'étang.

Dès la sortie des canaux de Font-Estramer les biocénoses se modifient très rapidement et déjà dans le bras de l'étang de Salses (dans lequel se jettent ces canaux) la faune est, dans son ensemble, différente de celle que nous venons de voir. Parmi cette faune d'une eau déjà assez salée (en nov. 1966 : 10-12 gr/l) nous pouvons citer : parmi les amphipodes constructeurs : *Corophium insidiosum* Crawford, *Microdeutopus gryllotalpa* Costa et *Erichthonius brasiliensis* (Dana); des Idothées, des Mysis, des Caprelles; des anémones de mer de petite taille; un polychète : *Phyllodoce mucosa* Oersted., des Foraminifères : *Rotalia beccarri* (L.) et *R. beccarii* var. *tepida* Cushman, etc...

C. APERÇU DES POPULATIONS ICHTHYOLOGIQUES DES CANAUX ET DE LA VASQUE DE FONT-ESTRAMER

L'Anguille, *Anguilla anguilla* (L.), se trouve en relative abondance à Font-Estramer, ce qui n'a rien de surprenant. Il est facile

d'en capturer (de petites tailles) sur les bords de la vasque, au milieu des rochers ou de la végétation. Les grosses sont en général à l'affût, au milieu des pierres, leur tête seule sortant des anfractuosités qui les abritent.

Parmi les espèces euryhalines qui remontent les canaux, en venant de l'étang de Salses, signalons : quatre Mugilidés fréquents dans les lagunes de la côte méditerranéenne : *Mugil cephalus* L., *Liza aurata* (Risso), *Liza capito* (Cuv.) et *Grenimugil chelo* (Cuv.), dont les noms locaux les plus usités sont respectivement : cabot, gaouto rouso, calusse et bâtarde. Si le *Mugil cephalus* est souvent dominant, l'on ne peut affirmer la dominance nette et pérenne de l'une des quatre espèces qui, suivant les années, sont dominantes à tour de rôle. En été, les remontées des Muges dans les canaux et dans la vasque supérieure sont relativement limitées (tout en étant assez importantes), mais c'est surtout en hiver, dès que la température de l'étang descend au-dessous de celle de la source, que les remontées deviennent particulièrement importantes. En plein hiver la « fontaine » devient un véritable aquarium « grouillant » de Muges. Il y a là un phénomène de tropisme vers des eaux plus chaudes et facile à observer; ce phénomène est, à un moindre degré, également à signaler pour d'autres espèces : les Loups (ou bars), *Dicentrarchus labrax* (L.) de petite taille seulement; mais il en existe dans l'étang de Salses pesant 8 à 10 kg; les Athérines (Joël, *Atherina boyeri* Risso), surtout à l'état de sujets jeunes; les Dorades ou *Sparus auratus* (L.), sujets de deux ans au maximum et de moins de 20 cm; les Flets ou *Platichthys flesus* L.; la Sardine ou *Sardina pilchardus* Walb.

Ajoutons à ces espèces euryhalines, l'épinoche, *Gasterosteus aculeatus* L. (forme *gymnura*) et une espèce dulcicole : *Barbus meridionalis* Risso, supportant les salinités faibles des milieux oligohalins. Si la présence de cette espèce peut nous étonner, à première vue, à Font-Estramer, il est facile d'en concevoir la colonisation à partir des rivières se jetant dans l'étang de Leucate-Salses à des époques de crues exceptionnelles pendant lesquelles les bords de l'étang sont très fortement dessalés et où l'étang ne joue plus, pour certaines espèces dulcicoles, le rôle de barrière biologique. A ces espèces il y a également lieu d'ajouter une espèce introduite : *Gambusia affinis holbrooki* (Agassiz), très fréquente dans toutes les eaux oligohalines du littoral méditerranéen.

Par des temps très froids, les poissons semblent vouloir se réchauffer au plus vite en venant de l'étang et il arrive qu'ils soient alors « choqués » par la grande différence de température : ils flottent pendant quelques minutes, le ventre en l'air, puis reprennent une nage normale.

Il est intéressant de signaler, par ailleurs, que les Muges, et quelquefois aussi les Flets, portent assez couramment des Isopodes parasites de la famille des Cymothoïdés (en particulier *Nerocila orbigny* Sch. et Mein.), à la base de la caudale; ces parasites quittent leurs hôtes en eau douce.

Ce dernier phénomène fait dire aux pêcheurs que les poissons viennent précisément en eau douce pour se débarrasser de leurs parasites.

Nous n'insisterons pas sur les pêches faites de longue date par le propriétaire de Font-Estramer, sur ses pêches récentes à l'électricité (220 volts, avec installation d'une ligne-prise de courant tout au long du canal menant à l'étang), ni sur sa pisciculture menée dans plusieurs petits étangs artificiels avec mélange de plusieurs espèces : brochet, muge, barbeau, perche, tanche, carpe, gardon, rotengle, athérine..., auxquels il vient d'ajouter récemment du sandre... Il nous semble cependant intéressant de signaler, en particulier, l'élevage hivernal de truites, poursuivi les années très froides à Font-Estramer. Il est certes surprenant d'apprendre que cette pisciculture est tenue par un établissement installé à Sahorre, dans les Pyrénées-Orientales, au Sud de Prades, à environ 56 km de Perpignan et à plus de 90 km de Font-Estramer. Les petites truites de 7 à 8 cm sont amenées en novembre de Sahorre à Font-Estramer et leur propriétaire, qui vient les nourrir chaque jour, les y laisse jusqu'en avril, en emportant, au fur et à mesure, les truites ayant atteint environ 20 cm. Celles qu'il emporte en avril, à la fin de leur séjour d'« engraissement accéléré », ont entre 15 et 20 cm.

Une telle opération, *a priori* fort onéreuse, et non sans dangers (pertes au transport, quelquefois épidémies), est cependant poursuivie depuis plusieurs années et mériterait une étude approfondie sur le plan physiologique, dans le cadre de l'étude de la croissance des poissons en eaux saumâtres. Si la température constante et relativement élevée de l'eau (17°) favorise cette croissance, qui serait de toutes façons à peu près nulle en hiver à Sahorre, on peut dire que cette dernière est particulièrement accélérée en eau oligohaline.

L'ouverture d'un deuxième passage de l'étang de Leucate vers la mer, connu sous le nom de « Grau de St-Ange », près du village de Barcarès, a favorisé la rentrée de poissons dans la partie Sud de l'étang dont elle a aussi permis d'augmenter la salinité (voir tableau 2 : par ex. salinité de l'étang à 500 m en face de la sortie de Font-Estramer : 32,700 gr/l, chiffre beaucoup plus élevé que les chiffres donnés par ARNAUD, 1961). Si cette nouvelle ouverture multiplie les possibilités de déplacements des poissons et favorise, en particulier, les remontées à Font-Estramer, il faut cependant noter que les pêches dans l'étang n'en semblent pas, pour autant, améliorées, car en automne et en hiver, principales saisons de captures, les poissons peuvent sortir de l'étang beaucoup plus facilement qu'autrefois.

Des remontées fort importantes de poissons sont également régulièrement constatées, d'une part à partir du même étang vers les résurgences de Font-Dame et de Fitou et, d'autre part, à partir de l'étang de Lapalme vers les résurgences de Lapalme, Pacheira et El de la Ponso. A Lapalme et à Pacheira, cependant, les poissons ne peuvent remonter totalement jusqu'aux sources elles-mêmes, par suite du passage mal entretenu d'une part, et l'existence d'un petit barrage artificiel d'autre part.

D. DURÉE DES PÉRIODES D'ACTIVITÉ BIOLOGIQUE DANS CES SOURCES

Les températures, à peu près constantes tout au long de l'année et voisines de 17°, ont une influence très nette sur la durée de la période d'activité de ces eaux. Il est tout à fait remarquable, à ce point de vue, de constater combien la végétation submergée y est verte beaucoup plus longtemps que dans les cours d'eau voisins, soumis naturellement à de fortes variations de température au gré des saisons, et à Font-Estramer comme à Font-Dame, l'*Helosciadium nodiflorum* constitue tout au long de l'année un épais tapis d'un vert très spectaculaire au fond de certains canaux. *Ranunculus baudotii*, en station 2 de Font-Estramer fleurit pendant une période beaucoup plus longue que la normale et, en novembre 1966, nous avons pu la voir encore fleurir très abondamment.

Il est certain que les végétaux sont, ici, soumis comme ailleurs, à l'influence du photopériodisme (« jours longs » et « jours courts ») pour la détermination des principales phases de leur cycle biologique; mais le facteur « température », qui est ici très favorable, permet de prolonger la durée respective de chaque phase active. Nous avons pu observer des phénomènes semblables dans d'autres sources de résurgence, la Durançole (Bouches-du-Rhône), par exemple, dont la température est voisine de 18° tout au long de l'année. Mais dans la source du Gapeau (Var), dont la température, à peu près constante, oscille généralement entre 13°5 et 14°, ce phénomène est beaucoup plus atténué et en période hivernale la végétation n'est que légèrement plus abondante que dans les sources voisines à température variable.

Il y a donc, semble-t-il, l'existence d'un seuil d'activité biologique entre 13°5 et 17° qu'il serait intéressant d'étudier de plus près.

Au point de vue faunistique, la température permet également des récoltes très abondantes d'invertébrés en période hivernale et nous avons vu combien intenses étaient les remontées de poissons vers ces sources à des époques où ceux-ci retournent généralement à la mer et, précisément, pour des questions de température.

CONCLUSION

La composition chimique des eaux de plusieurs sources à débits importants de la région de Salses - La Nouvelle pourrait traduire la présence dans le sous-sol de formations triasiques appartenant à la région des Corbières dont ces eaux sont, en partie, originaires.

En effet, la carte géologique de la région de Perpignan (n° 225 au 1/80 000^e) indique quelques affleurements triasiques, dont celui de Fitou, voisin de la Fontaine de Font-Estramer. Mais la proportion des principaux ions des résurgences révèle en réalité un mélange d'eaux douces particulièrement riches en Ca et en Mg, qui proviennent de l'arrière-pays, avec de l'eau de mer dont la pénétration souterraine s'effectue grâce à d'anciens conduits karstiques du Préflandrien, actuellement noyés. Le mélange sous pression de ces deux eaux apparaît sous forme de résurgences saumâtres.

La température de ces sources varie peu au cours de l'année (15°5 à 17°5) et il est intéressant de constater qu'elles sont des points d'attraction, particulièrement en hiver, pour un grand nombre de poissons qui remontent des étangs de Salses-Leucate et de La Palme, vers les résurgences de Font-Estramer, Font-Dame, Fitou, Pacheira et El de la Ponso.

Enfin, une étude plus exhaustive des biocoenoses de ces différentes sources pourrait sans doute mettre en relief quelques différences, sans grande importance certes, mais qui permettraient de saisir des fluctuations de facteurs écologiques conditionnant la présence de quelques espèces et leur distribution.

RÉSUMÉ

La région de Salses - La Nouvelle, située en bordure Est du Massif des Corbières et à cheval entre les deux départements des Pyrénées-Orientales et de l'Aude, comporte un grand nombre de sources de résurgence dont quelques-unes sont étudiées ici sous leur aspect à la fois écologique et faunistique. Une attention particulière est réservée à l'étude chimique de ces eaux en majeure partie oligohalines, afin d'en expliquer l'origine et de mieux comprendre la nature de leur flore et de leur faune. Cette étude se termine par un aperçu de la faune ichthyologique dont la majeure partie comprend des espèces euryhalines opérant des déplacements vers les sources à partir des deux étangs de Salses-Leucate et de La Palme.

SUMMARY

The region of Salses - La Nouvelle, on the East border of the Corbières mountains and astride the two departments of Pyrénées-Orientales and Aude, contains a great number of resurgence-springs some of which are studied here under both their ecological and faunistical aspects. A special attention is reserved for the chemical study of these mostly oligohaline waters, in order to explain their origin and to better understand the nature of their flora and of their fauna. This study is ended by an overlook on the ichtyological fauna the most part of which is composed of euryhaline species moving about from the two natural ponds of Salses-Leucate and Lapalme towards the springs.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Gegend von Salses - La Nouvelle, die am östliche Rand der Gebirgskette des Corbières zwischen den beiden Bezirken Pyrénées-Orientales und Aude liegt, enthält zahlreiche Resurgenzquellen, deren ökologische und faunistische Natur hier bearbeitet wird. Die chemische Zusammensetzung des meist oligohalinen Wassers ist, um dessen Ursprung zu erklären und andererseits das Wesen seiner Fauna und Flora zu verstehen, ganz besonders beachtet worden. Diese Arbeit endet mit einem Überblick über die ichtyologische Fauna, die zum grössten Teil aus euryhalinen Arten, welche von den beiden Seen Salses-Leucate und Lapalme aus nach den Quellen streben, besteht.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEEM, A.A., 1954. Sur la flore algale de Font-Estramer. *Vie Milieu*, 4 (4) : 743-745.
- ARNAUD, P., 1961. Note préliminaire sur l'hydrologie de l'étang de Salses-Leucate (température, salinité). *R. et P.V. Com. Intern. Expl. Sc. Mer Médit.*, 16 (3) : 773-780.
- ARNAUD, P., 1966. Les salinités de l'étang de Salses-Leucate et le régime des eaux souterraines. A paraître : *C.I.E.S.M.M.* 20^e Assemblée, Bucarest, octobre 1966 : 2 p.
- BANCAL, A., 1953. Quelques caractéristiques de l'hydrologie souterraine du Languedoc méditerranéen. Publ. 1^{er} Congrès Intern. Spéléol. Paris, 2 : 122-126.

- BERNER, L., 1963. Sur l'invasion de la France par *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith). *Arch. für Mollusk.*, 92 : 19.
- BERTRAND, H., 1954. Les insectes aquatiques d'Europe. *Encyclopédie entomologique*, 30 et 31 : 556 et 547 pp.
- CORROY, G., C. GOUVERNET et collaborateurs, 1958. Les résurgences sous-marines de la région de Cassis. Monaco. *Bull. Institut Océanogr.*, n° 1131 : 36 pp.
- DENZOT, G., 1951. Les anciens rivages de la Méditerranée française. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 992.
- DESTOMBES, J.P., 1949. Les sondages de Fitou (Aude). Imprimerie Nationale. *Public. Bureau Recher. Géolog. et Géophys.*, n° 7 : 144 p.
- DOBY, J.M., A. CHABAUD, H.G. MANDHAL-BARTH, B. RAULT et H. CHEVALIER, 1965. Extension en Corse du Mollusque gastropode *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith) (Hydrobiidae). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2° série, 37 (5) : 833-843.
- DUBOIS, P., 1964. Les circulations souterraines dans les calcaires de la région de Montpellier. *Bull. du B.R.G.M.*, 31 pp.
- GÈZE, B., 1958. Sur quelques caractères fondamentaux des circulations karstiques. *Ann. spéléol.*, 13 (1-4) : 5-22.
- GOT, H., 1965. Contribution à l'étude géologique et hydrogéologique de la région de Feuilla-Fitou (Corbières) et de la Salanque (Roussillon). Thèse 3° cycle. Montpellier : 158 pp. et nb. docum.
- IMBEAUX, E., 1930. Essai d'hydrogéologie. Paris, Edit. Dunod : 704 pp. (Font-Estramer, p. 361).
- JALABERT, 1819. Géographie du département des Pyrénées-Orientales. Paris. Baudoïn Frères : 172 pp.
- LAFON, Cl. et P. ALAUSE, 1963. Recherches sur le *Theodoxus fluviatilis* L. du Bas-Languedoc : Ecologie et variations morphologique. *Vie Milieu*, 14 : 141-148.
- LAKSHMANAN, J., 1964. Essais de recherches d'une circulation karstique : Fontaine de Salses. Etude ronéotypée du Sce du Génie rural, Aude (Ministère Agriculture, 4 pp. avec 3 cartes).
- LAURENT, G., 1932. La végétation des terres salées du Roussillon. Paris, P. Lechevalier, 304 pp. (Font-Estramer, pp. 273-277).
- LE CALVEZ, J. et Y. LE CALVEZ, 1951. Contribution à l'étude des Foraminifères des eaux saumâtres. I. Etangs du Canet et de Salses. *Vie Milieu*, 2 (2) : 237-254.
- MARGALEF, R., 1953. Los crustaceos de las aguas continentales Ibéricas. Madrid, *Biologia de las Aguas Continentales*, 10 : 243 pp.
- MARS, P., 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu*, Suppl. 20 : 359 pp.
- MORETTE, A., 1964. Précis d'hydrologie. Paris, Masson et C^{ie}, édit. : 532 pp.
- PETIT, G., 1950. Présence d'*Hydrobia (Potamopyrgus) jenkinsi* Smith dans l'étang du Canet et des eaux environnantes. *Vie Milieu*, 1 (4) : 477-478.

- PETIT, G., 1955. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, 4 (4) : 569-604.
- PETIT, G. et D. SCHACHTER, 1959. Les étangs et lagunes du littoral méditerranéen français et le problème de la classification des eaux saumâtres. Venise. *Archives Océanogr. et Limn.*, 11 (suppl.) : 75-91.
- PETIT, G., 1962. Note sur l'écologie et la répartition de *Potamopyrgus jenkinsi* E.A. Smith (avec P. VEUILLEZ). 86^e Congrès Soc. Sav., Montpellier, 1961, p. 763-767.
- PETIT, G., 1968. Fluctuations d'une lagune : l'étang de Canet ou de Saint-Nazaire (Pyr.-Orientales) [avec F.-J. GAY]. *Ann. Soc. Hort. Hist. nat. Hérault*, 1^{re} partie, fasc. 4, p. 207-214, 1 carte.
- RAZAKANDISA, R.N., 1963. Etude écologique d'un cours d'eau : la Durancole. Thèse 3^e Cycle, Fac. Sc. Marseille. Doc. Ronéo de 66 pages (+ illustrations).
- REMANE, A. et C. SCHLIEPER, 1958. Die Biologie des Brackwassers. Coll. « Die Binnengewässer » de A. THIEMEMANN, 22 : 348 pp.
- RENAULT, P., 1958. Eléments de spéléomorphologie karstique. *Ann. spéléol.*, 13 (1-4) : 23-48.
- SCHOELLER, H., 1956. Géochimie des eaux souterraines (Application aux eaux des gisements de pétrole). Extraits de : *Revue de l'Institut Français du Pétrole et Annales des Combustibles liquides* (Année 1955). Editions Technip : 213 pp.
- SCHOELLER, M., 1963. Recherches sur l'acquisition de la composition chimique des eaux souterraines. Thèse Université de Lyon. Fac. Sciences : 231 pp.

Reçu le 1^{er} février 1968.

— 882 —

LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE

Caractérisé par un haut degré de recouvrement (800 à 1000 m²) la prairie à fétuque du Roussillon est considérée par H. Wobst comme une sous-espèce de la fétuque élevée, et si l'on admet son point de vue son nom scientifique serait : *Festuca elatior* L. ssp. *roussillonensis* (Schneid.) Hack.

LES PRAIRIES À FÉTUQUE DANS LA BASSE-PLAINE DU ROUSSILLON

par André DUBUIS
et Pierre SIMONNEAU

Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier
Direction de la Carte Ecologique de l'Entente Interdépartementale
pour la Démoustication du Littoral méditerranéen

INTRODUCTION

Dans la basse-plaine du Roussillon, au Sud de la Têt, les sols alluvionnaires, limono-argileux, à texture fine ou très fine et à nappe phréatique douce ou légèrement saumâtre voisine de la surface, sont occupés par le groupement à *Festuca arundinacea*, qui constitue des prairies de fauche ou des pâtures appréciées des ovins.

En raison de leur situation, immédiatement à l'arrière du cordon dunaire littoral, les prairies à fétuque, qui régressent en amont devant l'extension des cultures (vignobles, vergers de pommiers), sont en voie de disparition, car elles sont de plus en plus utilisées comme terrains de camping, après avoir été complantées de peupliers (*Populus robusta* Schneider).

Il importe donc d'étudier ce groupement végétal caractéristique des sols côtiers du Roussillon, qui traduit des conditions écologiques se rapprochant davantage de celles de l'habitat de l'Association à *Festuca arundinacea* d'Algérie que de celles du *Gaudinieto-Arrhenatheretum* Br. Bl. du Bas-Languedoc.

LOCALISATION GÉOGRAPHIQUE

Caractérisée par un haut degré de recouvrement (800 à 100 %), la prairie à fétuque du Bas-Roussillon est confinée sur des sols basiques, à altitude moyenne inférieure à 10 m au-dessus du niveau de la mer.

Presque tous les peuplements se trouvent à l'Est de la R.N. 114, dans les basses vallées ou la partie inférieure des aires d'épandage des torrents côtiers suivants, énumérés du Sud vers le Nord :

— La Massane, jusqu'à la cote + 7,50 m; soit à l'Est d'Argelès-sur-Mer.

— La Ribérette, jusqu'à la cote de + 10 m. Dans cette région, six parcelles (4 ha environ), occupées par le groupement à *Festuca arundinacea*, se maintiennent encore à l'Ouest de la R.N. 114.

— Le Tech, jusqu'à la cote + 3,50 m.

— Le Ruisseau de Saint-Cyprien, jusqu'à la cote 5 m.

— Le Fosseille, jusqu'à la cote + 7,50 m, soit à l'Est du Mas Llense.

— Le Cargarell, jusqu'à la cote + 5 m. Dans cette vallée, très étroite la route Canet-Village - Mas Llaro constitue la limite orientale de leur extension.

Au Nord de la Têt, la mise en culture intensive de la basse plaine de la Salanque a provoqué la disparition presque totale du groupement.

Quelques témoins, très dégradés, existent encore en bordure Est de la partie aval du canal de la Salanque, au-dessous de la cote + 1,50 m.

Enfin, dans les dépressions fermées de l'intérieur du Roussillon (Villeneuve-de-la-Raho, Canohès, Nyls, Bages, Montescot), toutes situées au Sud de la Têt et à l'Est de la R.N. n° 114, le groupement à *Festuca arundinacea* occupe des surfaces appréciables où il subit souvent des modifications dues aux variations des conditions du milieu : généralement accentuation de l'halophilie ou de la xérophilie, par suite de l'importance des oscillations du niveau de la nappe phréatique.

LA FÉTUQUE ROSEAU

CARACTÈRES BOTANIQUES SOMMAIRES

La Fétuque roseau : *Festuca arundinacea* Schreb. (synonymes : *F. interrupta* Desf., *F. littoralis* Wahn) a été considérée par HACKEL comme une sous-espèce de la Fétuque élevée, et, si l'on adopte son point de vue, son nom scientifique serait : *Festuca elatior* L. ssp. *arundinacea* (Schreb.) Hack.



FIG. 1. — Carte des prairies à Fétuques entre le grau de la Massane au Sud et la Riberette au Nord.

C'est une plante vivace à souche rampante brièvement stolonifère dont les chaumes robustes, érigés de couleur vert foncé, peuvent dépasser 1,50 m de hauteur. Les feuilles planes, larges de 5 à 10 millimètres, à bords rudes, ont une longueur variant de 15 à 35 centimètres; elles sont munies d'une ligule très courte, parfois presque inexistante et de deux brèves oreillettes.

L'inflorescence est une panicule lache, étalée à la floraison, mesurant de 20 à 40 centimètres. Les rameaux de la panicule portent des épillets brièvement pédonculés plus ou moins elliptiques ou oblongs lancéolés, longs de 11 à 15 millimètres et renfermant de 4 à 8 fleurs. Les glumes sont légèrement inégales, la supérieure étant plus large; la lemme ou glumelle inférieure est acérée, parfois aristée.

Elle diffère de la Fétuque élevée proprement dite par sa souche rampante et non cespiteuse, par ses anciennes gaines foliaires coriaces, non fibreuses, et ses limbes plus nettement auriculés à la base, ainsi que par sa panicule plus grande dont les ramifications inférieures portent toutes plusieurs épillets, ces derniers étant plus comprimés que dans la Fétuque élevée. La floraison de la Fétuque roseau a lieu de mai à juillet. A l'épiaison le chaume devient ligneux mais cela n'empêche pas la consommation sur place des feuilles sèches par les herbivores.

BIOLOGIE ET COMPORTEMENT DANS LE BAS-ROUSSILLON

Festuca elatior ssp. *arundinacea* est une plante à grand développement, résistante au froid et à une sécheresse temporaire, peu exigeante en chaleur, qui tolère des teneurs élevées en Sodium échangeable.

Elle croît dans les prairies naturelles permanentes et dans les stations fraîches.

La fétuque élevée appartient au cortège de la végétation marécageuse où sa présence peut indiquer l'existence d'un sol salé à alcali, généralement à mouvement oblique de la nappe phréatique superficielle.

Dans la basse plaine du Roussillon, le groupement à *Festuca arundinacea*, qui occupe actuellement 120 ha environ, n'est certainement pas spontané.

Son installation et surtout son extension, qui fut beaucoup plus importante au début du siècle, sont le fait de l'homme qui trouvait dans la prairie à fétuque le fourrage nécessaire à l'alimentation de ses troupeaux.

En effet, dès que le colmatage naturel des lagunes littorales par les crues des torrents côtiers a été suffisant, les sols salins côtiers hydromorphes ont été d'abord protégés contre les hautes eaux de la mer ou de l'étang et drainés superficiellement.

Ensuite, ils ont été arrosés régulièrement avec des eaux douces afin d'accélérer le processus de désalinisation de l'horizon supérieur que les eaux pluviales avaient amorcé lorsque les submersions salines ne se sont plus produites.

Les arrosages ont permis aux thérophytes de se développer à l'intérieur de la végétation primitive à base de Salsolacées buissonnantes (*Salicornietum fruticosae* Br. Bl., principalement).

Celles-ci ont regressé au fur et à mesure que la salinité diminuait et que l'hydromorphie augmentait.

La désalinisation s'accroissant, le groupement à *Festuca arundinacea* a pu s'implanter et se développer chaque fois que :

1°) La nappe phréatique superficielle douce ou légèrement saumâtre a conservé un niveau élevé assurant à l'horizon supérieur du sol une humidité favorable à l'évolution de la graminée.

2°) sous les alluvions limono-argileuses, s'est trouvée une couche perméable à une profondeur inférieure ou voisine de 1 m. Il s'agit, en général, de sable gris laguno-marin à *Cardium edule*, qui est gorgé d'eau.

3°) des arrosages copieux et fréquents, effectués avec des eaux douces, ont pu être donnés pour :

- enrayer les phénomènes saisonniers de salinisation causés
- par la chaleur ou par les vents desséchants (tramontane), qui accélèrent l'ascension capillaire,
- diluer les sels de la nappe phréatique et maintenir son niveau élevé.

La prairie à fétuque est devenue exploitable, lorsque le système d'arrosage fonctionnant, les buissons de salsolacées pérennantes ont été arrachés.

Par la suite, au cours des siècles, les amendements, le fauchage et le pâturage ont déterminé, en combinaison avec la pratique régulière d'irrigations par submersion, la formation de ce type de prairie à grande homogénéité floristique et écologique.

Actuellement, 80 ha de prairies à fétuque sont encore exploités dans la région d'Argelès-sur-Mer.

En 1966, 4 arrosages par submersion et 2 coupes ont été effectués aux dates suivantes :

- 1^{er} irrigation : 15 mars
- 2^e irrigation : fin avril - début mai
- 1^{er} coupe : fin juin - début juillet
- 3^e irrigation : fin juillet
- 4^e irrigation : fin août
- 2^e coupe : fin octobre - novembre.

En année pluvieuse, il n'est donné qu'un seul arrosage avant chaque coupe.

Dans les parcours extensifs, qui ne sont pas arrosés, la fétuque élevée est pâturée dès la reprise de la végétation automnale.

Dans les prairies irriguées, le pâturage se prolonge pendant tout l'été. Il est arrêté dès janvier, lorsque la production du foin est recherchée.

Le fauchage est effectué au début de l'épiaison, en mai-juin, avant que les feuilles ne se lignifient. Plus tard, on obtient un fourrage grossier, peu prisé des animaux.

La production paraît être de l'ordre de 40 à 50 qx de foin à l'ha.

ÉTUDE PHYTOSOCIOLOGIQUE DU GROUPEMENT A *FESTUCA ARUNDINACEA*

En 1966, 25 relevés (surface : 50 m²) ont été effectués de mai à juillet inclus, selon la méthode Zuricho-montpelliéraine, dans de nombreuses parcelles occupées par des prairies à fétuque encore exploitées :

Relevé n° 1. — Situation : prairie au Nord de la route de Saint-Cyprien. — Sol : limono-argileux, à texture très fine, humide. — Exposition : terrain plat. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 2. — Situation : prairie à l'Est de la route de Saint-Cyprien-Plage à Saint-Cyprien. — Sol : limono-argileux, à texture fine, très humide, avec débris végétaux en surface. — Exposition : légère dépression. — Degré de couverture de la végétation : 90 %.

Relevé n° 3. — Situation : Prairie à l'Ouest de R.N. 114 et au Sud de la Riberette. — Sol : limono-argileux à texture fine, très fine. — Exposition : Est. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 4. — Situation : prairie à l'Est du camping « La Sirène » à Argelès-sur-Mer. — Sol : limono-argileux, à texture très fine. — Exposition : Ouest. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 5. — Situation : Prairie à l'Est de la route du Mas Larrieu. — Sol : limoneux, à texture fine, frais. — Exposition : Est. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 6. — Situation : prairie à 600 m au Nord-Est de la précédente. — Sol : limono-argileux, à texture très fine, mouillé. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 7. — Situation : Prairie à l'Est du carrefour de la route du Mas Larrieu (région Argelès-sur-Mer). — Sol : limono-argileux, frais. — Exposition : Est. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 8. — Situation : Prairie située à 100 m au Sud de la précédente. — Sol : limono-argileux, à texture très fine, mouillé. — Exposition : Sud-Est. — Degré de couverture de la végétation : 90 %.

Relevé n° 9. — Situation : Prairie Bouix à Argelès-sur-Mer. — Sol : limono-argileux, à texture fine, frais. — Exposition : Sud-Est. — Degré de couverture de la végétation : 90 %.

Relevé n° 10. — Situation : Prairie située en rive gauche du Cagarell et à l'Est de la route de Canet-Village à Cabestany. — Sol : limono-argileux, à texture fine, frais. — Exposition : Est; pente très faible vers le marais de l'Esparrou. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 11. — Situation : Prairie située en rive gauche du Cagarell et au Nord-Ouest de la route de Canet-Village à Saint-Nazaire. — Sol : limono-argileux, frais. — Exposition : Est; pente très faible vers le marais de l'Esparrou. — Degré de couverture de la végétation : 90 %.

Relevé n° 12. — Situation : Prairie située à 100 m au Sud-Est de la précédente. — Sol : limono-argileux, frais. — Exposition : Est; pente faible vers le marais de l'Esparrou. — Degré de couverture de la végétation : 90 %.

Relevé n° 13. — Situation : Prairie au Sud-Ouest de la route de Canet-Village à Saint-Nazaire. — Sol : limono-argileux, raviné et longuement submergé en octobre 1965. — Exposition : Est; pente vers le marais de l'Esparrou. — Degré de couverture de la végétation : 90 %.

Relevé n° 14. — Situation : Prairie située en rive gauche du Cagarell et à l'Est de la route de Canet-Village à Saint-Nazaire. — Sol : limono-argileux, très raviné par les crues d'octobre 1965. — Exposition : Est; pente vers le marais de l'Esparrou. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 15. — Situation : Prairie située en rive droite du Cagarell et à l'Est de la route de Canet-Village à Saint-Nazaire. — Sol limoneux, à texture très fine. — Exposition : Est; pente vers le marais de l'Esparrou. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 16. — Situation : Prairie du Mas Comte, à l'Ouest de la route de Canet-Village à Saint-Nazaire. — Sol : argilo-limoneux à texture très fine, mouillé. — Exposition : Est; pente assez forte vers l'étang de Saint-Nazaire. — Degré de couverture de la végétation : 85 %.

Relevé n° 17. — Situation : Prairie située en rive droite de la Fosseille et à l'Ouest de la butte pliocène de Saint-Nazaire. — Sol : limoneux, à texture fine, frais. — Exposition : Nord-Est. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 18. — Situation : Prairie située au Nord du chemin d'Ale-nya à l'Étang de Saint-Nazaire. — Sol : limono-argileux, à texture fine, très frais. — Exposition : Est. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 19. — Situation : Prairie située au Sud de la route d'Argelès-sur-Mer à Argelès-Plage. — Sol : limoneux, à texture fine, frais. — Exposition : Sud-Est. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 20. — Situation : Bassin fermé de Llupia : partie Nord de la Prade. — Sol : limono-argileux, à texture très fine. — Exposition : Sud. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

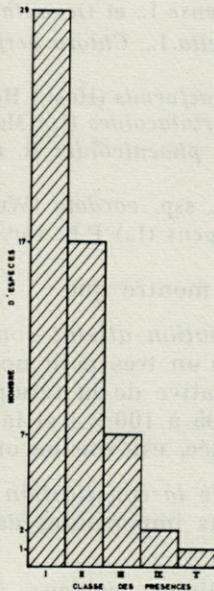
Relevé n° 21. — Situation : Bassin fermé de Llupia; partie centrale de la Prade. — Sol : argilo-limoneux, à texture fine, frais. — Exposition : Sud-Ouest. — Degré de couverture de la végétation : 90 %.

Relevé n° 22. — Situation : Bassin fermé de Llupia, partie Sud de la Prade. — Sol : argilo-limoneux, à texture très fine, frais. — Exposition : Nord-Ouest. — Degré de couverture de la végétation : 90 %.

Relevé n° 23. — Situation : Prairie située à l'Est de la route de Saint-Cyprien à Uston. — Sol : argilo-limoneux, à texture fine, humide. — Exposition : Est; pente vers l'Aygal. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

TABLEAU N° 2

L'examen du diagramme des présences montre que le groupement à Festuca arundinacea Schreb. est homogène, abondamment pourvu en plantes sociales. Dans sa phase optimale, en fin de printemps, il recouvre donc totalement son aire d'habitat.



Relevé n° 24. — Situation : Prairie située au Sud de la route de Saint-Cyprien à Uston. — Sol : limono-argileux, à texture fine, humide. — Exposition : Sud. — Degré de couverture de la végétation : 100 %.

Relevé n° 25. — Situation : Prairie situé au Nord de la route d'Alenya à Uston. — Sol : limono-argileux, à texture très fine, humide. — Exposition : Sud-Est. — Degré de couverture de la végétation : 90 %.

En plus des espèces énumérées dans le tableau n° 1, on rencontre une fois dans le relevé :

- n° 1 : *Juncus acutus* L. et *Carex vulpina* L.
- n° 2 : *Mentha aquatica* L., *Galium palustre* L. ssp. *constrictum* (Chaub.), *Juncus glaucus* Ehrh. et *Bromus racemosus* L.
- n° 3 : *Plantago lagopus* L.
- n° 4 : *Aristolochia clematitis* L.
- n° 6 : *Bellis annua* L.
- n° 7 : *Cirsium lanceolatum* (L.) Hill. ssp. *crinitum* (Boiss.).
- n° 8 : *Chrysanthemum leucanthemum* L.
- n° 9 : *Ranunculus sardous* Crantz, *Melilotus indicus* (L.) All., *Anagallis arvensis* L., *Medicago hispida* Gaertn var. *denticulata* Willd, *Alopecurus agrestis* L., *Lepturus incurvatus* (L.) Trin et *Spergularia bocconeii* (Soleirol) Stued.
- n° 12 : *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Anthemis mixta* L. et *Oenanthe silaifolia* M. Bieb. ssp. *media* Griseb.
- n° 13 : *Sinchus oleraceus* L., *Lathyrus cicera* L. et *Avena sterilis* L.
- n° 14 : *Equisetum arvense* L. et *Oenanthe fistulosa* L.
- n° 15 : *Narcissus tazetta* L., *Chlora perfoliata* L. et *Ophrys apifera* Huds.
- n° 16 : *Glyceria festucaeformis* (Host.) Heynth., *Inula crithmoïdes* L. et *Obione portulacoïdes* (L.) Moq.
- n° 17 : *Brachypodium phoenicoïdes* R. et Sch. et *Equisetum palustre* L.
- n° 19 : *Vicia sativa* L. ssp. *cordata* (Wulf) et *Carex histal*.
- n° 21 : *Agropyrum repens* (L.) P.B. var. *littoreum* (Schum) Ry.

L'étude des relevés montre que :

1°) *Lorsque l'Association atteint son développement optimal*, elle ne renferme plus qu'un très petit nombre d'espèces en raison de la prolifération végétative de la fétuque. Elle a alors un haut degré de recouvrement (95 à 100 %) et la hauteur moyenne, en fin d'évolution de la graminée, est voisine ou supérieure à un mètre.

2°) *Les variations de la constitution physico-chimique* du sol provoquent des variations importantes dans la composition floristique du groupement :

A) La présence de limons sableux, à texture fine, faiblement halophiles, permet le maintien d'un certain nombre d'espèces de l'ancienne végétation littorale.

Ce sont :

Tetragonolobus siliquosus (L.) Roth, *Lotus corniculatus* L., *Althaea officinalis* L., *Plantago crassifolia* Forsk; etc...

Toutes tolèrent des sols humides et légèrement salés.

B) *L'augmentation du taux d'argile favorise l'extension des espèces suivantes :*

Melilotus sulcatus Desf ssp. *segetalis* (Brot), *Melilotus indicus* (L.) All, *Plantago coronopus* L., etc...

3°) *La persistance d'une certaine salinité*, entretenue par l'évapo-transpiration de la nappe phréatique saumâtre, voisine de la surface du sol, assure le maintien de quelques témoins de la végétation halophile, qui occupaient primitivement les sols salins côtiers.

A) *Une salinité très faible*, relativement généralisée, se traduit par la présence de *Limonium vulgare* (L.) Miller. Bien que presque toujours dispersés dans toute la prairie, les individus ont tendance à se concentrer dans les taches salées saisonnières où les accumulations superficielles de sel se produisent pendant la saison chaude ou les périodes de vent desséchant (tramontane).

Après la fauche de juillet-août, la prairie à fétuque peut alors prendre une belle couleur violine due aux inflorescences de la plomaginacée.

B) *Une salinité, plus accentuée, en taches circulaires ou plus souvent linéaires*, localisées dans de légères dépressions ou sur des lentilles d'éléments fins ou très fins (argiles - limons) permet l'établissement des espèces suivantes : *Obione portulacoides* (L.) Moq. *Atriplex hastatus* L. var., *salinus* Wallr, *Hordeum maritimum* With, *Plantago coronopus* L.

Pendant l'été, après la coupe de juillet, la teneur en sel de l'horizon superficiel du sol, peut alors être très élevée, comme le montre le profil suivant, relevé dans une prairie à fétuque, située à l'Est d'Alénya, et à 800 m de l'Etang de Saint-Nazaire.

- 0 - 0,05 m : Limons fins argileux avec efflorescences salines
14,85 g/ClNa par kg de terre sèche
pH : 8,10.
- 0,05 - 0,50 m : Limon fin argileux jaunâtre
6,270 g/ClNa par kg de terre sèche
pH : 8,10.
- 0,50 - 1,00 m : Limon sableux jaunâtre
4,290 g/ClNa par kg de terre sèche
pH : 8,10.
- 1,00 - 1,20 m : Sable limono-argileux
2,550 g/ClNa par kg de terre sèche
pH : 8.

La nappe phréatique saumâtre (4,680 g/l/ClNa) se stabilise à 0.65 m de la surface du sol.

Lorsque l'humidité augmente (dépressions limono-argileuses superficielles), il peut s'installer les espèces suivantes : *Suaeda*

maritima (L.), Dumort, *Inula crithmoïdes* L.; *Spergularia boconei* (Soleirol) Steud, *Glyceria festucaeformis* (Host) Heynh, *Sonchus maritimus* L., *Aster tripolium* L., *Plantago crassifolia* Forsk, *Atriplex hastatus* L. var. *salinus* Wallr.

Les salsolacées annuelles occupent toujours le centre des dépressions.

Le profil suivant, relevé après la coupe de juillet, dans une prairie située dans la même région que la précédente, montre que :

— la salinité de l'horizon superficiel du sol est importante, après évaporation de la totalité des eaux sauvages qui s'étaient accumulées dans la dégression;

— l'humidité du sol reste grande, en raison de la hauteur du niveau phréatique.

0 - 0,05 m : Limon fin argileux avec début de destructuration
22,400 g/ClNa par kg de terre sèche
pH : 8,10.

0,05 - 0,85 m : Limon argileux gris, humide
3,510 g/ClNa par kg de terre sèche
pH : 8.

0,85 - 1,20 m : sable gris-bleu fluvio-marin, gorgé d'eau
2,925 g/ClNa par kg de terre sèche
pH : 8,10.

La nappe phréatique saumâtre (5,265 g/l/ClNa) se stabilise à 0,50 de la surface du sol.

4°) *L'hydromorphie douce superficielle* joue un rôle important.

A) *Une humidité, prolongée mais faible détermine* l'installation :

a) en sols limoneux ou limono-argileux de : *Rumex crispus* L., *Rumex acetosa* L., *Linum angustifolium* Huds.

Les individus sont dispersés dans l'ensemble de la prairie :

b) en sols limono-argileux, à texture moyenne, de *Rumex acetosella* L., *Linum angustifolium* Huds, *Linum maritimum* L.

Les sujets ont tendance à se grouper dans les stations ou le sable d'origine marine, parfois légèrement plus salé et plus sec que le terrain voisin, domine.

B) *Une humidité généralisée, moyenne, se traduisant par des flaques persistantes pendant l'automne et l'hiver, fait apparaître :*

Equisetum arvense L. (Sols sablo-limoneux), *Potentilla reptans* L., *Ranunculus acer* L., *Ranunculus sardous* Crantz, *Ranunculus bulbosus* L., *Carex divisa* Huds, *Aster tripolium* L.

C) Une humidité généralisée et forte (la prairie est inondée fréquemment) est indiquée par les espèces hygrophiles suivantes :

Cyperus badius Desf., *Scirpus holoschoenus* L., *Juncus maritimus* Lamk., *Juncus subulatus* Forsk, *Sonchus maritimus* L., *Scirpus maritimus* L., *Juncus acutus* L., *Juncus gerardi* Lois, *Phragmites communis* Trin.

La plupart de ces espèces constituent alors des colonies, qui deviennent de plus en plus denses et étendues, si la prairie est mal entretenue.

LA DÉGRADATION DE LA PRAIRIE A FÊTUQUE

Dans le bas-Roussillon, les prairies à fêtuque irriguées méthodiquement ne se rencontrent plus maintenant que dans la région d'Argelès et au Nord-Ouest de Saint-Cyprien.

L'abandon de ce mode d'exploitation des sols salins côtiers est dû à :

- La disparition totale de la traction animale. Dans presque toutes les fermes, le tracteur a remplacé le cheval.
- La régression de l'élevage ovin. Ne trouvant que très difficilement des bergers, les agriculteurs pratiquent l'élevage de l'agneau en stabulation.
- L'extension des cultures riches (vergers, vignobles, maraîchages) qui se fait sur les prairies d'amont, depuis longtemps assainies où parfois sont enregistrés des échecs, car les aménagements n'avaient pas été conçus pour la réalisation des cultures irriguées.
- L'importance de plus en plus grande prise par le camping, qui permet d'utiliser pendant les mois d'été, les prairies les plus basses, souvent inondées longuement en hiver, après les avoir complantées en peupliers.

Les prairies abandonnées, en attendant d'être aménagées en terrain de camping ou de cultures, sont de plus en plus étendues. Il est donc intéressant d'observer leur évolution.

Le défrichement peut aboutir rapidement à un échec, si les travaux primitifs d'assainissement ne sont pas suffisants.

Dans ce cas, après deux ans environ, la mise en culture cesse et des peuplements denses de *Lolium rigidum* Gaud. occupent le terrain. Ils peuvent se maintenir pendant plusieurs années, évoluant peu à peu vers un groupement post-cultural, légèrement

halophile, caractérisé par :

Beta maritima L., *Spergularia marginata* Kittel, *Plantago coronopus* L.

Cette évolution est fréquente dans les sols limono-sableux, à texture fine, qui, relativement secs, présentent des traces de salinité.

L'abandon de la prairie détermine une régression de la graminée au profit d'espèces mieux adaptées aux conditions du milieu qui ne sont plus celles d'origine. En effet, les aménagements réalisés pour implanter et maintenir la prairie sur les sols salins côtiers ont toujours modifié le biotope, réduisant l'action des facteurs dominants; l'halophilie et l'hydromorphie.

a) *L'arrêt de l'irrigation* entraîne une diminution de l'hydromorphie, qui permet par suite de la sécheresse relative du sol, l'installation des espèces plus xérophiles suivantes :

— en sols limono-argileux : *Lolium rigidum* Gaud,

— en sols limono-argileux, légèrement salés : divers *Agropyrum*, particulièrement *A. acutum* R. et Sch., qui constituent des colonies, très denses, généralement séparées les unes des autres par des peuplements d'*Agrotis alba* L. ssp. *maritima* (Lamk.),

— en sols argilo-limoneux ou limono-argileux secs : *Brachypodium phoenicoides* R. et Sch.

b) *La constance d'une forte humidité entre les périodes de submersion* causée soit par les débordements des torrents côtiers, dont les lits sont toujours mal définis dans la partie inférieure, soit par les précipitations, dont les eaux s'accumulent à la surface des terres « battantes », se produit dans les prairies d'aval, chaque fois que le réseau de collatures n'est plus entretenu.

Il s'installe alors les espèces hygrophiles suivantes :

— *Scirpus holoschoenus* L.; en touffes isolées,

— *Juncus acutus* L., en touffes isolées,

— *Matricaria chamomilla* L., en individus dispersés,

— *Samolus valerandi* L., en individus dispersés,

— *Rumex acetosa* L., en individus répartis sur l'ensemble de la prairie,

— *Juncus gerardi* Lois, en colonies très denses,

— *Phalaris arundinacea* L.,

— *Phragmites communis* Trin.

Dans ces prairies humides, le niveau de la nappe souterraine, qui renferme toujours moins de 0,250 g/l/ClNa, est très voisin de

la surface du sol; il oscille, en effet, entre 0 et 0,45 m pendant la saison sèche.

C) *L'augmentation de l'halophilie*, consécutive à la suspension des arrosages en milieu sec, pendant l'été, fait apparaître : *Spergularia marginata* Kittel; *Atriplex hastatus* L. var. *salinus* Wallr; *Polygonum maritimum* L.; *Obione portulacoïdes* (L.) Moq.; *Inula crithmoïdes* L.; *Lepturus incurvatus* (L.) Trin; *Frankenia pulverulenta* L.; *Lepidium draba* L.; *Suaeda maritima* (L.) Dumort, qui est souvent associée dans les dépression à *Aster tripolium* L.

La nappe phréatique, très voisine de la surface, titre alors plus de 2,5 g/l/ClNa, même pendant les périodes hivernales pluvieuses.

La végétation halophile, d'abord localisée dans les dépressions limoneuses relativement humides et sur les reliefs constitués par des éléments argilo-limoneux très fins, fonctionnent comme mèches aspirantes vis-à-vis de la nappe phréatique superficielle saumâtre en périodes sèches et chaudes ou ventées, prend rapidement de l'extension dès que le salant, dont le développement n'est plus freiné par les arrosages, envahit les terrains. Les touffes de *Festuca arundinacea* ont tendance à s'individualiser, car seules, les plus vigoureuses, résistent aux effets du sel. Le peuplement devient diffus et il peut même disparaître pour faire place à un pré salé.

CONCLUSION

Dans la basse-plaine du Roussillon, le groupement à *Festuca arundinacea*, qui évolue sous un des climats les plus arides de France, diffère nettement de la sous-association *Narcissetosum* Br-BI, du *Gaudinieto-Arrhenatheretum* Br-BI.

Les deux groupements, exploités par l'homme de la même manière, sont établis sur des sols hydromorphes, basiques et à nappe phréatique élevée.

La différenciation provient :

1) De la situation topographique. Le *Narcissetosum* se maintient jusqu'à une altitude de 150 m, tandis que le groupement à *Festuca arundinacea* ne se rencontre guère actuellement au-dessus de 10 m.

2) Des conditions climatiques. Le groupement à *Festuca arundinacea* est adapté à un climat plus chaud, à pluviométrie voisine de 500 mm/an.

3) De leur origine. Pour BRAUN-BLANQUET (1952), le *Narcissetosum* occuperait la place des anciennes forêts de feuillus : *Populetum albae* (Br. Bl.) Tchou. Il est à peu près certain que le groupement à *Festuca arundinacea* peuple l'habitat des salsolacées pérennantes que des apports alluvionnaires et surtout des submersions d'eau douce ont assaini lentement au cours des siècles.

Le groupement à *Festuca arundinacea* est, par contre, très voisin de l'association à *Festuca arundinacea*, reconnue dans la plaine des Bordjias, en Algérie, où elle occupait, en 1960, près de 3 000 ha.

Dans cette région, son extension était également la conséquence du travail de l'homme, qui utilisait les prairies à fétuque comme pâturages d'embouche ou pour la production de fourrages naturels.

L'Association est installée sur des terrains alluvionnaires renfermant 2 à 4 g/ClNa par kg de terre sèche dans l'horizon 0 - 0,50, visité par l'enracinement de la graminée, et à sous-sol perméable : sable jaune « boulant » titrant de 1 à 2 g/ClNa par kg de terre sèche, localisé à 1 m de profondeur au maximum.

A l'origine, ces sols étaient des solontchaks vivants appartenant au type prairies à soudes. Ils étaient alors occupés par l'association à *Suaeda fruticosa* et *Sphenopus divaricatus* Guinochet, qui constituait un pâturage extensif chaque fois que le tapis interstitiel de thérophytes était riche en graminées ou légumineuses.

Pour augmenter sa valeur fourragère, des arrosages étaient donnés chaque hiver, afin de favoriser le développement de la végétation intercalaire.

La multiplication des irrigations, effectuées avec des eaux peu minéralisées (moins de 1 g/ClNa), déterminait peu à peu la régression des salsolacées buissonnantes, dont les derniers témoins étaient arrachés au début de la mise en exploitation, et l'installation de l'association à *Festuca arundinacea*, dont le degré de recouvrement était toujours voisin de 100 %.

Une hydromorphie trop prolongée pouvait provoquer en un ou deux ans l'implantation d'un peuplement pur de *Juncus* (*J. maritimus* Lamk et *J. subulatus* Forsk.). La durée de la submersion demeurait toutefois insuffisante pour que le degré de couverture puisse dépasser des valeurs comprises entre 10 et 30 %. Cette faiblesse permettait au sol de prendre un aspect estival rappelant celui des takyrs de l'Asie centrale.

Une évolution comparable n'a jamais été observée dans les groupements à *Festuca arundinacea* de la basse-plaine du Rousillon, en raison des conditions climatiques très différentes.

Enfin, les taches salées, qui sont toujours de faible surface, ne sont faciles à repérer qu'après la deuxième coupe, en octobre-novembre, lorsque *Aster tripolium* L. est fleuri. Elles constituent toujours des gîtes larvaires actifs à culicidés halophiles (*Aedes caspius*). La fréquence des irrigations (tous les 5 jours) a permis d'enregistrer jusqu'à 17 fonctionnements en une seule campagne estivale. L'observation a été faite sur une quarantaine d'hectares de prairies à fétuque, tous situés à proximité de la station balnéaire d'Argelès-sur-Mer.

Il est donc très important pour les Services de la Démoustication de contrôler soigneusement les peuplements à *Festuca arundinacea*, qui sont exploités, et de repérer aussi exactement que possible les taches de végétation halophile, afin de pouvoir organiser une lutte pratiquement ponctuelle.

SUMMARY

The Meadow Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.), which formerly were spreading on the most important part of the littoral zone in the low plain of Roussillon (south of the river Tet), are in process of disappearing on account of breeding repression and camping extent.

In 1967 they were only occupying 50 ha, mainly in the region of Argelès-sur-Mer, where the permanent meadows were still well kept and regularly irrigated. The area habitat of the *Festuca arundinacea* group, specified by a range of phytosociologic surveys carried out during the optimal vegetation period, shows the upper limit of the saline coastal grounds where the presence of salt may interfere with an intensive culture. Nevertheless, the irrigation practice accelerates the desalting process.

This group differs from the sub-grouping *Narcissotosum* Br.-Bl., 1931, known in the Bas-Languedoc by its localisation on fine or very fine slightly salted deposits situated either in the low plain, on a level lower than + 10 meters, or inland in closed ponds. It also differs in the presence of a slightly brackish ground water level, close to the ground surface in each season, and particularly with a warmer climate of low pluviometry (less than 500 mm).

These peculiar environment conditions bring the *Festuca arundinacea* group of Bas-Roussillon very close to the association of *F. arundinacea* from the low plains of Oranie in Algeria (Macta, Mina, Bas-Cheliff) (P. SIMONNEAU, 1952) where its extension was due to man's action.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAUN-BLANQUET, J., N. ROUSSINE et R. NEGRE, 1952. Les groupements végétaux de la France Méditerranéenne : 126 p.
- GUINOCHET, M., 1951. Contribution à l'étude phyto-sociologique du Sud tunisien. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, décembre 1951 : 131-153.
- SIMONNEAU, P., 1952. La végétation halophile de la plaine de Perregaux (Oran) : 131 p.
- SIMONNEAU, P., 1953. Note préliminaire sur la végétation des sols salés d'Oranie. *Annales de l'I.N.R.A.*, (3) : 426-431.

Reçu le 11 janvier 1968.

SUMMARY

The Meadow Fescue (*Festuca arabum* Schreb.), which formerly was spreading on the most important part of the littoral zone in the low plain of Bousaïbia (south of the river Taf), are in process of disappearing on account of breeding regression and grazing extent.

In 1967 they were only occupying 50 ha. mainly in the region of Ardzou-sur-Mer, where the permanent meadows were still well kept and regularly irrigated. The area habitat of the *Festuca arabum* group, specified by a range of phytosociologic surveys carried out during the optimal vegetation period, shows the upper limit of the saline coastal grounds where the presence of salt may interfere with an intensive culture. Nevertheless, the irrigation practice accelerates the desalting process.

This group differs from the sub-grouping *Vetulastrum* Br.-Bl., known in the Bas-Banahouch by its localisation on fine or very fine slightly salted deposits situated either in the low plain on a level lower than + 10 meters or inland in closed ponds. It also differs in the presence of a slightly brackish ground water level close to the ground surface in each season and particularly with a warmer climate of low pluviometry (less than 500 mm).

These peculiar environment conditions being the *Festuca arabum* group of Bas-Banahouch very close to the association of *P. arabum* from the low plain of Oranie in Algeria (M. Ch. Min. Bas-Chénou, P. Steiner, 1952) where the extension was due to man's action.

ANALYSE D'UNE STRUCTURE RÉGIONALE DE MODÈLES BIO-GÉOGRAPHIQUES (1)

par Michel PHIPPS

Laboratoire d'Agronomie, Ecole Nationale Supérieure Agronomique
Faculté des Sciences de Toulouse, France

SOMMAIRE

L'auteur procède à l'analyse multivariante de 35 paysages du Razès (France) représentés par autant de modèles biogéographiques locaux. L'analyse montre la structure de la distribution géographique de l'utilisation du sol, s'organisant autour de 3 tendances biogéographiques principales.

Principe et méthode de l'analyse de structure d'un paysage local ont été exposés dans deux publications antérieures (PHIPPS, 1966 et 1968). Ces considérations préliminaires conduisent au concept de modèle biogéographique qui résulte de l'extension de p_{ij} , probabilité d'observer le mode d'utilisation du sol j dans le type de station i , à

$$— j = 1, 2 \dots \dots \dots m$$

$$— i = 1, 2 \dots \dots \dots n$$

m étant le nombre total des modes (ou états) d'utilisation du sol distingués et n le nombre total des types de stations différenciés.

(1) Ce travail constitue, avec les travaux de l'auteur cités en référence, l'essentiel d'une thèse de Doctorat d'Etat (Sc. Nat.) présentée à la Faculté des Sciences de Toulouse en 1969, et enregistrée au Centre National de la Recherche Scientifique sous le n° A.O. 2 401.

Il prend donc la forme matricielle suivante :

$$\begin{array}{lll} P_{11} & \dots\dots\dots & P_{1j} & \dots\dots\dots & P_{1m} \\ P_{n1} & \dots\dots\dots & P_{ij} & \dots\dots\dots & P_{im} \\ P_{n1} & \dots\dots\dots & P_{nj} & \dots\dots\dots & P_{nm} \end{array}$$

Chaque ligne représente le *profil d'utilisation du sol* attaché à un type de station. L'ensemble des types de stations différenciés constitue le *schéma stationnel* du paysage.

Ce schéma est établi en fonction de la structure du paysage local. Selon la nature et le nombre des facteurs déterminant celui-ci, des ensembles sont formés de telle sorte qu'à l'intérieur de chacun d'eux, les sites subissent de la part des facteurs des contraintes identiques. Cela revient à dire qu'au sein de chaque type, le déterminisme de l'utilisation du sol est uniforme, et que, par voie de conséquence, la probabilité d'y observer un certain mode d'utilisation est, au caractère aléatoire près, *une constante du paysage*.

En résumé, on peut dire : *Connaissant les facteurs qui régissent localement la distribution des modes d'utilisation du sol, on peut différencier un nombre restreint de types de stations à l'intérieur desquels, tout site aura les mêmes probabilités d'être affecté des différents modes d'utilisation distingués.*

La matrice $[p_{ij}]$ est une reconstitution à la fois complète, simple, numérique et synthétique du paysage local, méritant ainsi le nom de *modèle biogéographique* (1) (CHORLEY, 1964).

Il découle de ces notions que deux paysages possédant des structures identiques, auront des schémas stationnels eux-mêmes identiques. Cela veut dire que tout type de station de l'un d'eux, aura son *homologue* dans l'autre.

Malgré cela, ils pourront *éventuellement* être dissemblables si leurs *profils d'utilisation du sol homologues se révèlent différents*.

La similitude des profils homologues apparaît donc comme le *critère véritable* de l'analogie entre les paysages.

La comparaison des modèles biogéographiques revient à une comparaison numérique multiple. La nature des phénomènes en jeu, à savoir les forces déterminantes de la distribution géographique de l'utilisation du sol, implique que les distributions de chacun des états ne sont généralement pas indépendantes. Elles sont liées et les états d'utilisation du sol forment des groupements définissant des systèmes d'utilisation du sol.

(1) Le terme de modèle est pris ici dans son sens le plus général. Il contient diverses notions comme celle de la reconstitution simplifiée, parfois abstraite d'une chose ou objet réels, mais, également, celle de prévision possible des propriétés de cette chose à partir du modèle. On retrouve la même acception dans des expressions telles que : modèle mathématique, modèle économétrique, etc...

Dans ce sens, par contre, il n'implique aucune notion de jugement de valeur comme c'est le cas, par exemple, dans l'expression « un modèle d'élève ».

Le phénomène global se présente donc comme un *système multi-variable, covariant*, justiciable des méthodes d'analyse factorielle. Celles-ci permettront de classer les modèles, de définir quantitativement des régions, non pas directement en fonction des profils d'utilisation du sol, mais plutôt des systèmes que ces derniers représentent.

Tels sont les principes sur lesquels vont reposer la *comparaison*, la *classification* et, finalement, la *cartographie* des modèles biogéographiques locaux, deuxième étape de la recherche du déterminisme de cet élément du paysage.

Dans ce travail, l'analyse d'une structure régionale de modèles biogéographiques est prise comme exemple. On verra successivement apparaître des notions telles que celles de *tendance biogéographique*, de *stabilité* ou *fidélité géographique* d'un modèle, de *famille de modèles*, qui sont les éléments fondamentaux de la taxinomie des modèles biogéographiques.

1. — MÉTHODES

Ce type d'analyse a été réalisé dans une région limitée (cf. Carte, planche 1) :

- au N par le parallèle de Carcassonne,
- à l'E par le cours de l'Aude,
- au S par le parallèle de Limoux,
- à l'W par le méridien de Mirepoix.

Pour l'instant, un seul type de station a été considéré : il s'agit du type 1 (+), à forte saturation positive à l'égard du facteur 1, identifié dans toutes nos analyses locales et interprété comme un syndrome hérité des phénomènes d'érosion (PHIPPS, 1968).

Ce type stationnel est défini, conjointement, par les caractéristiques topographiques suivantes :

- Altitude relative 1 (zones dominées)
- Pentes faibles 0 à 10 %
- Microreliefs légèrement concaves ou plats.

35 sondages, représentant autant de modèles biogéographiques locaux, sont répartis régulièrement sur l'ensemble du territoire étudié (cf. Carte, planche 1). Pour chacun d'eux, est délimitée sur clichés aériens (I.G.N., 1962, 1/15 000, infra-rouge) une zone appartenant en totalité au type stationnel défini précédemment, et dont la surface représente au moins 1/10 de l'étendue couverte localement par ce type de station.

Dans cette zone, sont relevés les modes d'utilisation du sol correspondant à chaque point d'une grille de sondage (maille de 4 mm). Les 9 modes d'utilisation du sol distingués (stades physionomiques de la

végétation, grands types de culture) sont notés dans le tableau 1. Chacun d'eux constitue une entité que nous désignerons par le terme *état d'utilisation du sol* qui sera défini par la série des valeurs p_{kj} pour $k = 1, 2 \dots 35$ ou fréquences relatives de l'état j dans les 35 modèles locaux.

Le modèle local de rang k sera caractérisé par les fréquences relatives p_{kj} pour $j = 1, 2, \dots 9$ qui forment le *profil d'utilisation du sol* de ce modèle.

Deux méthodes d'analyse factorielle ont été appliquées parallèlement (1) :

* *Analyse des composantes principales* (THOMSON, 1948; REUCHLIN, 1964; STEINER, 1965a).

Après centrage et réduction des fréquences relatives, les corrélations sont calculées entre :

- les états d'utilisation du sol,
- les profils d'utilisation du sol.

Les deux matrices ainsi formées sont soumises à l'analyse factorielle des composantes principales.

* *Analyse factorielle des correspondances* (BENZECRI, 1964; CORDIER, 1965). Les fréquences f_{kj} servent à calculer une matrice des proximités sur laquelle est fondée la reconstitution du phénomène dans un espace de dimension réduite.

2. — RÉSULTATS

Le tableau 1 rassemble les *coefficients de saturation* des états d'utilisation du sol :

- a) à l'égard des composantes,
- b) à l'égard des facteurs.

Les premiers sont issus directement de l'analyse. Les seconds sont déduits des précédents par une rotation des axes. Ils déterminent la position des *vecteurs-états* dans l'espace des facteurs. La Figure 1 montre diverses projections de cet espace dans des plans bifactoriels.

Le tableau 2 et la Figure 2 sont les homologues du tableau 1 et de la Figure 1 pour les modèles locaux.

(1) Les différents calculs ont été effectués sur l'ordinateur IBM 7044 de l'Institut de Calcul Numérique de la Faculté des Sciences de Toulouse. Les programmes correspondants ont été rédigés en FORTRAN IV.

TABLEAU 1

Coefficients de saturation des états d'utilisation du sol à l'égard :
 a) des composantes principales, données par l'analyse;
 b) des facteurs, déduits des précédentes par rotation des axes.

Etats d'utilisation du sol	Coefficients de saturation									
	a. Composantes					b. Facteurs				
	I	II	III	IV	V	1	2	3	4	+ 5
1 - Forêts	- 0.600	- 0.536	- 0.178	- 0.050	- 0.178	- 0.313	- 0.756	- 0.254	- 0.054	+ 0.002
2 - Landes	- 0.674	- 0.356	- 0.212	- 0.227	+ 0.485	- 0.433	- 0.508	- 0.176	- 0.052	+ 0.621
3 - Pelouses	- 0.774	- 0.454	+ 0.038	- 0.234	+ 0,078	- 0.553	- 0.649	- 0.084	- 0.210	+ 0.196
4 - E ¹ ^s boisés linéaires	- 0.498	+ 0.031	- 0.209	+ 0.810	+ 0,184	- 0.408	- 0.154	- 0.101	+ 0.856	+ 0.035
5 - Prairies naturelles	- 0.789	- 0.140	+ 0.360	+ 0.028	- 0,380	- 0.756	- 0.385	+ 0,043	- 0.142	- 0.435
6 - Prairies artificielles	- 0.226	+ 0.826	- 0.041	- 0.280	+ 0,179	- 0.478	+ 0.687	- 0.266	- 0.213	+ 0.091
7 - Labours	- 0.630	+ 0.819	+ 0.091	+ 0.023	- 0,018	- 0.874	+ 0.536	- 0.248	- 0.002	- 0.198
8 - Vignes	+ 0.905	- 0.334	- 0.246	- 0.018	+ 0,022	+ 0.995	- 0.040	+ 0.080	+ 0.040	+ 0.160
9 - Vergers	+ 0.269	- 0.245	+ 0.856	+ 0.108	+ 0,301	+ 0.111	+ 0.110	+ 0.979	- 0.020	+ 0.028
Part de la variance (%)	40,25	22,36	11,71	9,52	6,38	36,49	24,18	13,47	9,44	7,64
Part cumulée de la variance	40,25	62,71	74,42	83,94	90,32	36,49	60,67	74,14	83,58	91,22

2.1. STRUCTURE DE L'ESPACE DES ÉTATS D'UTILISATION DU SOL.

L'analyse des corrélations entre états dans le groupe des 35 modèles locaux montre une structure à 5 facteurs indépendants. Cela signifie que 5 axes, orthogonaux entre eux, rendent compte de l'arrangement particulier des vecteurs-états dans l'espace.

2.1.1. Facteur 1 (F1).

Il exprime un antagonisme général entre l'état 8 (vignes) et l'ensemble des autres états à l'exception de E9, pratiquement indépendant ($r = 0,111$) de ce facteur (Fig. 1, a).

2.1.2. Facteur 2 (F2).

Il traduit, au sein de l'ensemble à saturations négatives du facteur 1, une opposition entre E6, E7 (prairies art., labours) d'une part et E1, E2, E3, E5 (forêts, landes, pelouses, prairies nat.) d'autre part (Fig. 1, a).

2.1.3. Facteur 3 (F3).

Facteur spécifique concernant E9 (vergers) (Fig. 1, b).

TABLEAU 2

Coefficients de saturation des modèles locaux à l'égard :

a) *des composantes principales, données par l'analyse;*

b) *des facteurs, déduits des précédentes par rotation des axes.*

Modèles locaux			Coefficients de saturation									
N°	Noms	Altitude	a. Composantes					b. Facteurs				
			I	II	III	IV	V	1	2	3	4	5
1	Ribouisse	290	- 0.641	+ 0.499	+ 0.544	+ 0.007	- 0.173	- 0.561	+ 0.707	+ 0.403	+ 0.220	- 0.070
2	Plavilla	320	- 0.649	- 0.089	+ 0.625	+ 0.031	+ 0.029	- 0.697	+ 0.124	+ 0.562	+ 0.145	+ 0.015
3	Mirepoix	320	- 0.066	- 0.239	- 0.311	+ 0.873	- 0.111	+ 0.051	- 0.339	- 0.322	+ 0.826	- 0.027
4	Lagarde	340	- 0.298	- 0.662	- 0.236	+ 0.039	- 0.437	- 0.397	- 0.516	- 0.172	+ 0.053	- 0.547
5	Piquemoure	310	- 0.841	+ 0.026	- 0.346	+ 0.115	- 0.014	- 0.751	+ 0.141	- 0.432	+ 0.230	+ 0.008
6	Orsans	330	- 0.627	- 0.349	+ 0.544	- 0.103	+ 0.182	- 0.744	- 0.149	+ 0.527	- 0.047	+ 0.094
7	Lignairrolles	345	- 0.728	- 0.264	+ 0.199	+ 0.259	+ 0.388	- 0.734	- 0.177	+ 0.148	+ 0.284	+ 0.363
8	Corbières	440	- 0.155	- 0.809	+ 0.030	- 0.434	+ 0.042	- 0.389	- 0.681	+ 0.147	- 0.503	- 0.180
9	Prouille	220	- 0.465	+ 0.735	- 0.246	- 0.043	+ 0.014	- 0.274	+ 0.760	- 0.387	+ 0.109	+ 0.150
10	Mazerolles	240	- 0.453	+ 0.754	+ 0.428	- 0.063	+ 0.090	- 0.327	+ 0.852	+ 0.276	+ 0.112	+ 0.224
11	Montgradail	280	- 0.575	+ 0.417	+ 0.417	- 0.064	- 0.167	- 0.689	+ 0.644	+ 0.282	+ 0.152	- 0.090
12	St Just Belleng.	350	- 0.312	- 0.623	+ 0.513	- 0.090	- 0.370	- 0.494	- 0.374	+ 0.565	- 0.039	- 0.493
13	Peyrefitte Raz.	400	- 0.542	- 0.570	- 0.169	+ 0.157	- 0.177	- 0.600	- 0.433	- 0.148	+ 0.182	- 0.259
14	Montréal-W	180	- 0.482	+ 0.621	+ 0.308	- 0.047	- 0.329	- 0.368	+ 0.794	+ 0.172	+ 0.170	- 0.206
15	Cailhau	220	- 0.539	+ 0.730	- 0.350	- 0.125	+ 0.045	- 0.349	+ 0.761	- 0.492	+ 0.031	+ 0.167
16	Donazac	260	+ 0.666	+ 0.063	- 0.282	- 0.359	- 0.259	+ 0.624	- 0.023	- 0.203	- 0.419	- 0.291
17	Loupia	280	+ 0.832	+ 0.130	+ 0.485	- 0.071	- 0.037	+ 0.769	+ 0.030	+ 0.544	- 0.153	- 0.021
18	Alzonne	120	- 0.287	+ 0.825	- 0.419	- 0.177	- 0.049	- 0.088	+ 0.813	- 0.546	- 0.036	+ 0.087
19	Montréal-E	220	- 0.781	+ 0.231	- 0.204	- 0.208	+ 0.435	- 0.713	+ 0.296	- 0.299	- 0.124	+ 0.436
20	Sanchès (Mont)	320	- 0.504	- 0.086	- 0.323	- 0.265	+ 0.560	- 0.512	- 0.093	- 0.342	- 0.286	+ 0.488
21	Villazzel-Raz.	300	- 0.152	- 0.807	- 0.459	+ 0.059	+ 0.153	- 0.263	- 0.826	- 0.358	- 0.065	+ 0.000
22	Brugairrolles	190	+ 0.454	+ 0.046	+ 0.494	+ 0.009	+ 0.569	+ 0.400	- 0.094	+ 0.524	- 0.115	+ 0.562
23	Lauraguel	170	+ 0.805	+ 0.210	+ 0.366	- 0.173	- 0.250	+ 0.755	+ 0.148	+ 0.419	- 0.212	- 0.227
24	Ladigne d'av.	210	+ 0.816	+ 0.114	+ 0.492	- 0.075	+ 0.064	+ 0.749	+ 0.001	+ 0.552	- 0.170	+ 0.073
25	Villesequelande	120	+ 0.127	+ 0.854	- 0.131	- 0.214	- 0.221	+ 0.282	+ 0.830	- 0.224	- 0.093	- 0.080
26	Alairac	160	+ 0.569	+ 0.267	- 0.021	+ 0.099	+ 0.461	+ 0.620	+ 0.032	- 0.007	- 0.027	+ 0.513
27	La Valette	150	+ 0.936	+ 0.003	+ 0.261	- 0.098	+ 0.003	+ 0.859	- 0.145	+ 0.353	- 0.227	- 0.011
28	Roullens	200	+ 0.713	- 0.556	- 0.085	- 0.393	- 0.049	+ 0.515	- 0.626	+ 0.082	- 0.558	- 0.213
29	Preixan	220	+ 0.532	- 0.434	- 0.379	- 0.548	- 0.094	+ 0.371	- 0.484	- 0.234	- 0.672	- 0.255
30	Pieusse	150	+ 0.911	+ 0.226	- 0.019	+ 0.153	+ 0.251	+ 0.948	- 0.044	+ 0.032	- 0.002	+ 0.310
31	Pennautiers	110	+ 0.075	+ 0.812	- 0.548	- 0.055	- 0.130	+ 0.287	+ 0.709	- 0.641	+ 0.030	+ 0.023
32	Villalbe	100	+ 0.576	+ 0.145	+ 0.046	+ 0.636	- 0.178	+ 0.677	- 0.021	+ 0.051	+ 0.573	- 0.052
33	Couffoulens	120	+ 0.952	+ 0.156	- 0.096	+ 0.088	+ 0.159	+ 0.970	- 0.104	- 0.027	- 0.070	+ 0.197
34	Rouffiac d'A.	130	+ 0.960	+ 0.165	- 0.017	+ 0.147	+ 0.107	+ 0.981	- 0.084	+ 0.047	- 0.002	+ 0.157
35	Pomas	130	+ 0.924	+ 0.249	- 0.164	+ 0.192	- 0.056	+ 0.985	+ 0.009	- 0.115	+ 0.074	+ 0.022

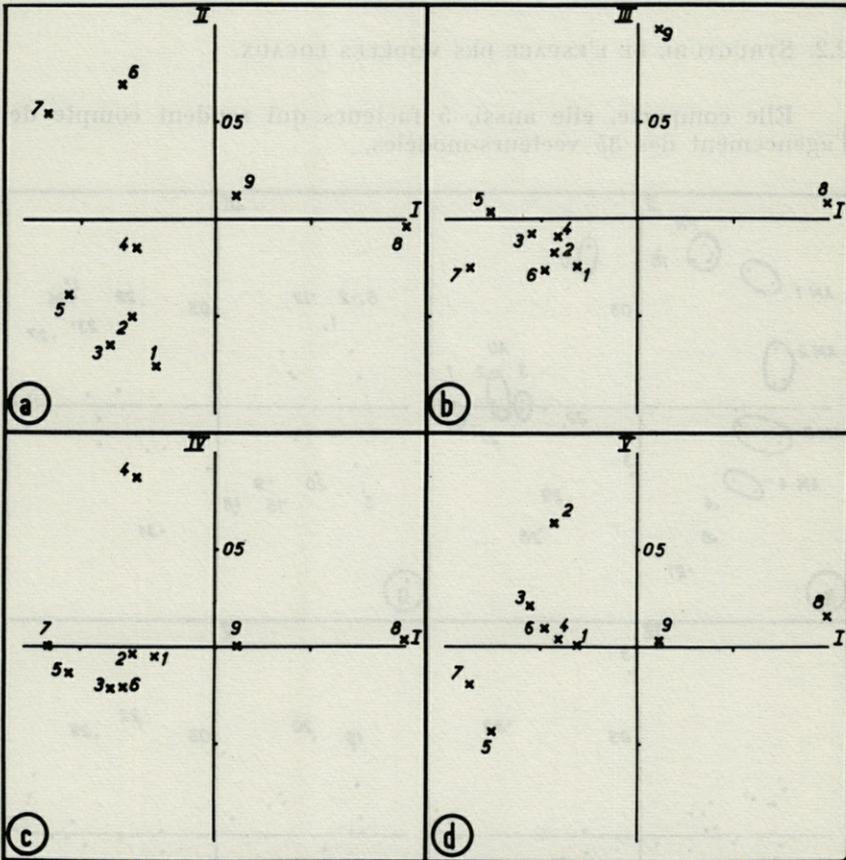


FIG. 1. — Projection de l'espace des états d'utilisation du sol dans différents plans.

2.1.4. *Facteur 4 (F4).*

Facteur spécifique caractérisant E4 (éléments boisés linéaires) (Fig. 1, c).

2.1.5. *Facteurs 5 (F5).*

Facteur de groupe indiquant une opposition entre E2 (landes) et E5 (prairies nat.) (Fig. 1, d).

2.2. STRUCTURE DE L'ESPACE DES MODÈLES LOCAUX.

Elle comporte, elle aussi, 5 facteurs qui rendent compte de l'agencement des 35 vecteurs-modèles.



FIG. 2. — Projections de l'espace des modèles locaux dans différents plans.
 Dans la fig. 2a, les différents groupes contiennent les modèles suivants :

- PR : 9. 10. 14. 15.
- AU 1 : 30. 33. 34. 35.
- AU 2 : 17. 23. 24.
- AU 3 : 16. 26.
- C : 25. 31.
- AM 1 : 11. 1.
- AM 2 : 2. 5. 19.
- AM 3 : 6. 7. 20.
- AM 4 : 12. 13.

2.2.1. Facteur 1 (f_1).

Il individualise vers son pôle + un groupement dense de modèles au sein duquel apparaissent des sous-groupes (Fig. 2, a) comme (30, 33, 34, 35) et (16, 26), (17, 23, 24) par exemple. Les profils d'utilisation du sol de ces modèles ont en commun une très forte participation de E8 (vignes), fait qui montre une correspondance entre ce facteur et le facteur de l'analyse des états (F1).

L'ensemble des modèles liés au pôle négatif de f_1 est très diversifié par le facteur 2.

2.2.2. Facteur 2 (f_2).

Il fait apparaître des groupements caractéristiques parmi les modèles faiblement ou moyennement saturés en facteur 1 (f_1), comme (25, 31), (9, 10, 14, 15), (2, 5, 19), (4, 12, 13), (28, 29) par exemple (Fig. 2, a). Cette différenciation coïncide avec la signification du facteur 2 de l'analyse des états (F2). Les modèles liés au pôle + montrent à la fois une forte participation des états E6 et E7 tandis que les formes spontanées d'utilisation du sol (E1, E2, E3) et les pâturages (E5) y sont peu représentées. Dans les modèles liés au pôle — c'est le rapport inverse qui existe. L'étalement des groupes le long de l'axe 2 signifie que dans cette succession de modèles il y a substitution progressive du système d'utilisation du sol pastoral et dégradé, au système céréalier.

2.2.3. Facteur 3 (f_3).

Ce facteur discrimine les modèles où l'on remarque le plus d'éléments boisés linéaires (E3) (pôle +) de ceux qui en ont le moins.

L'ordre des facteurs homologues est inversé dans les deux analyses puisqu'en f_3 on reconnaît le facteur F4 spécifique de E4 (éléments boisés linéaires) (Fig. 2, c).

2.2.4. Facteur 4 (f_4).

Il dissocie de l'ensemble, les modèles où les vergers sont le plus fréquemment représentés (3, 32).

Il y a donc correspondance avec F3 de l'analyse des populations (Fig. 2, c).

2.2.5. Facteur 5 (f_5).

On retrouve ici l'antagonisme lié à F5 entre les modèles riches

en landes mais pauvres en prairies (19, 20, 22, 26) et les milieux comme 4, 12) où le rapport inverse existe (Fig. 2, d).

2.3. SUPERPOSITION DES 2 ESPACES.

Nous venons de voir dans le paragraphe 2.2. qu'à chaque facteur F de l'analyse des états d'utilisation du sol correspond un facteur homologue f de l'analyse des modèles. Cette correspondance est évidente, mais la méthode des composantes principales ne donne aucun moyen d'effectuer une superposition exacte des deux espaces.

L'analyse factorielle des correspondances permet au contraire cette opération (Fig. 3). En dehors du fait qu'elle confirme parfaitement les structures précédentes, elle montre que les facteurs des deux espaces se superposent exactement. Nous pouvons donc parler d'un seul espace des facteurs dans lequel sont disposés à la fois les vecteurs-états et les vecteurs-modèles.

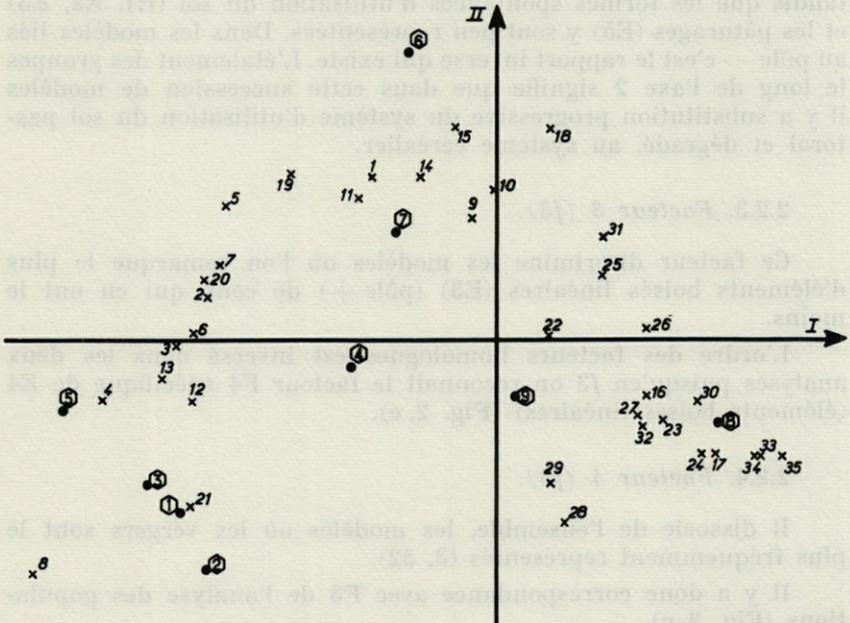


FIG. 3. — Projection des vecteurs-états et des vecteurs-modèles dans le plan I, II, après analyse par la méthode des correspondances.

2.4. SIGNIFICATION BIOGÉOGRAPHIQUE DE LA STRUCTURE.

L'ensemble des facteurs indépendants constituant cette structure étant mis en évidence, il est important d'en souligner, maintenant, la signification sur le plan biogéographique.

Comme on l'a vu dans l'exposé des méthodes, ces facteurs ont pour origine les corrélations calculées systématiquement, à partir des fréquences observées, soit entre les états pris 2 à 2, soit entre les modèles pris 2 à 2 également.

Sur le plan géométrique ils rendent compte, avons-nous dit, de l'agencement particulier des vecteurs dans l'espace. Ce sont les axes privilégiés de la configuration vectorielle.

Sur le plan biogéographique, dans le cas des états, ils traduisent le fait que les parts respectives de ceux-ci dans les 35 modèles étudiés ne varient pas de manière indépendante, mais simultanément, montrant tantôt des synergies, tantôt des antagonismes. Ils définissent donc des ensembles d'états toujours liés sur le terrain qui représentent, en fait, des *systèmes d'utilisation du sol*.

Ainsi un système d'utilisation exclusivement viticole (pôle + de F1) s'oppose-t-il à la fois à un système céréalier (pôle — de F1 et pôle + de F2) et à un système d'utilisation à faible pression humaine et à tendance pastorale nette (pôle — de F1 et pôle — de F2). Ces deux derniers sont eux-mêmes opposés (Fig. 1, a).

Les vergers et les éléments linéaires boisés se surimposent à ce schéma, indépendamment des formes décrites précédemment. Enfin, landes et prairies s'opposent par F5, nous verrons plus loin la signification géographique de ce fait.

Dans le cas des modèles, les facteurs expriment le fait que les profils d'utilisation du sol des 35 modèles locaux considérés, varient selon un schéma assez simple. Il repose sur l'existence d'un nombre réduit de types caractérisés par le degré de participation de tel ou tel groupe d'états (on retrouve, ici, la notion de système d'utilisation du sol).

Chacun de ces types représente un noyau d'affinité et les facteurs traduisent les relations mutuelles entre ces noyaux sous la forme de liaisons (ressemblance), d'antagonismes (dissemblance) ou simplement d'indépendance. Les groupements de modèles dans l'espace des facteurs expriment donc leur similitude et, par conséquent, l'affinité des milieux correspondants.

Nous ajouterons qu'ils ne signifient rien d'autre, au regard de l'analyse mathématique.

Cependant, il est évident qu'ils détiennent, en outre, la propriété de constituer, très souvent, des groupements géographiques.

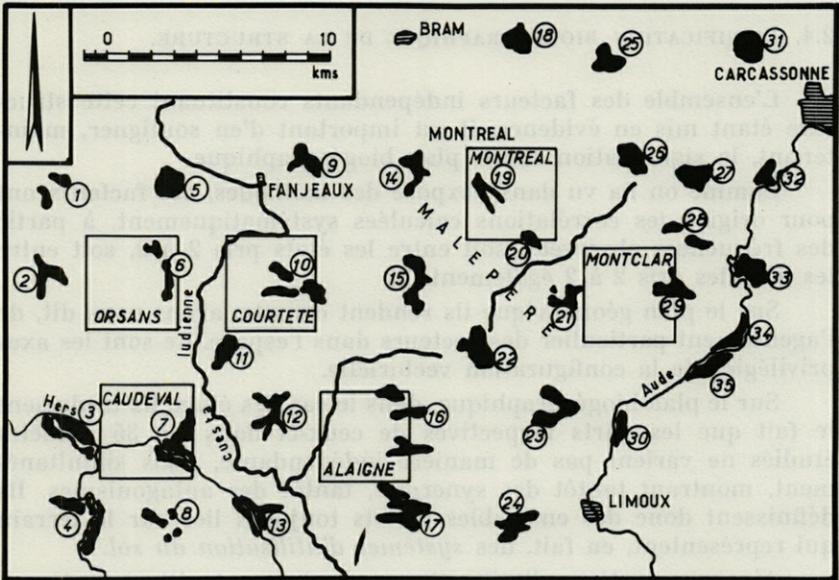


PLANCHE I

Cartes des situations. Les taches noires indiquent les zones utilisées pour les sondages. Leur numérotation de 1 à 35 correspond à celle du tableau II. Les 6 zones carrées indiquées, représentent les clichés aériens ayant fait l'objet d'analyses de structure locale du paysage, effectuées préalablement à ce travail.

Les traits forts indiquent les axes principaux du relief :

- passant par Fanjeaux, orientée grosso modo N-S, la cuseta ludienne séparant les bassins versants de l'Aude à l'E et de la Garonne à l'W;
- axe secondaire reliant les points 13, 22, 26; c'est-à-dire : au SW, le Kercorb (13), le seuil de Brugairolles (22), et traversant la Malepère de SW en NE.

Ainsi (30, 33, 34, 35) constituent à la fois un groupe de formes affines d'utilisation du sol et un groupe géographique de modèles attachés à la vallée de l'Aude (Fig. 2, a et carte, planche 1). Il en va de même pour (9, 10, 14, 15), (16, 17, 23, 24) (25, 31), (2, 5), (6, 7), etc..., attachés à différentes régions. Ce fait prend une valeur biogéographique importante et offre un intérêt taxinomique qui sera mis en lumière dans le chapitre suivant.

2.5. CONCLUSIONS.

A la suite de ces remarques, nous pouvons, en conclusion de ce chapitre, dégager diverses notions importantes :

- a) On a vu qu'aux facteurs définissant les systèmes d'utilisation

du sol se superposent des facteurs qui définissent à la fois des groupes de modèles et aussi des régions.

Nous interpréterons ce fait en disant que la cohérence entre un système d'utilisatoïn du sol et une région indique une *tendance biogéographique*.

Ainsi 3 tendances se manifestent dans ce groupe de milieux et permettent d'esquisser une synthèse régionale (Fig. 4) :

- tendance méditerranéenne liée à la vallée de l'Aude et au système viticole;
- tendance aquitaine liée à la partie NW du territoire et au système céréalier;
- tendance montagnarde liée à la partie S de l'aire et au système de polyculture dégradée et pastorale.

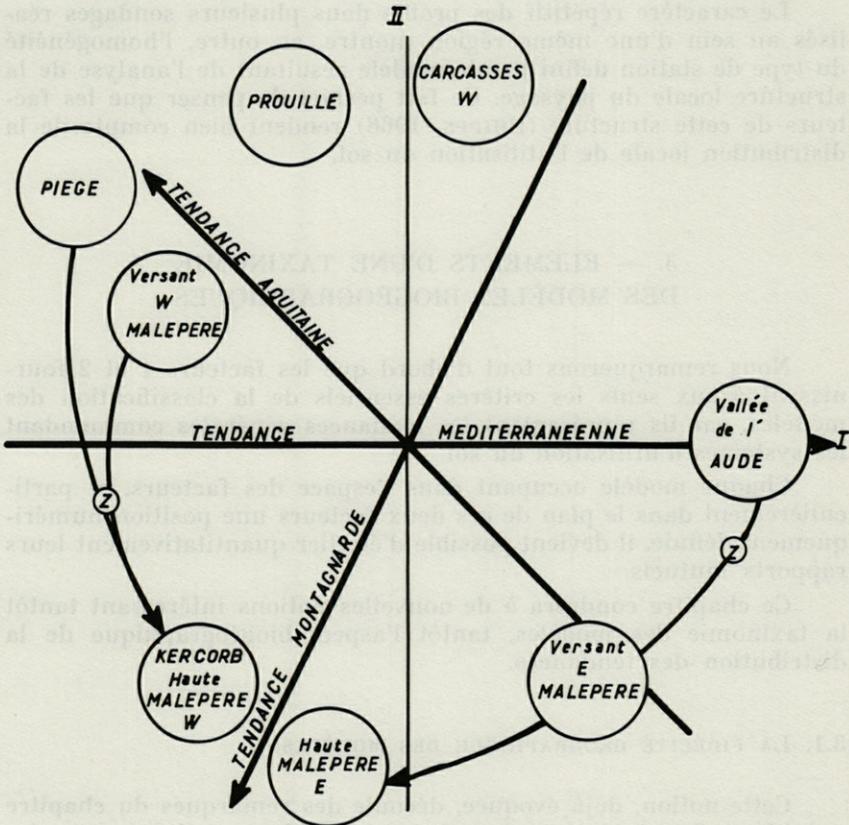


FIG. 4. — Interprétation du plan I, II. Notion de tendance biogéographique.

Elles peuvent être matérialisées dans le plan des facteurs 1 et 2 (Fig. 2, a) par des axes non orthogonaux tels que ceux représentés dans la figure 4.

Pour un bon usage de cette notion, il faut souligner son caractère relatif. Lorsque nous parlons de tendance montagnarde, de tendance méditerranéenne, il faudra bien entendre qu'il s'agit, en fait, des manifestations les plus affirmées, au sein de l'ensemble géographique analysé, de tendances montagnardes ou méditerranéennes effectives.

b) Les groupes de modèles définis par les facteurs ont donc une double signification : dans chacun d'eux, l'affinité des profils de milieux traduit l'adhésion de ceux-ci à un même modèle régional, tandis que le groupement géographique prouve la stabilité géographique de ce dernier.

Le caractère répétitif des profils dans plusieurs sondages réalisés au sein d'une même région montre, en outre, l'homogénéité du type de station défini par le modèle résultant de l'analyse de la structure locale du paysage. Ce fait permet de penser que les facteurs de cette structure (PHIPPS, 1968) rendent bien compte de la distribution locale de l'utilisation du sol.

3. — ÉLÉMENTS D'UNE TAXINOMIE DES MODÈLES BIOGÉOGRAPHIQUES

Nous remarquerons tout d'abord que les facteurs 1 et 2 fournissent à eux seuls les critères essentiels de la classification des modèles, car ils représentent les tendances générales commandant les systèmes d'utilisation du sol.

Chaque modèle occupant dans l'espace des facteurs, et particulièrement dans le plan de ces deux facteurs une position numériquement définie, il devient possible d'étudier quantitativement leurs rapports mutuels.

Ce chapitre conduira à de nouvelles notions intéressantes tantôt la taxinomie des modèles, tantôt l'aspect biogéographique de la distribution des tendances.

3.1. LA FIDÉLITÉ GÉOGRAPHIQUE DES MODÈLES.

Cette notion, déjà évoquée, découle des remarques du chapitre précédent. Son intérêt taxinomique est évident et deux exemples caractéristiques suffiront à le mettre en lumière.

3.1.1. *Le modèle régional de Prouille.*

Les modèles (9, 10, 14, 15) forment dans l'espace des facteurs (Fig. 2, a) un groupement compact exprimant la similitude de leurs profils d'utilisation du sol. Ils peuvent être considérés comme 4 échantillons différents d'un même *modèle régional*. Son aire d'extension qui couvre la totalité du bassin creusé entre la cuesta reliant Fanjeaux à Hounoux et le massif isolé de la Malepère (cf. carte, planche 1).

Ce modèle de Prouille (du nom d'une localité voisine de Fanjeaux) se présente comme un système encore essentiellement céréalière, à très forte pression humaine mais où la participation de la vigne atteint déjà un niveau notable (25 % des surfaces environ).

3.1.2. *Le modèle régional de la Vallée de l'Aude.*

Comme dans le cas précédent, le groupement (30, 33, 34, 35) définit à la fois un modèle régional et son aire d'extension géographique. Ce modèle de la vallée de l'Aude représente, dans le cadre de cette étude, la forme la plus affirmée d'une tendance à la monoculture de la vigne. Celle-ci participe au profil d'utilisation du sol pour 80 % des surfaces environ. Le reste se partage entre les différentes cultures, avec une participation notable des vergers traditionnels. La pression humaine y est forte. Son extension suit la vallée de l'Aude, pratiquement de Limoux à Villalbe (32), bien que ce modèle local ne figure pas dans le groupe, en raison d'une forte saturation en facteur 4 (vergers) (1).

3.1.3. *Signification des modèles régionaux.*

De tels modèles, à valeur régionale étendue, constituent l'unité taxinomique fondamentale. Ils représentent, dans la variation géographique de l'utilisation du sol, des moments privilégiés, où certains équilibres entre les populations se répètent fidèlement sur une aire d'extension géographique importante. Un tel fait suggère évidemment que, parallèlement, le déterminisme de l'utilisation du sol montre la même stabilité. Il prouve indubitablement l'unité biogéographique de telles régions.

(1) On peut d'ailleurs calculer la saturation en facteur 1 qu'aurait ce milieu en supposant que les vergers aient pris la place de vignes.

Cette saturation calculée (0,887) place ce milieu au voisinage immédiat du groupe précédent.

3.2. LA NOTION DE FAMILLE DE MODÈLES.

Dans certains cas, dont nous donnerons également 2 exemples, des modèles locaux géographiquement voisins ne forment pas, dans l'espace des facteurs, un groupement, indicatif d'une affinité des milieux. Par contre, leur position dans le plan des facteurs 1 et 2 (Fig. 2, a) suggère une évolution progressive au sein de la région considérée.

On peut alors se demander si cette évolution n'est pas une fonction simple d'une variable comme l'altitude ou la position géographique par exemple.

3.2.1. *Famille des modèles aquitains - montagnards.*

Les modèles locaux attachés aux milieux situés à l'W de la ligne de partage des eaux méditerranéennes et atlantiques ont en commun des saturations très négatives du facteur 1. Ils forment un certain nombre de sous-groupes (2-5), (6-7), (13-4) dispersés le long du facteur 2 (Fig. 2, a).

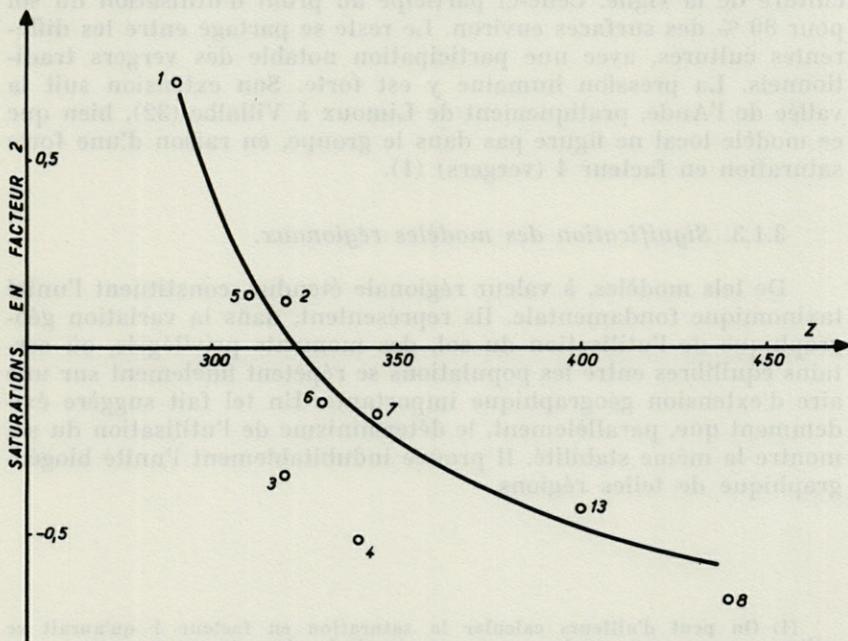


FIG. 5. — Variation des saturations en facteur 2 en fonction de l'altitude dans la partie W de la carte.

Chaque milieu correspondant à une altitude différente, on est conduit à se demander si celle-ci ne commande pas la dégradation du facteur.

La figure 5 montre la relation entre ces deux éléments. Elle prend une forme simple, englobant tous les modèles, exceptés 3 et 4, eux-mêmes groupés et qui ont par ailleurs de fortes saturations (facteurs 3 et 5).

Nous pouvons donc considérer ces milieux comme un ensemble homogène au sein duquel le modèle évolue de manière continue en fonction d'une variable connue. Cet ensemble ou *familles de modèles* est un *continuum*, où, en raison de l'altitude, la tendance montagnarde caractérisée par une polyculture pastorale et dégradée, se substitue peu à peu à la tendance aquitaine caractérisée au contraire par un système céréalier à forte pression humaine.

3.2.2. La famille des modèles méditerranéens - montagnards.

Nous avons vu précédemment l'existence d'un modèle régional de la Vallée de l'Aude bien individualisée. Nous devons maintenant

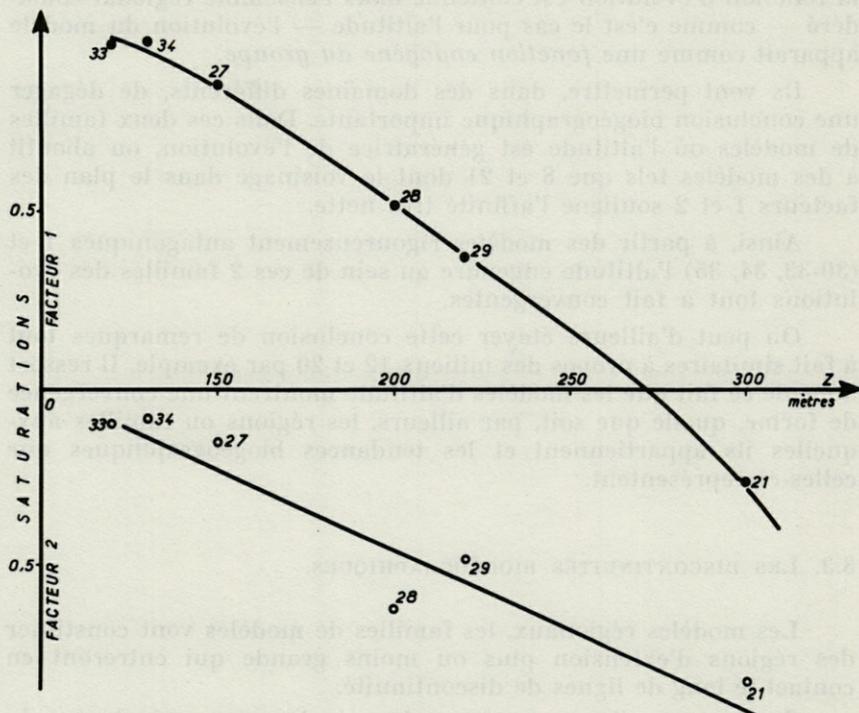


Fig. 6. — Variation des saturations en facteurs 1 et 2 en fonction de l'altitude, dans le versant SE de la Malepère.

chercher à connaître l'évolution de ce modèle dans le versant SE de la Malepère, en fonction de l'altitude (21, 27, 28, 29, 30, 33, 34, 35). La figure 6 montre à ce sujet la dégradation simultanée des facteurs 1 et 2.

La relation est évidente, elle implique, là encore, l'existence d'une famille de modèles, où l'altitude, à elle seule, rend compte de l'évolution des modèles dans cet ensemble.

Partant d'un système d'utilisation du sol viticole lié à la tendance méditerranéenne, cette dynamique conduit à un système de polyculture pastorale et dégradée, typiquement montagnard.

3.2.3. *Signification de la notion de famille de modèles.*

Ces deux exemples montrent clairement qu'une famille de modèles constitue une entité taxinomique d'un genre nouveau. L'unité, ici, ne repose plus sur la stabilité des caractères individuels (en l'occurrence, il s'agit du modèle), mais sur leur évolution conformément à une loi unique et simple. Lorsque la variable engendrant la fonction d'évolution est contenue dans l'ensemble régional considéré — comme c'est le cas pour l'altitude — l'évolution du modèle apparaît comme une *fonction endogène du groupe*.

Ils vont permettre, dans des domaines différents, de dégager une conclusion biogéographique importante. Dans ces deux familles de modèles où l'altitude est génératrice de l'évolution, on aboutit à des modèles tels que 8 et 21 dont le voisinage dans le plan des facteurs 1 et 2 souligne l'affinité très nette.

Ainsi, à partir des modèles rigoureusement antagoniques 1 et (30-33, 34, 35) l'altitude engendre au sein de ces 2 familles des évolutions tout à fait convergentes.

On peut d'ailleurs étayer cette conclusion de remarques tout à fait similaires à propos des milieux 12 et 20 par exemple. Il ressort donc de ce fait que les modèles d'altitude montrent une convergence de forme, quelle que soit, par ailleurs, les régions ou familles auxquelles ils appartiennent et les tendances biogéographiques que celles-ci représentent.

3.3. LES DISCONTINUITÉS BIOGÉOGRAPHIQUES.

Les modèles régionaux, les familles de modèles vont constituer des régions d'extension plus ou moins grande qui entreront en contact le long de lignes de discontinuité.

Souvent ces lignes correspondent à des axes principaux du relief, dont le rôle dans la distribution géographique des tendances

se trouve ainsi mis en évidence. Ce rôle appelle les quelques remarques qui suivent.

3.3.1. La cuesta ludienne.

La cuesta ludienne séparant le bassin versant de la Garonne de celui de l'Aude, sépare, en outre, les modèles aquitains - montagnards à l'W et le modèle de Prouille à l'E. Deux faits indépendants justifient toutefois une restriction à ce propos :

— la figure 7 montre que, en ce qui concerne sa valeur de saturation en facteur 1, le modèle 11 se distingue du groupe (9, 10, 12, 14, 15);

— par ailleurs, une analyse locale du paysage, effectuée dans une zone située à la même latitude que le modèle 10, met en évidence un facteur purement géographique (indépendant notamment de l'altitude) responsable d'une différenciation du paysage en deux

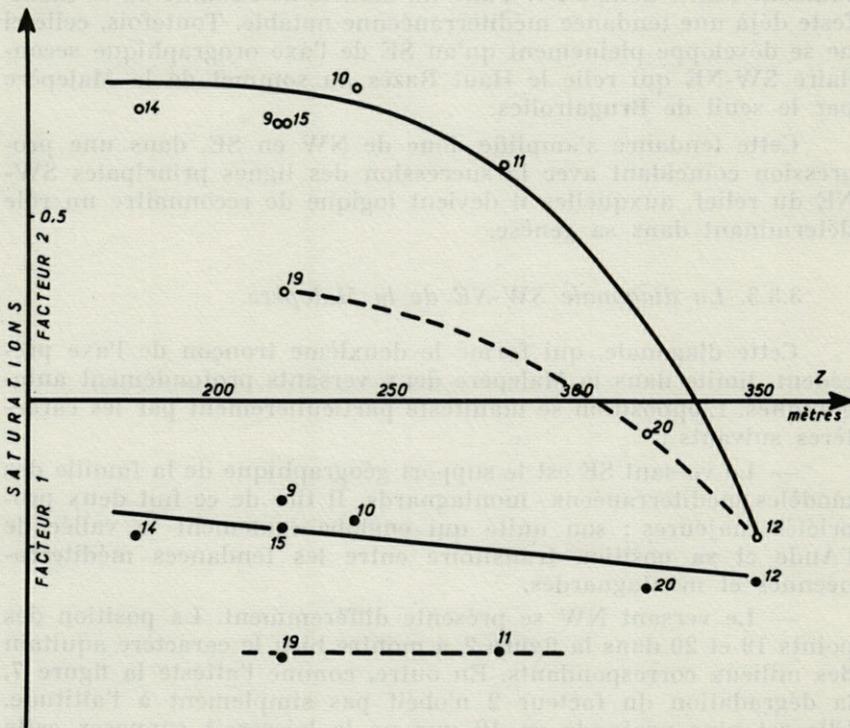


FIG. 7. — Variation des saturations en facteurs 1 et 2 en fonction de l'altitude, dans le versant N du Kercorb et le versant W de la Malepère.

faciès, l'un plus viticole à l'E, l'autre plus céréalier à l'W (PHIPPS, 1968).

Chacun de leur côté, ces deux faits démontrent qu'une dégradation de la tendance méditerranéenne affecte la bordure occidentale de l'aire du modèle de Prouille. Ce n'est qu'à l'E de cette zone, manifestement liée à la cuesta, et dont on peut estimer la largeur à 2 km environ, que se manifeste cette tendance avec l'apparition du modèle de Prouille dans sa forme normale.

L'indépendance de ce phénomène de dégradation à l'égard de l'altitude conduit à différencier cette bordure de l'ensemble territorial couvert par la famille des modèles de Prouille, et implique une discontinuité biogéographique.

3.3.2. *La limite vraie de la tendance méditerranéenne.*

Compte tenu de la réserve faite précédemment, la cuesta ludienne limite donc à l'W l'aire du modèle de Prouille où se manifeste déjà une tendance méditerranéenne notable. Toutefois, celle-ci ne se développe pleinement qu'au SE de l'axe orographique secondaire SW-NE qui relie le Haut Razès au sommet de la Malepère par le seuil de Brugairolles.

Cette tendance s'amplifie donc de NW en SE, dans une progression coïncidant avec la succession des lignes principales SW-NE du relief, auxquelles il devient logique de reconnaître un rôle déterminant dans sa genèse.

3.3.3. *La diagonale SW-NE de la Malepère.*

Cette diagonale, qui forme le deuxième tronçon de l'axe précédent, limite dans la Malepère deux versants profondément antagoniques. L'opposition se manifeste particulièrement par les caractères suivants :

— Le versant SE est le support géographique de la famille des modèles méditerranéens - montagnards. Il tire de ce fait deux propriétés majeures : son unité qui englobe également la vallée de l'Aude et sa position transitoire entre les tendances méditerranéennes et montagnardes.

— Le versant NW se présente différemment. La position des points 19 et 20 dans la figure 2, a montre bien le caractère aquitain des milieux correspondants. En outre, comme l'atteste la figure 7, la dégradation du facteur 2 n'obéit pas simplement à l'altitude. Elle est plus profonde en 19 que ne le laisserait supposer cette variable, ce qui implique l'existence d'une discontinuité biogéographique entre l'aire du modèle de Prouille et le versant lui-même.

Dans ce cas, l'augmentation de l'altitude détermine une modification si radicale des modèles, qu'elle suggère un changement brusque et profond des conditions de l'utilisation du sol, dans le sens d'une recrudescence de l'influence aquitaine. Ce changement différencie dès sa base, le versant de la région où il s'enracine. Sur le versant SE une telle différenciation n'existe pas.

4. — DISCUSSION

Ce travail suscite quelques remarques.

4.1. SYNTHÈSE CARTOGRAPHIQUE.

La mise en évidence :

— d'unités géographiques recouvrant les notions de modèles et de familles de modèles,

— du rôle des axes orographiques en tant que limites, conduit à une synthèse cartographique où se trouveront intégrés ces divers éléments (Planche 2) — la légende annexée à cette carte indique les principes de sa rédaction. Elle reprend les résultats de l'analyse factorielle, et comme les cartes présentées par BERRY (1961) et STEINER (1965*b*), elle en tire son caractère global et quantitatif.

En effet, elle traduit l'ensemble des relations mutuelles qui lient les modes d'utilisation du sol dans leurs variations géographiques et en donne une expression numérique. A ce titre, elle représente un potentiel notable d'investigations quantitatives, dont les quelques exemples présentés ne fournissent qu'une première indication.

4.2. LES FACTEURS BIOGÉOGRAPHIQUES RÉGIONAUX.

Se placent ici deux remarques biogéographiques importantes. Hormis au niveau des analyses de structure de paysages locaux (PHIPPS, 1968), ce travail ne comporte pas véritablement d'analyse du déterminisme du phénomène à l'échelle régionale. Cette recherche sera précisément le but de la phase suivante du processus méthodologique conçu dans le cadre général de notre travail.

Néanmoins la carte apporte déjà des indications précises sur les facteurs essentiels de cette distribution.

4.2.1. *Le rôle de l'altitude.*

Ce rôle a déjà été démontré. Il fait apparaître que des modèles de nature très antagoniques évoluent sous la contrainte de l'altitude vers des formes convergentes, signe évident d'une uniformisation des facteurs déterminants de l'utilisation du sol, et en premier lieu des facteurs écologiques.

L'altitude a donc valeur de facteur de la distribution régionale des modèles d'utilisation du sol.

4.2.2. *Le rôle du facteur « vent d'W ».*

De toute évidence, cette distribution est en outre dominée par un facteur lié à la trajectoire WE ou NW-SE des vents humides dominants.

Deux faits militent en faveur de cette hypothèse :

— l'antagonisme profond existant entre les versants NW-SE du massif de la Malepère.

— l'affirmation croissante de la tendance méditerranéenne, coïncidant avec la succession des barrières orographiques N-S ou NW-SE.

Ces faits suggèrent des contraintes créées par le cheminement WE de masses d'air d'origine atlantique. Cette idée repose sur une analogie et doit donc rester, en toute rigueur, une hypothèse.

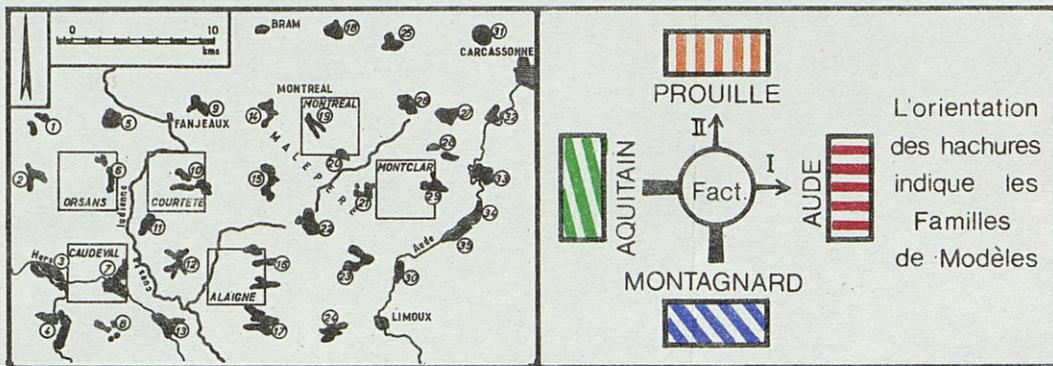
Conjugant leur action puisque l'une efface les disparités engendrées par l'autre, « altitude » et « vent d'W » apparaissent donc comme deux facteurs essentiels du déterminisme de cette distribution.

Celui-ci laisse-t-il une place à d'autres facteurs, d'ordre anthropique par exemple ? La réponse, pour être donnée, exige une nouvelle analyse, à plus petite échelle encore, intégrant de nombreuses variables, écologiques, économiques, etc.

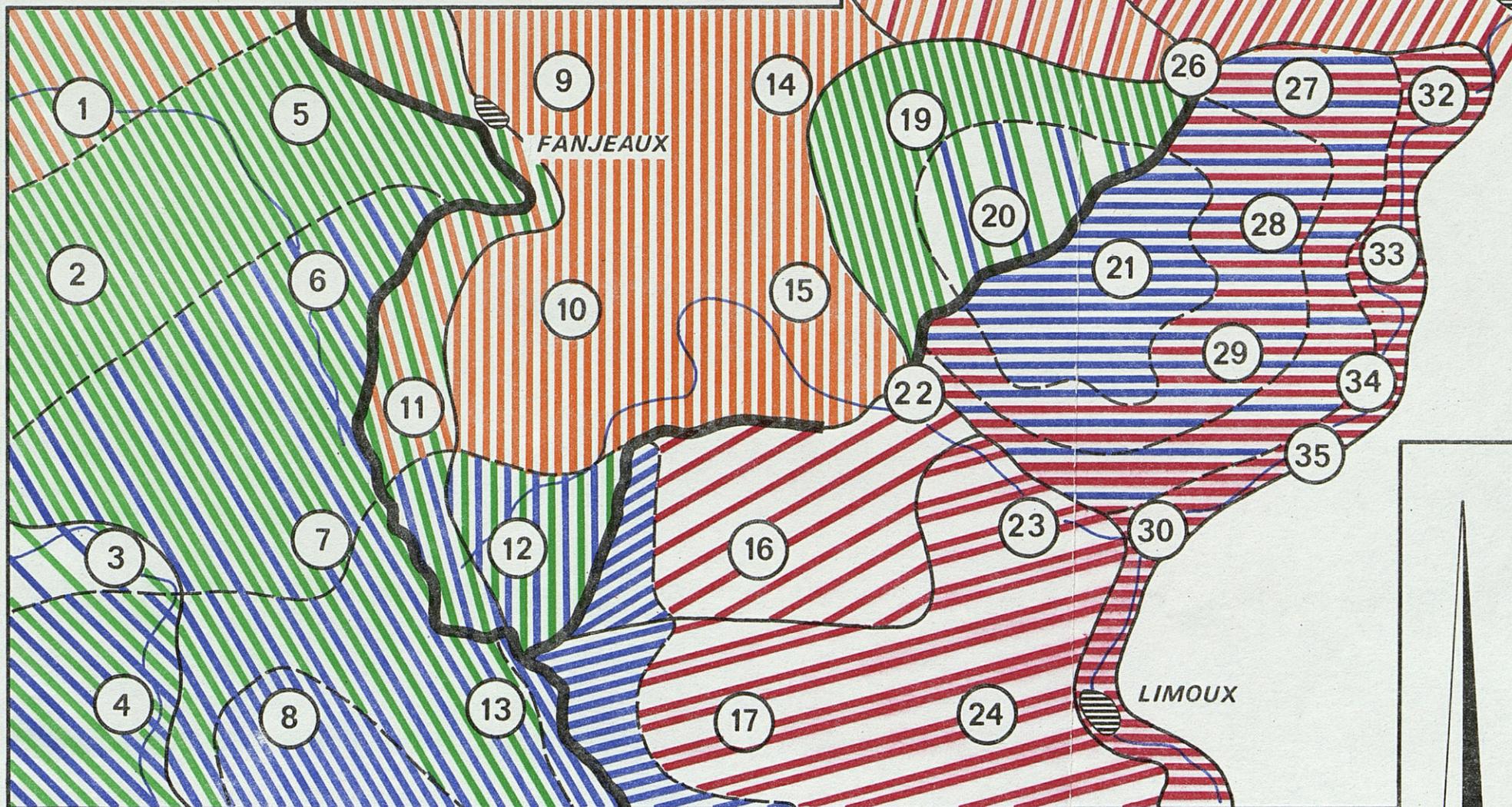
PLANCHE II

Carte des modèles biogéographiques de l'utilisation du sol dans le Razès. Cette carte comporte deux types d'information :

- la nature des modèles, fonction de leur position dans le plan des facteurs I-II de l'espace des modèles (fig. 2a) et indiquée par la combinaison de quatre couleurs, selon le schéma de la légende comprise dans la carte ;
- les relations entre modèles et, particulièrement, leur appartenance à des familles définies. L'orientation des barres traduit cette information. Ainsi, les barres horizontales indiquent la famille des modèles méditerranéens-montagnards, qui s'étend à la vallée de l'Aude et au versant SE de la Malepère ;
- les discontinuités biogéographiques sont indiquées par des traits pleins.



1 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 kms



RAZÈS _ Carte des Modèles Biogéographiques d'Utilisation du Sol

4.3. DISCUSSION GÉNÉRALE.

4.3.1. Valeur de la fidélité géographique en tant que vérification de l'hypothèse de modèle.

Cette hypothèse, exposée dans l'introduction, tient dans la proposition suivante :

La probabilité p_{ij} est une constante géographique du paysage.

La notion de fidélité géographique d'un modèle, déjà rencontrée, constitue la vérification par les faits de cette hypothèse. Le fait que plusieurs sondages voisins fournissent des profils assez analogues pour former un groupe d'affinité dans l'espace des facteurs, équivaut à la répétition des *mêmes probabilités sur plusieurs échantillons différemment localisés, d'une même population de sites géographiques*. Ceci démontre la constance de p_{ij} .

Ce fait prouve en outre l'homogénéité du type de station considéré, justifiant ainsi la validité de la structure locale dont découle le schéma stationnel des paysages locaux.

4.3.2. Valeur de la division régionale.

Les entités territoriales définies recouvrent deux modalités de la notion d'unité géographique.

Tantôt elle exprime la constance, dans le cadre d'une région et pour un type stationnel déterminé, des probabilités des différentes utilisations du sol. C'est le cas des modèles régionaux. Le paysage résultant est une mosaïque où chaque mode d'utilisation du sol a une probabilité constante d'apparaître, dès que sont réalisées des conditions de station définies (particulièrement topographiques). Cette modalité se rattache à la notion de *zone homogène* dans le sens que lui donne POISSONET (1966).

Tantôt, l'unité exprime la permanence au sein de la région, d'une loi d'évolution de ces probabilités. La variable génératrice de cette fonction est continue et peut être par exemple l'altitude : c'est le cas des familles de modèles. Le paysage est toujours une mosaïque, mais l'importance des différents éléments évolue cette fois en fonction de la variable.

Nous pouvons penser que ces deux modalités traduisent en fait, à deux degrés différents, la stabilité des facteurs déterminants de l'utilisation du sol.

Le parallélisme entre la notion d'égale probabilité découlant d'un constat des faits actuels, et la notion d'égale potentialité de

caractère plus prospectif, militerait en faveur d'une identité entre les régions que nous définissons et les *zones equipotentielles* introduites par REY (1962). Modèles régionaux, familles de modèles pourraient être ainsi les supports de zones equipotentielles.

5. — CONCLUSION

L'objet de ce travail était de proposer une classification régionale objective de l'utilisation du sol, s'inscrivant dans une recherche du déterminisme du paysage.

Nous avons déjà montré (PHIPPS, 1966 et 1968) qu'à l'échelle locale, le paysage pouvait être synthétisé sous une forme numérique intégrant les *facteurs déterminants essentiels (structure) liés à cette échelle*. Cette synthèse, ou modèle biogéographique local, joue un rôle évident de charnière entre la phase locale et la phase régionale du processus méthodologique.

Dans cette deuxième partie, des paysages locaux ayant même structure sont comparés et classés.

La classification met en lumière diverses notions originales et aboutit à une carte régionale des modèles, qui suggère déjà l'essentiel du déterminisme de leur distribution à cette échelle. Toutefois le diagnostic ne peut découler objectivement que d'une nouvelle analyse réalisée à un niveau d'échelle inférieur, et intégrant de nouvelles variables. La comparaison porte sur le seul critère de l'affinité entre profils d'utilisation du sol, exprimée par un coefficient de corrélation. L'analyse factorielle dont découle la taxinomie repose donc directement sur les faits biogéographiques constatés *in situ*.

Les principaux apports de ce travail se situent sur trois plans.

• Sur le plan biogéographique, il introduit des concepts nouveaux comme ceux de :

— modèle biogéographique établi sur la structure locale du paysage;

— modèle régional;

— famille de modèles,

qui sont autant d'unités taxinomiques.

• Sur le plan géographique régional, il permet de préciser de manière quantitative divers aspects biogéographiques et notamment la transition aquitaine-méditerranéenne dans la région charnière de Razès, avec les interférences montagnardes qu'elle comporte.

• Sur le plan de la méthodologie enfin, il démontre la validité de deux notions capitales :

— celle d'une synthèse progressive, hiérarchisant en fonction d'échelles décroissantes, l'introduction des variables dans l'analyse, et cherchant à ces divers niveaux de l'échelle les structures fondamentales correspondantes du phénomène;

— fondée à chaque niveau sur l'analyse *in situ* des faits biogéographiques dans toute la complexité de leurs multiples états et de leurs relations mutuelles, la méthode évite l'écueil d'une généralisation de résultats acquis, d'un niveau d'échelle à l'autre.

Dans l'analyse des systèmes complexes ainsi rencontrés au cours de cette démarche, les méthodes multivariées fournissent l'outil d'une investigation objective, conduisant à une connaissance structurelle du phénomène.

RÉSUMÉ

Au cours d'une analyse régionale de la distribution de l'utilisation du sol, 35 paysages locaux, observés dans le Razès sont comparés, classés et cartographiés.

Chacun d'eux est représenté par un modèle biogéographique qui en constitue la synthèse, sous la forme matricielle. La comparaison est effectuée après analyse multivariée (analyse des composantes principales) qui met en évidence des systèmes d'utilisation du sol, stables du point de vue géographique et fondamentaux pour la région. Ces systèmes définissent des tendances biogéographiques autour desquelles s'organise la distribution des paysages locaux.

Diverses notions sont mises successivement en évidence et discutées, comme celles de modèle biogéographique régional, de famille de modèles, de tendance biogéographique. Elles constituent les fondements d'une taxinomie régionale qui s'exprime finalement dans une carte à 5 couleurs.

SUMMARY

Regional analysis of a land use pattern is carried out on the basis of the comparison, the classification and the cartography of 35 local landscapes of the Razès region (France). Each of them

is summarized by a biogeographical model which is a matrix. Multivariate analysis (Principal component analysis) points out the main land use systems in this region involving tendencies upon which is based the regional structure of land use pattern. Several concepts such as regional model, group of models, biogeographical tendencies are successively pointed out and discussed. They are basic concepts of landscape delimitation resulting in the five colours map presented in this paper.

ZUSAMMENFASSUNG

Im Verlauf einer regionale Analyse der Bodennützung Verteilung, werden fünfunddreißig (35) im Razes (France) beobachteten örtlichen Landschaften, verglichen, geordnet und auf einer Karte gezeigt.

Jede wird durch einem biogeographischen matrix-formigen Modell der die Landschaftsynthese bildet, dargestellt. Die Vergleichung wird nach einer Faktorenanalyse (Hauptkomponentenanalyse) gemacht, die die geographisch beständigen und für das Gegendröndlichen Bodennützunggefüge an den Tag legt. Diese bestimmen biogeographischen Tendenzen (Richtungen) herum welche die Verteilung den örtlichen landschaften geordnet wird.

Verschiedene Begriffe werden nacheinander im Licht gestellt und erörtert, zum Beispiel : regionale biogeographisch Modell, Modellgruppe, biogeographisch Richtung. Sie bilden die Grunde einer regionale Taxinomie das, endlich durch einer fünffarbigen Karte ausgedrückt wird.

BIBLIOGRAPHIE

- BENZECRI, J.P., 1963. Cours de linguistique mathématique, 4^e et 5^e leçons. Rennes.
- BERY, B.L.J., 1961. A method for deriving multifactor uniform regions. *Przeglad Geograficzny*, 33 (2), 264-279.
- CHORLEY, R.J., 1964. Geography and analogue theory. *Ann. Assoc. Geogr.*, 54 (1), 127-137.
- CORDIER, B., 1965. L'analyse factorielle des correspondances. *Thèse III^e cycle Fac. Sci. Université de Rennes*.
- PHIPPS, M., 1966. Introduction au concept de modèle biogéographique. *Actes II Symp. internat. photointerpr., Paris*, 4 (2), 41-49; Technip.

- PHIPPS, M., 1968. Recherche de la structure d'un paysage local par les méthodes de l'analyse multivariable. *C.R. Acad. Sc. Fr.*, 266 (D), 224-227.
- POISSONET, P., 1966. Place de la photo-interprétation dans un programme d'étude détaillé de la flore, de la végétation et du milieu. *Actes II Symp. internat. photo-interp., Paris*, 4 (2), 51-55.
- REUHLIN, M., 1964. Méthodes d'analyse factorielle à l'usage des Psychologues. *Biblioth. sc. internat., P.U.F.*
- REY, P., 1962. Les perspectives fondamentales de la cartographie de la végétation. Notes et doc. n° 1. *Serv. Carte Vég. C.N.R.S., Toulouse.*
- STEINER, D., 1965a. Die Faktorenanalyse -ein modernes statistisches Hilfsmittel des Geographen für die objektive Raumgliederung und Typenbildung. *Geographica Helvetica*, 20 (1), 20-34.
- STEINER, D., 1965b. A multivariate statistical approach to climatic regionalization and classification. *Jdsch. Konink. Nederl. Aardrij. Genoot.*, 82 (4), 329-347.
- THOMSON, G.W., 1948. The factorial analysis of human ability. *Univ. of London Press*, 1948.

Reçu le 16 juin 1968.

Il s'agit de deux chasmophytes strictes, reviviscences et de deux chasmophytes facultatives.

Chasmophytes strictes :

Notochlaena vellea R. Br., dont la seule station connue en France se trouve dans une vallée de la région de Banyuls ;

Ceterach officinarum Willd., assez connue dans l'Ouest, le Sud-Est et la région méditerranéenne de la France ;

La seule des plantes et l'autre strictement comme portant une

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

feuille morte, les feuilles mortes sont disposées au-dessous de la

DONNÉES

ÉCOLOGIQUES ET ÉCOPHYSIOLOGIQUES SUR CERTAINES FOUGÈRES DE LA RÉGION DE BANYULS

par Y. BOYER

Laboratoire de Physiologie végétale, Paris

SOMMAIRE

Quatre Fougères de la région de Banyuls, dont deux chasmophytes strictes : *Notochlaena vellea* et *Ceterach officinarum*, et deux chasmophytes facultatives : *Polypodium vulgare* et *Grammitis leptophylla* ont été retenues. Les deux premières sont connues pour leur reviviscence. Après quelques données écologiques, une étude de l'écophysiologie de l'eau permet de déterminer le degré de résistance à la sécheresse des feuilles de ces Fougères.

Dans le cadre de l'étude du phénomène de reviviscence que nous avons entreprise, nous avons été amenée à faire une étude écologique et écophysiologique de 4 Fougères européennes afin d'en déterminer le degré de résistance à la sécheresse et éventuellement le degré de reviviscence.

I. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STATIONNELLE

Les Fougères étudiées appartiennent toutes à la famille des Polypodiacées.

Il s'agit de deux chasmophytes strictes, réputées reviviscentes, et de deux chasmophytes facultatives.

a) *Chasmophytes strictes* :

Notochlaena vellea R. Br., dont la seule station connue en France se trouve dans une vallée de la région de Banyuls;

Ceterach officinarum Willd., assez commun dans l'Ouest, le Sud-Est et la région méditerranéenne de la France.

Ce sont des plantes vivaces, à tige souterraine courte portant une touffe dense de feuilles lobées. La tige et les feuilles sont recouvertes de nombreuses soies : soies allongées monocellulaires dans le cas du *Notochlaena*, pluricellulaires en forme d'écaillés dans le cas du *Ceterach*.

b) *Chasmophytes facultatives* :

Polypodium vulgare L., commun en France. C'est aussi une plante vivace à tige souterraine traçante, couverte de nombreuses soies. Les feuilles lobées sont disposées en deux rangées sur cette tige. Ces feuilles sont dépourvues de soies.

Grammitis leptophylla Sw., assez commun dans la région méditerranéenne, assez rare par ailleurs en France. Contrairement aux trois précédentes, c'est une espèce annuelle, à tige souterraine très réduite, couverte de soies, portant 4 à 5 feuilles seulement. Ces feuilles sont dépourvues de soies.

Dans la région de Banyuls, ces 4 espèces poussent en des stations très proches les unes des autres, sur des rochers et des murettes en micaschistes, mais avec une exposition différente selon l'espèce.

Les récoltes ont eu lieu dans une oliveraie abandonnée, dont les murettes, construites par l'homme pour retenir la terre, n'avaient pas été remaniées depuis de nombreuses années.

Le *Notochlaena* occupe très souvent des diaclases dans les rochers ou des interstices de murettes exposées au Sud-Est, au Sud et au Sud-Ouest uniquement. Il est associé à une autre Fougère, plus commune dans la région méditerranéenne : *Cheilanthes odora* Sw.

Tout à côté de cette station, mais sur des rochers et des vieux murs exposés à l'Est et au Nord-Est, parfois au Sud-Est, on trouve le Polyode vulgaire et le Cétérach dans les endroits relativement secs (haut de pente, sommet de vieux murs), et le *Grammitis* dans les endroits plus humides (bas de pente, base des vieux murs et même éboulis de terre en bas de pente).

La répartition géographique et stationnelle de ces Fougères laisse donc à penser que leurs exigences sont très différentes.

Le *Notochlaena*, par sa localisation très stricte, paraîtrait le plus exigeant sur les conditions du milieu. Il supporte cependant

de fortes sécheresses : il est connu pour être reviviscent. Le Cété-rach, également réputé reviviscent, semble moins exigeant que le Notochlaene (répartition géographique et stationnelle plus large). Le Polypode vulgaire, résistant à la sécheresse, paraît peu exigeant sur les conditions climatiques et microclimatiques, si l'on considère sa répartition très large. Le Grammitis exige une température moyenne élevée et accomplit son cycle biologique annuel pendant les quelques mois pluvieux.

II. — DONNÉES CLIMATOLOGIQUES (*)

Les mesures de pluviométrie, d'évaporation, de température et d'énergie solaire ont été effectuées en un lieu distant de quelques centaines de mètres du lieu de nos récoltes.

La *pluviométrie* annuelle (moyenne pour les quatre dernières années) est de 1 145 mm. Les mois les plus pluvieux sont février et mars (environ 100 mm par mois), novembre et décembre (environ 300 mm par mois). La saison pluvieuse a donc lieu approximativement de novembre à mars. A l'inverse, les mois les plus secs sont juin et juillet (10 mm de pluie au maximum par mois).

La *température* (prise à 7 heures le matin) est de 15 à 16 °C (moyenne annuelle). On note les moyennes mensuelles les plus élevées en juillet-août (24 à 25 °C), les plus basses en janvier (6 à 8 °C).

L'*évaporation* (mesurée par la méthode de Piche) est la plus forte en juillet-août (140 à 200 mm); la plus faible pendant la saison pluvieuse (2 à 3 mm).

L'*énergie solaire* (mesurée par un solarigraphe J. Richard) est la plus élevée en juin et en juillet (en moyenne 0,50 cal/cm²/mn), la plus faible en décembre et en janvier (en moyenne 0,15 cal/cm²/mn).

Ces renseignements météorologiques n'ont toutefois qu'une valeur indicative en raison de la complexité du milieu. La topographie et le substrat géologique permettent un drainage des eaux rapide, aggravé par l'absence de sol *sensu stricto* n'assurant pas de rétention de l'eau. De même, le relief accidenté implique des expositions très tranchées.

On peut dire cependant qu'il s'agit d'un climat très contrasté avec une saison où la pluviométrie et une température élevée assurent la pleine croissance des plantes, et une saison presque aride où les conditions édaphiques l'emportent sur les conditions

(*) Ces renseignements nous ont été communiqués par MM. BOUTIÈRE et JACQUES, du Laboratoire Arago à Banyuls.

climatiques. Ainsi, à la fin du mois de mars, on trouve parmi les plantes à enracinement relativement peu profond, à quelques décimètres de distance, des sujets complètement fanés et des sujets turgescents.

Les teneurs en eau du « sol interstitiel » exploré par les racines des Fougères étudiées fournissent également un exemple de la diversité des micromilieus.

Les valeurs trouvées pour des prélèvements opérés le même jour à la même heure, à des niveaux différents dans les rochers, figurent dans le tableau suivant. Nous y indiquons également le déficit en eau atteint par les feuilles des Fougères récoltées sur ces « sols ».

TABLEAU I

Teneurs en eau de différents « sols » et déficit hydrique des feuilles de Fougères poussant sur ces sols. (Le déficit hydrique est exprimé par la quantité d'eau perdue % de la teneur en eau au maximum de turgescence). Chaque valeur correspond à la moyenne de 3 mesures. Pour le déficit hydrique, il s'agit de mesures effectuées sur une même feuille : nous donnons dans ce tableau les valeurs limites trouvées.

	teneur en eau du sol % du sol sec à 100 °C	déficit hydrique des feuilles adultes
Récolte du 22 Avril 1966		
<i>Notochlaena vellea</i>	{ 2 { 3,1	{ 78-79 { 40-56
<i>Ceterach officinarum</i>	{ 1,4 { 3,6	{ 94 { 40-63
<i>Grammitis leptophylla</i>	{ 0,9 { 3,6	{ 81-86 { 70-74
Récolte du 27 avril 1966		
<i>Polypodium vulgare</i>	{ 4,6 { 8,3	{ 89-93 { 22-23

Il faut noter les valeurs très faibles de la teneur en eau de ces « sols ». A l'époque où les prélèvements ont été effectués, il était tombé seulement 3 mm d'eau pendant le mois précédent. D'un lieu de prélèvement à l'autre, les valeurs peuvent varier du simple au double, voire au triple.

Pour une espèce donnée, les différences de déficit hydrique sont également grandes que ce soit pour un même lieu de prélève-

ment ou d'un prélèvement à l'autre. Ainsi, pour une teneur en eau du sol de 1,4 %, les feuilles adultes du Cétérach atteignent un déficit proche de leur déficit létal; leurs lobes sont faiblement enroulés quand le sol contient 3,1 % d'eau. Les différences sont plus marquées encore entre le déficit hydrique des feuilles du Polypode vulgaire quand la teneur en eau du sol passe de 4,6 à 8,3 %.

L'examen de ces résultats suggère cette autre remarque : pour une même teneur en eau du sol, le Grammitis a atteint un déficit nettement plus élevé que celui du Cétérach.

III. — PROPRIÉTÉS DE RÉTENTION DE L'EAU DES SOLS INTERSTITIELS

Les propriétés de rétention de l'eau de ces « sols » étaient intéressantes à étudier.

Nous avons mesuré la capacité de rétention (field capacity) par la méthode de succion (de Bouyoucos).

Nous avons obtenu des valeurs qui varient de 29 à 30 % (teneur en eau rapportée au poids de sol sec à 100 °C). Elles correspondent à la capacité de rétention d'un sol limoneux à limono-argileux. Ces valeurs paraissent faibles relativement à un sol argileux ou organique. Mais la marge d'eau disponible (capacité de rétention moins point de fanaison temporaire) est élevée : 28 % en moyenne.

Il aurait été plus intéressant du point de vue écophysologique de connaître la quantité d'eau disponible en valeur absolue. Il est très difficile de recueillir intégralement le sol exploré par des racines qui s'insinuent très profondément entre les fissures de rochers.

IV. — ÉTUDE ÉCOPHYSIOLOGIQUE DE L'EAU

Nous avons étudié la vitesse de déshydratation, mesuré la capacité hydrique et déterminé le déficit létal des feuilles.

a) DÉSHYDRATATION DES FEUILLES.

1. *Etude expérimentale.*

Nous avons déterminé expérimentalement la perte de poids de feuilles détachées, en fonction du temps.

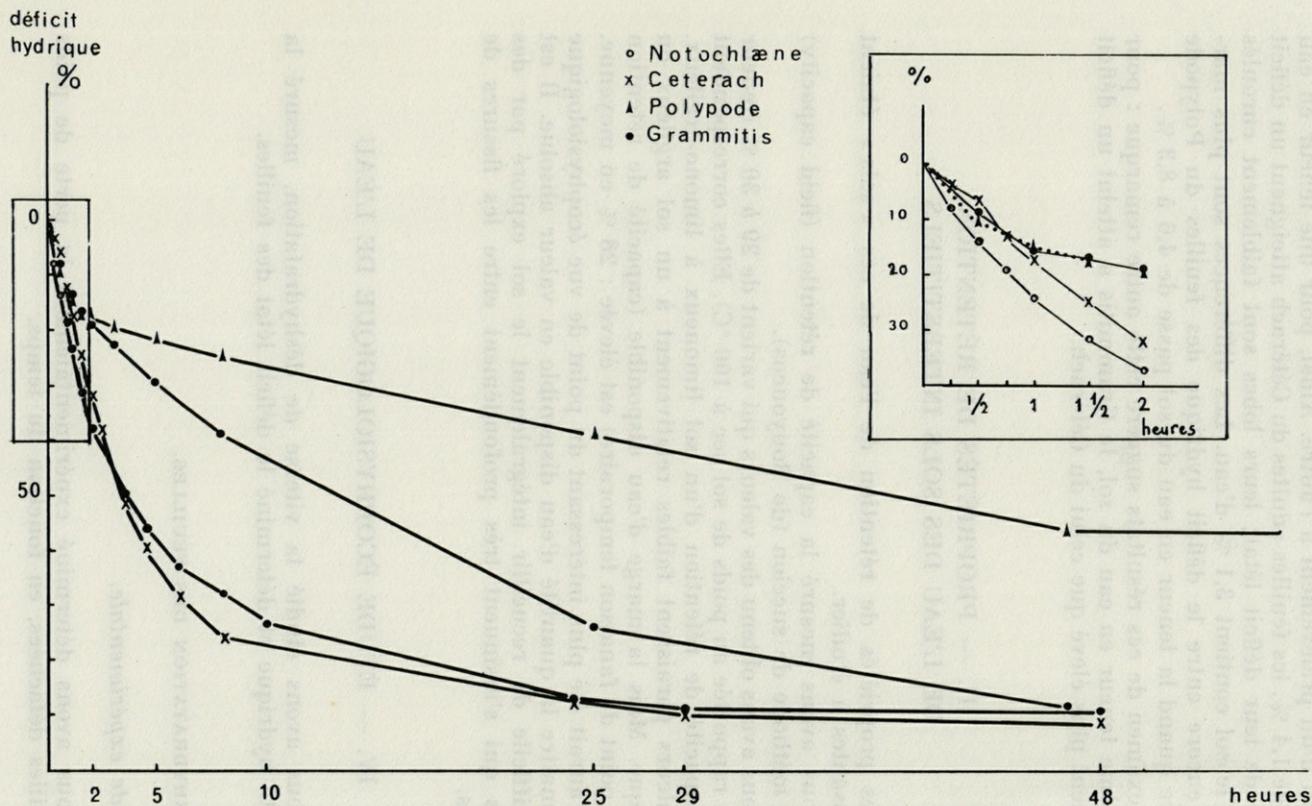


FIG. 1. — Etude comparée de la vitesse de déshydratation des feuilles.
 En ordonnées : le temps en heures; en abscisses : le déficit hydrique (eau perdue % de l'eau au maximum de turgescence).

Après la récolte, les plantes entières sont placées en atmosphère saturée en eau, les racines plongeant dans l'eau. Après 24 h, temps généralement suffisant pour permettre aux feuilles de reprendre turgescence, on prélève des feuilles ayant achevé leur complet développement que l'on pèse immédiatement. On les laisse se faner dans une enceinte à 22 °C et 65 % d'humidité relative et on les pèse périodiquement. Chaque série de mesures a porté sur des lots de 10 feuilles de chaque espèce. Deux séries consécutives ont été réalisées.

Nous avons exprimé les résultats d'une part, en quantité d'eau perdue rapportée à la teneur en eau au maximum de turgescence ou déficit hydrique, d'autre part, en milligrammes d'eau transpirée pendant une heure et rapportée au milligramme de matière sèche ou intensité de transpiration.

La moyenne des résultats apparaît dans la Figure 1 et le tableau suivants :

TABLEAU II

Intensité de transpiration comparée (mg eau/h/mg de matière sèche).

après	1 h.	2 h.	3 h.	5 h.	24 h.	48 h.	120 h. de fanaison
N.v.	0,94	0,39	0,30	0,18	0,035	0,01	
G.l.	0,74	0,30	0,24	0,21	0,12	0,035	
C.o.	0,52	0,43	0,36	0,18	0,025	0,005	
P.v.	0,40	0,10	0,075	0,05	0,015	0,01	0,005

N.v. pour *Notochlaena vellea*, G.l. pour *Grammitis leptophylla*,
C.o. pour *Ceterach officinarum*, P.v. pour *Polypodium vulgare*.

2 Déshydratation dans les conditions naturelles.

Nous avons calculé, au moment des récoltes, le déficit hydrique des feuilles, donc le degré de flétrissement atteint dans les conditions naturelles après une période de sécheresse plus ou moins longue.

Nous avons séparé pour quelques sujets les feuilles en voie de croissance (encore enroulées en crosse) des feuilles adultes, c'est-à-dire complètement développées, et éventuellement parmi elles, deux âges différents représentés par une position plus ou moins externe dans la touffe : les plus externes étant les plus âgées.

Nous donnons les résultats dans le tableau suivant :

TABLEAU III

Déficit hydrique atteint par les feuilles dans les conditions naturelles
(les récoltes du 22 avril 1966 et du 27 avril 1966
ont eu lieu après une période d'un mois exceptionnellement sèche).

	feuilles en voie de croissance	feuilles adultes	feuilles les plus âgées
Récolte du 22 avril 1966			
<i>Notochlaena vellea</i>	70	78	79
	27	40	56
<i>Ceterach officinarum</i>	45		63
	83	84	90
Récolte du 27 avril 1966			
<i>Polypodium vulgare</i>	7		23
Récolte du 22 mars 1967			
<i>Grammitis leptophylla</i>	22	18	11
	25	12	19
	21	15	12

Après la même période de sécheresse, les valeurs du déficit hydrique diffèrent d'une espèce à l'autre et d'un sujet à l'autre.

Pour un sujet d'une même espèce, le déficit hydrique atteint varie selon l'âge et le rang de la feuille. Chez les sujets du *Notochlaena*, du *Cétérach* et peut-être du *Polypode*, les feuilles en voie de croissance ont atteint un déficit hydrique inférieur à celui des feuilles adultes. Au contraire, chez le *Grammitis*, les feuilles en voie de croissance sont plus déshydratées que les feuilles adultes. C'est un point important à signaler.

b) DÉFICIT LÉTAL.

Sa détermination permet d'apprécier la résistance à la dessiccation (selon la terminologie de LEVITT). La technique est la suivante : les feuilles détachées sont déshydratées jusqu'au moment où, remises en atmosphère saturée en eau, la base plongeant dans l'eau, elles ne reprennent pas turgescence sur toute leur surface. Le déficit létal est celui pour lequel la moitié de la surface est nécrosée (ILJIN). Ce déficit s'exprime par rapport à la teneur en eau au maximum de turgescence.

Les résultats figurent dans le tableau suivant :

TABLEAU IV

Valeurs du déficit léthal (eau perdue % eau au maximum de turgescence)

	déficit léthal
<i>Ceterach officinarum</i>	96
<i>Polypodium vulgare</i>	95
<i>Notochlaena vellea</i>	90
<i>Grammitis leptophylla</i>	70

Ils sont la moyenne de 2 séries consécutives pour le Cétérach, le Notochlaene et le Polypode, 3 séries pour le Grammitis. Chaque série comportait 20 feuilles de Cétérach ou de Notochlaene ou de Polypode, 25 à 30 feuilles de Grammitis.

c) CAPACITÉ HYDRIQUE.

Elle nous renseigne sur la quantité d'eau totale contenue dans les feuilles (après dessiccation à 105 °C). Il est bien évident qu'à intensité transpiratoire égale et à déficit léthal égal, plus une feuille contient d'eau, plus elle atteindra tardivement ce déficit. Elle pourra ainsi supporter avec des dommages moindres une période de sécheresse qui pourrait être fatale si sa durée se prolongeait.

Dans le tableau suivant, nous donnons les valeurs respectives de la capacité hydrique des feuilles des 4 Fougères étudiées. Les mesures ont porté sur les feuilles étudiées précédemment pour la détermination du déficit léthal. Les résultats sont exprimés en quantité d'eau maximum % du poids de matière sèche au maximum de turgescence.

TABLEAU V

Capacité hydrique.

	capacité hydrique
<i>Grammitis leptophylla</i>	85
<i>Notochlaena vellea</i>	78
<i>Polypodium vulgare</i>	77
<i>Ceterach officinarum</i>	76

V. — CONCLUSIONS

A l'examen des courbes de déshydratation, on constate qu'au cours des 2 premières heures, dans les conditions de l'expérience, le Cétérach se déshydrate plus lentement que le Notochlaene. Mais après 3 heures, le Cétérach et le Notochlaene ont atteint sensiblement le même déficit hydrique. Pour les deux espèces, après 29 h de déshydratation, la perte de poids devient très faible.

Le Polypode et le Grammitis ont la même vitesse de déshydratation, intermédiaire entre celle du Cétérach et celle du Notochlaene, pendant la première demi-heure. Après trois heures, la vitesse de déshydratation des feuilles du Grammitis devient sensiblement 3 fois plus élevée que celle des feuilles du Polypode, mais reste plus faible que celle des deux premières espèces.

Si l'on considère les valeurs de l'intensité de transpiration, il apparaît que le Notochlaene reste la Fougère dont les feuilles ont la plus forte intensité de transpiration pendant les deux premières heures. Dans l'ordre décroissant de ces valeurs, ce sont celles du Grammitis qui viennent en deuxième position, puis celles du Cétérach. Par contre, dès la cinquième heure, c'est le Grammitis qui transpire le plus à l'unité de temps. Le Cétérach et le Notochlaene ont alors la même intensité de transpiration. Le Polypode est la Fougère dont les feuilles ont la plus faible intensité de transpiration pendant toute la durée des mesures.

Du point de vue physiologique, les feuilles du Notochlaene sont susceptibles de résister moins bien à la sécheresse que celles du Cétérach : à capacité hydrique égale, elles se déshydratent plus rapidement. Leur déficit létal est plus bas : 90 % au lieu de 95 % pour le Cétérach. Après 50 heures, les feuilles du Notochlaene ont atteint un déficit très proche de leur déficit létal (89 %), celles du Cétérach en sont encore éloignées de 3 %.

Le Grammitis, malgré une vitesse de déshydratation intermédiaire, présente une forte intensité de transpiration plus longtemps que les autres Fougères étudiées. Il atteint ainsi son déficit létal 25 heures après le début de la fanaison, alors qu'il faut 120 heures au Polypode pour atteindre la même valeur de déficit (70 %), son déficit létal étant de 95 %.

Des 4 Fougères étudiées, le Polypode présente en effet la plus grande potentialité de résistance à la sécheresse : intensité de transpiration la plus faible, déficit létal aussi élevé que celui du Cétérach.

L'étude écophysiological de l'eau rend également compte, au moins en partie, de la répartition et des exigences des 4 Fougères étudiées. La plus exigeante quant aux besoins en eau, *Grammitis*, a les feuilles les moins résistantes à la sécheresse. Les feuilles de l'ubiquiste Polypode se révèlent avoir une grande résistance potentielle. Le Cétérach est largement répandu. Il possède des feuilles résistantes à la sécheresse. Le *Notochlaena* pose un problème : il est strictement localisé dans une région de France. Ses feuilles résistent un peu moins bien que celles du Cétérach, mais ce n'est certainement pas le facteur limitant. Les observations et les mesures préliminaires montrent que le pouvoir de survie à la sécheresse de la plante entière est grand, autant chez le *Notochlaena* que chez le Cétérach et le Polypode. Nous chercherons à préciser ce pouvoir de survie chez ces 3 Fougères notamment au stade de prothalle, le *Grammitis* nous servant de plante témoin.

RÉSUMÉ

Quatre Fougères chasmophytes de la région de Banyuls sont étudiées du point de vue écophysiological afin d'en déterminer le degré de résistance à la sécheresse. Il s'agit de *Notochlaena vellea* et *Ceterach officinarum*, toutes deux connues pour leur reviviscence, et de *Polypodium vulgare* et *Grammitis leptophylla*.

Elles supportent une saison presque aride où les conditions édaphiques l'emportent sur les conditions climatiques. Le « sol » exploré par les racines a une capacité de rétention moyennement élevée, un point de fanaison particulièrement faible : la marge d'eau disponible est donc, de ce fait, relativement importante.

L'étude comparée de la vitesse de transpiration, de la capacité hydrique et du déficit létal indique que les feuilles du *Ceterach* résistent mieux à la sécheresse que celles du *Notochlaena*. Les feuilles du Polypode semblent les plus résistantes à la sécheresse. Le *Grammitis*, Fougère annuelle, possède les feuilles les moins résistantes.

SUMMARY

An ecophysiological study has been made on four chasmophyte ferns of the region of Banyuls-sur-Mer, in order to determine their degree of drought resistance. These ferns are *Notochlaena vellea*,

Ceterach officinarum (both are reviviscent), *Polypodium vulgare* and *Grammitis leptophylla*.

They endure an almost arid season where edaphic conditions are preponderant on climatic conditions. The "soil" explored by roots has a high field capacity, a particularly slight point of wilting: the quantity of middingly available water is consequently very important.

The comparative study of transpiration rate, water potential and lethal water loss shows that *Ceterach* leaves resist more than *Notochlaena* leaves. *Polypodium* leaves seem to be the more drought resistant ones. The annual fern *Grammitis* has the least resistant leaves to drought.

ZUSAMMENFASSUNG

Vier Arten von chasmophytischen Farnen aus der Umgebung von Banyuls wurden vom ökophysiologischen Standpunkt untersucht. Zweck der Untersuchung war die Bestimmung des Widerstands gegenüber Trockenheit. Es handelt sich um *Notochlaena vellea* und *Ceterach officinarum*; beide für ihre Wiederbelebung wohl bekannt, sowie *Polypodium vulgare* und *Grammitis leptophylla*.

Sie ertragen eine fast trockene Jahreszeit, wobei die edaphischen Verhältnisse den Klimatischen überlegen sind. Der von den Wurzeln explorierte "Boden" besitzt eine mittlere Retentionkapazität und einen besonders niedrigen Welkungspunkt: Die zu Verfügung stehende Wasser menge ist deshalb relativ gross.

Die vergleichende Untersuchung der Transpirationsgeschwindigkeit, der hydrischen Kapazität und des letalen Defizits zeigen eine grössere Widerstandskraft gegenüber Trockenheit der Blätter von *Ceterach* im Vergleich zu *Notochlaena*. Die Blätter von *Polypodium* scheinen die widerstandsfähigsten gegenüber Trockenheit zu sein. *Grammitis*, einjähriger Farn, besitzt die empfindlichsten Blätter.

BIBLIOGRAPHIE

- BOYER, Y., 1964. Contribution à l'étude de l'écophysiologie de deux Fougères épiphytes : *Platyserium stemaria* (Beauv.) Desv. et *P. angolense* Welch. *Ann. Sci. Nat.*, 12^e série, 5, 87-228.
- DUCHAUFOUR, Ph., 1965. *Précis de pédologie*. Ed. Masson et Cie, Paris.

- ILJIN, W.S., 1927. Ueber die Austrocknungsfähigkeit des leben den Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzellen. *Jb. wiss. Bot.*, **66**, 947-964.
- LEVITT, J., 1962. Techniques used in the measurement of drought resistance. *Coll. Intern. Méthodologie Ecophysiol. Vég.*, Montpellier, Abstr.
- MONTFORT, C. und H. HAHN, 1950. Atmung und Assimilation als dynamische Kennzeichen abgestufter Trockenresistenz bei Farnen und höheren Pflanzen. *Planta*, **38**, 503-515.
- OPPENHEIMER, H.R. et A.H. HALEVY, 1962. Anabiosis of *Ceterach officinarum* Lam. et Dc. *Bull. Res. Counc. Israel*, **11 D3**, 127-147.
- SLATYER, R.O., 1962. Experience with three methods for measuring water potential in plants. *Coll. Intern. Méthodologie Ecophysiol. Vég.*, Montpellier, Abstr.

Reçu le 27 mars 1968.

OBSERVATIONS SUR L'ÉCOLOGIE
DE *TYLOS LATREILLEI* AUDOUIN
(ISOPODE *TYLIDAE*) ET SUR SON COMPORTEMENT
EN MILIEU NATUREL

par Françoise MEAD

Institut de Neurophysiologie et Psychophysiologie
(C.N.R.S., Marseille)

Département de Psychophysiologie Comparée

Récoltant des *Tylos* sur la côte méditerranéenne en vue d'analyser leur comportement sexuel, j'ai pu étudier certains éléments de leur biotope, ainsi que la répartition des individus sur la plage et faire quelques observations sur leur comportement dans les conditions naturelles (activité locomotrice, comportement alimentaire, orientation).

Tylos latreillei Audouin est une espèce halophile. Les deux sous-espèces que nous rencontrons sur les côtes françaises, *T. latreillei sardous* Arcangeli et *T. latreillei europaeus* Arcangeli, vivent dans des biotopes distincts (SOIKA, 1954) : *europaeus* se rencontre sur les plages de sable fin, *sardous* sur les plages de sable grossier. L'une et l'autre, sur ces plages, sont caractéristiques de l'étage supralittoral, situé un peu au-dessus du niveau moyen des hautes marées (PÉRÈS et PICARD, 1955).

I. — DESCRIPTION DES DEUX PRINCIPALES STATIONS PROSPECTÉES

1. *Marseillan-Plage (Hérault).*

Cette plage de sable fin, qui abrite la sous-espèce *europaeus*, fait partie de la longue grève qui s'étend sur une vingtaine de kilomètres entre Sète et Agde.

Large d'une trentaine de mètres environ, elle est limitée à sa partie supérieure par un cordon de dunes. On distingue sur la plage deux lisses : une lisse inférieure située au niveau de la mer et une lisse supérieure située plus loin, à une distance variable suivant les saisons : environ 10 mètres en avril, 8 mètres en juillet et septembre. Ces deux lisses, clairsemées, sont formées principalement par des coquilles de Mollusques, des restes de Crabes, d'Oursins et de Poissons ainsi que par des Algues et d'autres débris végétaux. La lisse supérieure marque la limite supérieure d'une zone où le sable reste humide en surface. Plus haut, pendant les heures d'ensoleillement, le sable est sec en surface; l'épaisseur de sable sec est d'autant plus grande qu'on s'éloigne de la lisse supérieure; au pied de la dune elle atteint 20 à 30 cm. Par sa zonation nette, cette plage permet une étude de la répartition des individus selon les niveaux.

2. *Ile de Porquerolles (Var), petite crique située au voisinage de la Pointe du Grand Langoustier.*

Il s'agit d'une plage de sable grossier peuplée par la sous-espèce *sardous*; sa largeur est de 3 à 6 m suivant les points. A un niveau qui peut changer beaucoup d'une saison à l'autre, et aussi d'un jour à l'autre (tempêtes), s'étend une lisse de Posidonies et d'Algues qui abrite des *Tylos* et des Amphipodes. Au-dessus de la lisse, entre les cailloux, on trouve aussi beaucoup de *Tylos*.

L'existence, à proximité immédiate, d'une autre petite crique à orientation exactement opposée fait de ce lieu un site intéressant pour l'étude de l'orientation des déplacements.

II. — QUELQUES DONNÉES MICROCLIMATIQUES CONCERNANT LE BIOTOPE DE *TYLOS LATREILLEI EUROPAEUS* (Station de Marseillan-Plage)

1. LA TEMPÉRATURE.

Les relevés de juillet ou de septembre (Fig. 1) effectués à quelques centimètres au-dessus de la surface du sable à Marseillan-Plage indiquent, en comparaison avec ceux d'avril, une élévation des maximum et des minimum de l'ordre de 5 à 10°. La période de reproduction, qui se situe en juin et juillet, coïncide avec ce réchauffement.

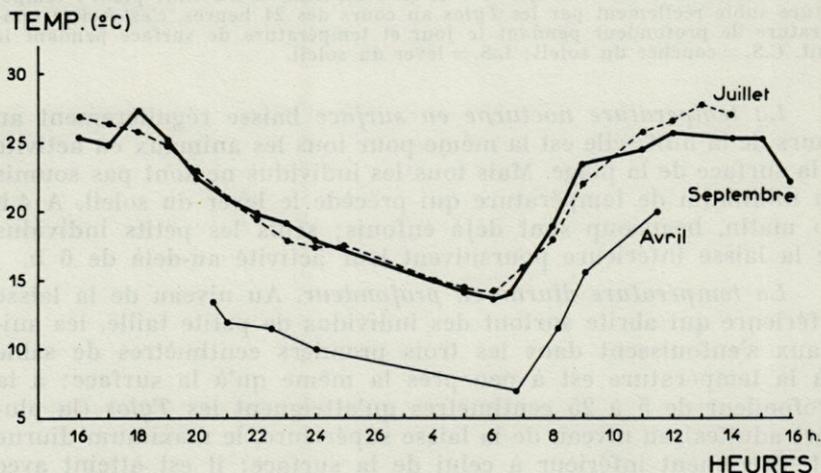


FIG. 1. — Variations saisonnières de la température. Température relevée à la surface du sol à Marseillan-Plage (Hérault) au cours de trois journées d'avril, juillet et septembre.

L'amplitude des variations journalières diminue lorsque la profondeur augmente (Fig. 2). Mais, comme les *Tylos* se déplacent, les variations enregistrées à une profondeur déterminée ne correspondent pas à celles que subissent les animaux. Les *Tylos* font en effet des migrations verticales qui les amènent en surface pendant la journée. Il sera donc plus intéressant de considérer la température nocturne à la surface du sable et la température diurne en profondeur (Fig. 2).

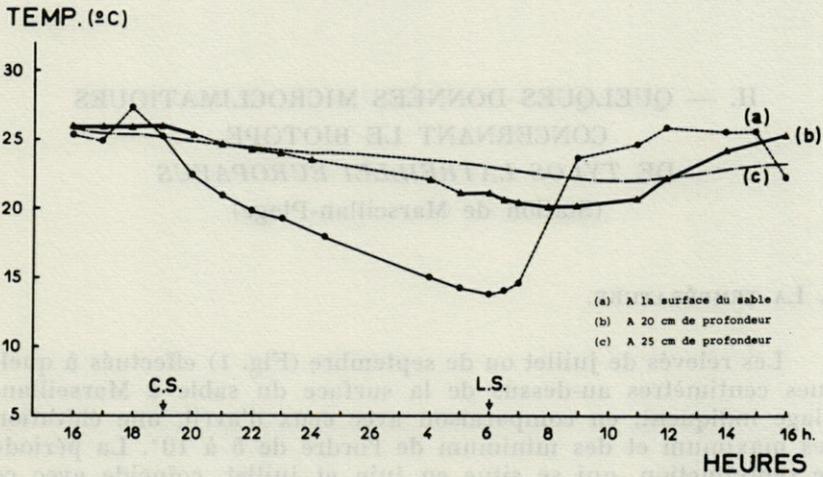


FIG. 2. — Variations de la température relevée à la surface du sol et en profondeur à Marseillan-Plage, le 3 et le 4 septembre. En trait plein : température subie réellement par les *Tylos* au cours des 24 heures, c'est-à-dire température de profondeur pendant le jour et température de surface pendant la nuit. C.S. = coucher du soleil; L.S. = lever du soleil.

La température nocturne en surface baisse régulièrement au cours de la nuit; elle est la même pour tous les animaux en activité à la surface de la plage. Mais tous les individus ne sont pas soumis au minimum de température qui précède le lever du soleil. A 4 h du matin, beaucoup sont déjà enfouis; seuls les petits individus de la laisse inférieure poursuivent leur activité au-delà de 6 h.

La température diurne en profondeur. Au niveau de la laisse inférieure qui abrite surtout des individus de petite taille, les animaux s'enfouissent dans les trois premiers centimètres de sable où la température est à peu près la même qu'à la surface; à la profondeur de 5 à 25 centimètres qu'atteignent les *Tylos* (la plupart adultes) au niveau de la laisse supérieure, le maximum diurne est légèrement inférieur à celui de la surface; il est atteint avec un retard d'autant plus grand que la profondeur est plus importante.

L'amplitude des variations thermiques journalières subies réellement par les *Tylos* n'est donc pas exactement la même pour tous les animaux de la plage; elle varie avec la profondeur de l'enfouissement diurne et aussi avec l'heure de rentrée des *Tylos* dans le sable. Sur les relevés de septembre à Marseillan-Plage (Fig. 2) cette amplitude est de 10 à 12°; en avril elle est de 10 à 13°; c'est pour les plus petits *Tylos* de la laisse inférieure qu'elle est la plus forte.

2. L'HUMIDITÉ RELATIVE.

Mesurée au ras du sol avec un psychromètre à aspiration, elle s'élève au cours de la nuit jusqu'à atteindre un maximum vers 6 h; celui-ci est variable : 85 % H.R. les 28 juillet et 3 septembre 1966, près de 100 % H.R. le 3 avril 1966 (Fig. 3). Pendant la nuit, l'humidité du sol gagne les couches superficielles; la surface du sable est alors humide jusque sur la dune.

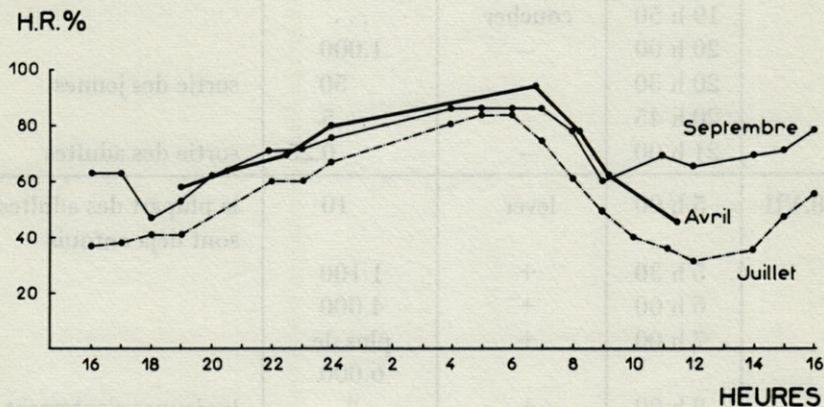


FIG. 3. — Variations de l'humidité relative mesurée au ras du sol à Mar-seillan-Plage (Hérault) au cours des trois journées d'avril, juillet et septembre.

L'activité des *Tylos* en surface se situe donc à un moment où l'humidité relative de l'air croît progressivement. Par ailleurs l'humidification de la couche superficielle du sable dans les parties supérieures de la plage favorise probablement la migration verticale ascendante des *Tylos*.

3. LA LUMIÈRE.

L'éclairement à la surface du sable a été mesuré au coucher du soleil et au lever du jour, c'est-à-dire au début et à la fin de l'activité des *Tylos* (tableau I).

On constate que l'activité des *Tylos* adultes ne débute qu'après la tombée de la nuit. Mais, comme l'a déjà signalé MATSAKIS (1957), les jeunes *Tylos* paraissent moins sensibles à la lumière; ils supportent, le matin en particulier, un éclairement relativement considérable.

TABLEAU I

Eclairement (en lux) relevé le 27 juillet entre 19 et 21 h et le 28 juillet entre 5 et 8 h, et activité des animaux.

Date	Heure	Présence du soleil	Eclairement (lux)	Observations sur l'activité des <i>Tylos</i>	
27.VII	19 h 00	+	6.000	non visibles	
	19 h 30	+	4.000		
	19 h 50	coucher	...		
	20 h 00	—	1.000		
	20 h 30	—	50		sortie des jeunes
	20 h 45	—	5		
	21 h 00	—	0,25		sortie des adultes
28.VII	5 h 00	lever	10	la plupart des adultes sont déjà enfouis	
	5 h 30	+	1.100		
	6 h 00	+	4.000		
	7 h 00	+	plus de 6.000		
	8 h 00	+	“		les jeunes s'enterrent progressivement.
	9 h 00	+	“		

III. — LA RÉPARTITION DES *TYLOS LATREILLEI* (SOUS-ESPÈCE *EUROPAEUS*) A MARSEILLAN-PLAGE

Sur une plage de sable fin, la présence des *Tylos* est révélée par les nombreux trous que les animaux ont laissés à la surface du sable en sortant ou en s'enfouissant. Les orifices de rentrée déjà décrits par SOIKA (1954) se distinguent nettement des orifices de sortie par la présence d'une margelle de sable.

Au milieu de la journée les trous sont seulement visibles dans la moitié inférieure de la plage; ils sont nombreux en particulier au niveau des laisses. Mais aux premières heures du jour on voit aussi des trous au-dessus de la laisse supérieure, parfois même jusqu'au pied de la dune. Lorsque dans la matinée le sable de la moitié supérieure sèche, les margelles s'effondrent et les trous s'effacent.

La simple observation des trous en surface montre que les *Tylos* ne se répartissent pas au hasard sur toute la largeur de la plage. Bien qu'il y ait à tous les niveaux des orifices de toutes dimensions, les plus petits dominent au niveau de la laisse inférieure, alors qu'au-dessus de la laisse supérieure les trous sont creusés en majorité par de gros *Tylos*.

Des récoltes (tamisage ou récolte manuelle) ont été faites pendant la phase de repos en profondeur des *Tylos* et pendant la phase d'activité nocturne des animaux en surface dans trois zones de la plage :

- au niveau de la laisse inférieure (niveau A de la Fig. 4),
- dans une zone moyenne de la plage, entre les lasses inférieure et supérieure (niveau B de la Fig. 4),
- au-dessus de la laisse supérieure (niveau C de la Fig. 4).

Pour l'étude de la distribution des animaux sur la plage, il s'est avéré plus pratique d'exprimer la taille des individus par une mesure de largeur : la longueur d'un Cloporte volvationnel dépend trop de son degré d'étirement.

Les diagrammes de la Figure 4 et les histogrammes de la Figure 5 permettent de comparer la composition des relevés effectués en juillet et septembre aux trois niveaux indiqués.

Répartition en juillet. La sécheresse des parties supérieures de la plage en limite beaucoup l'accès aux *Tylos*, et presque toute la population se répartit entre le niveau de la mer et la laisse supérieure. Au niveau de la laisse inférieure (A juillet, Fig. 4) les petits individus de 2 à 4 mm de large sont très nombreux : ils représentent les 2/3 du relevé ; le tiers restant est constitué principalement par des femelles de 4 à 6 mm. Dans la zone moyenne de la plage (B juillet, Fig. 4) les petits *Tylos* ne représentent plus qu'1/3 du relevé. Les deux autres tiers renferment des femelles de 4 à 6 mm et des mâles de 4 à 8 mm de large.

Répartition en septembre. Les *Tylos* sont présents sur toute la largeur de la plage. Au niveau de la laisse inférieure (A septembre, Fig. 4), les petits individus de 2 à 4 mm de large constituent, comme en juillet, au moins les deux tiers de la population à ce niveau. La zone moyenne de la plage, par contre, s'est appauvrie en gros individus de plus de 6 mm : leur proportion, qui était en juillet de 18 % (relevé diurne) ou de 27 % (relevé nocturne), tombe à 7 % en septembre (B septembre, Fig. 4). Ces gros individus, qui en septembre quittent la partie moyenne de la plage, se retrouvent dans le relevé établi au-dessus de la laisse supérieure, où ils représentent près du tiers de la population à ce niveau (C, Fig. 4). Les individus de 4 à 6 mm se répandent aussi au delà de la laisse supérieure ; leur proportion est à peu près la même dans la zone moyenne (64 %) et dans la zone supérieure (58 %). Les petits individus de 2 à 4 mm, dont la proportion au niveau moyen de la plage est (comme en juillet) d'environ 1/3, ne dépassent guère la laisse

La simple observation des trous en surface montre que les Tylos ne se répartissent pas au hasard sur toute la largeur de la plage. Bien qu'il y ait à tous les niveaux des mâles de toutes dimensions, les plus petits se trouvent au niveau de la laisse inférieure alors que les plus grands se trouvent au niveau de la laisse supérieure.

JUILLET

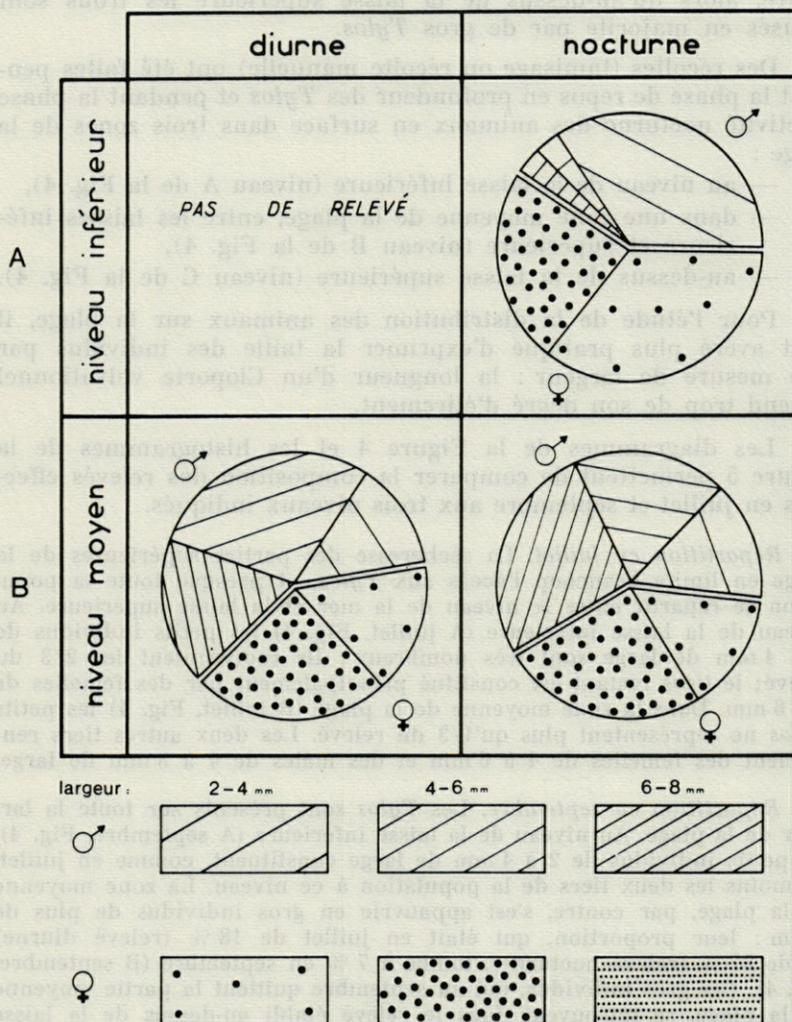
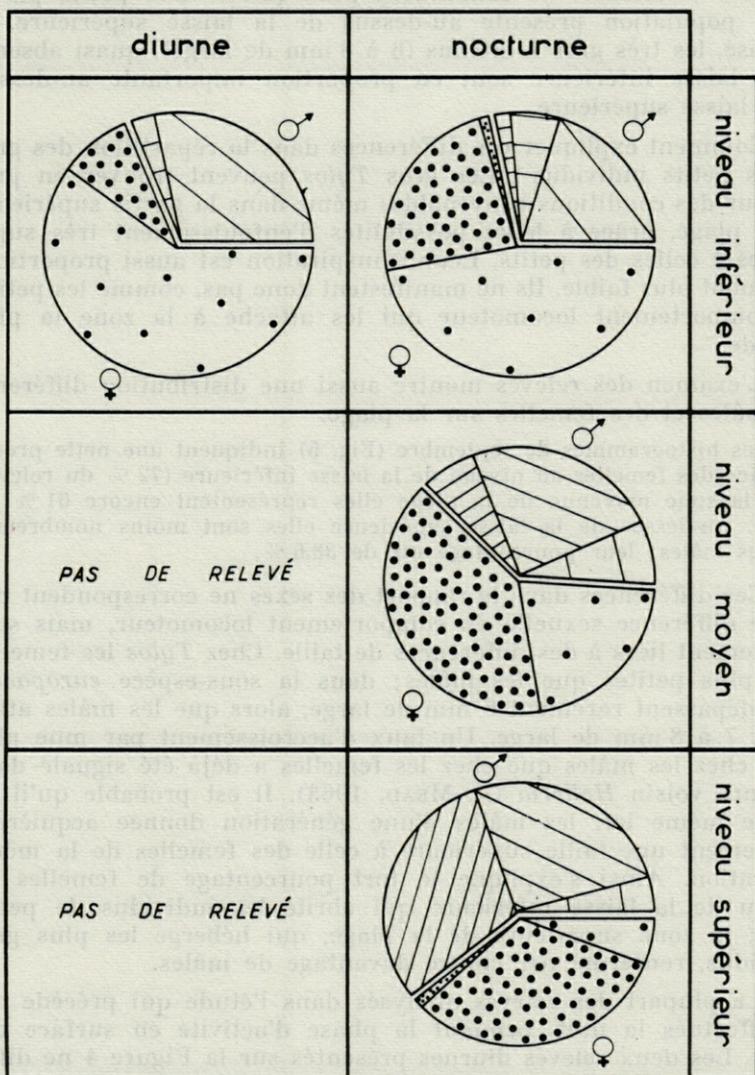


FIG. 4. — Répartition des *Tylos europaeus* mâles et femelles aux différents niveaux de la plage en fonction de leur taille, aux mois de juillet et septembre.

SEPTEMBRE



supérieure; ils représentent seulement 10 % de la population présente en septembre dans la partie supérieure de la plage.

Ces données indiquent bien une répartition des *Tylos* en fonction de leur taille. Les petits, largement représentés au niveau de la laisse inférieure, ne constituent plus qu'une très petite partie de la population présente au-dessus de la laisse supérieure. A l'opposé, les très gros individus (6 à 8 mm de large), quasi absents de la laisse inférieure sont en proportion importante au-dessus de la laisse supérieure.

Comment expliquer ces différences dans la répartition des gros et des petits individus ? Les gros *Tylos* peuvent trouver en profondeur des conditions convenables même dans la partie supérieure de la plage, grâce à leurs possibilités d'enfouissement très supérieures à celles des petits. Leur transpiration est aussi proportionnellement plus faible. Ils ne manifestent donc pas, comme les petits, un comportement locomoteur qui les attache à la zone la plus humide.

L'examen des relevés montre aussi une distribution différente des mâles et des femelles sur la plage.

Les histogrammes de septembre (Fig. 5) indiquent une nette prédominance des femelles au niveau de la laisse inférieure (72 % du relevé). Dans la zone moyenne de la plage elles représentent encore 61 % du relevé. Au-dessus de la laisse supérieure elles sont moins nombreuses que les mâles; leur pourcentage est de 38,6 %.

Ces différences dans le rapport des sexes ne correspondent pas à une différence sexuelle du comportement locomoteur, mais sont simplement liées à des différences de taille. Chez *Tylos* les femelles sont plus petites que les mâles; dans la sous-espèce *europaeus*, elles dépassent rarement 6 mm de large, alors que les mâles atteignent 7 à 8 mm de large. Un taux d'accroissement par mue plus élevé chez les mâles que chez les femelles a déjà été signalé dans le genre voisin *Helleria* (F. MEAD, 1963). Il est probable qu'il en est de même ici; les mâles d'une génération donnée acquièrent rapidement une taille supérieure à celle des femelles de la même génération. Ainsi s'explique le fort pourcentage de femelles au niveau de la laisse inférieure qui abrite les individus de petite taille; la zone supérieure de la plage, qui héberge les plus gros individus, renferme par contre davantage de mâles.

La plupart des relevés analysés dans l'étude qui précède ont été effectués la nuit, pendant la phase d'activité en surface des *Tylos*. Les deux relevés diurnes présentés sur la Figure 4 ne diffèrent pas beaucoup des relevés nocturnes correspondants. On note cependant sur le relevé diurne de septembre effectué à la laisse inférieure l'absence des plus gros individus de 6 à 8 mm de large.

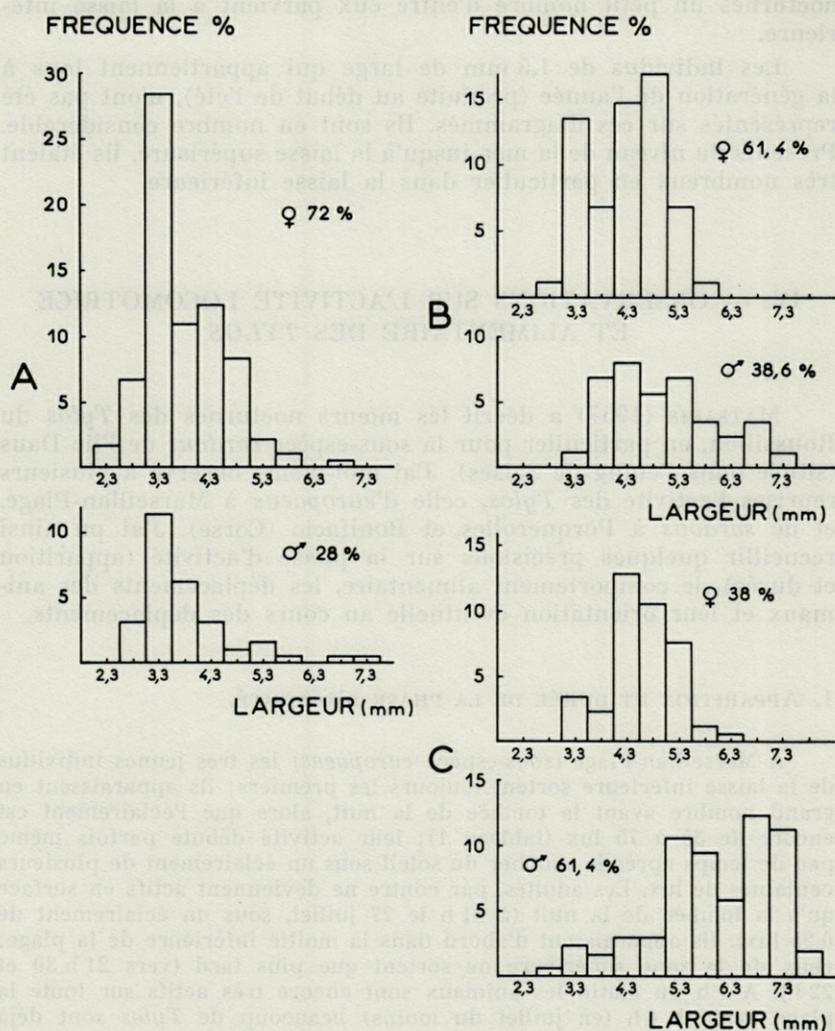


Fig. 5. — Relevés de population effectués la nuit en septembre, à Mar-seillan-Plage à la surface du sable :

A = au niveau de la laisse inférieure (140 individus) ;

B = entre la laisse inférieure et la laisse supérieure (88 individus) ;

C = au-dessus de la laisse supérieure (172 individus).

Les plus gros *Tylos* logent en effet pendant le jour dans les parties moyennes et supérieures de la plage comme j'ai pu le constater au cours de plusieurs récoltes ; mais au cours de leurs déplacements

nocturnes un petit nombre d'entre eux parvient à la laisse inférieure.

Les individus de 1,5 mm de large qui appartiennent tous à la génération de l'année (produite au début de l'été), n'ont pas été représentés sur ces diagrammes. Ils sont en nombre considérable. Présents du niveau de la mer jusqu'à la laisse supérieure, ils étaient très nombreux en particulier dans la laisse inférieure.

IV. — OBSERVATIONS SUR L'ACTIVITÉ LOCOMOTRICE ET ALIMENTAIRE DES *TYLOS*

MATSAKIS (1957) a décrit les mœurs nocturnes des *Tylos* du Roussillon, en particulier pour la sous-espèce *sardous* de l'île Daus (située dans l'étang de Salses). J'ai moi-même observé à plusieurs reprises l'activité des *Tylos*, celle d'*europaeus* à Marseillan-Plage, et de *sardous* à Porquerolles et Bonifacio (Corse). J'ai pu ainsi recueillir quelques précisions sur la phase d'activité (apparition et durée), le comportement alimentaire, les déplacements des animaux et leur orientation éventuelle au cours des déplacements.

1. APPARITION ET DURÉE DE LA PHASE D'ACTIVITÉ.

A Marseillan-Plage (sous-espèce *europaeus*) les très jeunes individus de la laisse inférieure sortent toujours les premiers; ils apparaissent en grand nombre avant la tombée de la nuit, alors que l'éclairement est encore de 35 à 75 lux (tableau 1); leur activité débute parfois même peu de temps après le coucher du soleil sous un éclairement de plusieurs centaines de lux. Les adultes, par contre ne deviennent actifs en surface qu'à la tombée de la nuit (à 21 h le 27 juillet, sous un éclairement de 0,25 lux). Ils apparaissent d'abord dans la moitié inférieure de la plage; ceux de la zone supérieure ne sortent que plus tard (vers 21 h 30 et 22 h). A 1 h du matin les animaux sont encore très actifs sur toute la plage, mais à 4 h (en juillet du moins) beaucoup de *Tylos* sont déjà rentrés. Seule la laisse inférieure reste le siège d'une activité importante. De 6 h à 8 h, en juillet également et par conséquent bien après le lever du soleil, les petits *Tylos* de la laisse inférieure restent seuls actifs. A 9 h on n'observe plus de *Tylos* en surface. Cette plus faible sensibilité des petits individus à la lumière, je l'ai observée également dans une autre station: au Port de Bonifacio, où de jeunes *Tylos* de la sous-espèce *sardous* se déplaçaient encore à 9 h 30, en été sur la grève.

En conclusion, les *Tylos* ont évidemment une activité nocturne. Cependant la phase d'activité en surface peut être beaucoup plus

longue chez le jeune que chez l'adulte. Elle débute souvent pour les petits *Tylos* avant la tombée de la nuit et cesse bien après le lever du soleil. Pour beaucoup d'adultes, au contraire, l'activité ne commence qu'après la tombée de la nuit et cesse bien avant l'aube. Avant la nuit, j'ai pu observer de gros *Tylos*, déjà remontés à la surface du sable, qui se tenaient immobiles dans l'ombre de leur galerie de sortie. Cette observation incite à penser que la sortie peut être déclenchée, chez des animaux déjà actifs, par le passage de l'éclairement au-dessous d'un certain seuil, qui serait plus élevé chez le jeune que chez l'adulte.

L'humidité intervient aussi dans le déclenchement de la phase d'activité; les *Tylos*, de taille moyenne ou grande, sortent en effet plus tard (22 h en juillet) dans la partie supérieure de la plage que dans la moitié inférieure. Ils n'apparaissent en surface qu'au moment où le sable superficiel s'est humidifié.

La phase d'activité des *Tylos* paraît ainsi commandée par les conditions extérieures de lumière et d'humidité. Des expériences d'actographie réalisées au laboratoire (MEAD, M. 1967, 1968) montrent que les *Tylos* placés dans l'obscurité, à température constante et dans des conditions d'humidité n'offrant pas de variations périodiques journalières, perdent tout rythme d'activité et ne manifestent plus cette longue phase de repos diurne qui caractérise leur rythme naturel; l'activité des animaux se répartit alors par « bouffées » au cours du nyctémère. Le cycle de 24 heures des conditions externes paraît donc indispensable à la manifestation d'un rythme dans l'activité locomotrice des *Tylos*.

2. COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES TYLOS.

C'est au cours de leur activité nocturne que les *Tylos* se nourrissent; ils sont habituellement considérés comme carnassiers. MATSAKIS (1957) a décrit la capture par les *Tylos* de l'île Daus (étang de Salses) de Gammares vivants, nageant au milieu du matelas de Zostères. Comme l'a déjà précisé VANDEL (1960), les *Tylos* s'attaquent aussi aux cadavres de Poissons rejetés par la mer. J'ai moi-même observé des rassemblements trophiques de *Tylos* à Marseillan-Plage (sous-espèce *europaeus*) et à Porquerolles (sous-espèce *sardous*), à l'intérieur de cadavres de Crabes ou d'Ourins et sur des restes de Poissons. Beaucoup de *Tylos* broutent aussi, dans ces deux stations, les Bryozoaires fixés sur des débris végétaux. Mais les végétaux constituent également un aliment important, en particulier les terminaisons fertiles de certaines Algues (*Cystoseires*) rejetées par la mer. A Bonifacio, les *Tylos* (sous-espèce *sardous*) délaissent le bord de l'eau, grimpent vers le haut

de la plage et mangent des feuilles vertes d'*Ecballium* et d'*Atriplex*. Enfin, à Porquerolles, des fragments de poulet cuit et de melon, que j'avais disposés intentionnellement sur la plage, ont attiré de nombreux *Tylos*; toutes les parties tendres ont été rongées.

Les *Tylos* ne sont donc pas exclusivement carnassiers. Ils ont un régime plus large et paraissent s'alimenter en fonction de ce qu'ils trouvent sur les plages, en particulier à partir de débris animaux ou végétaux. L'élevage des *Tylos* n'est pas cependant aussi simple qu'on pourrait le penser : il est difficile, en effet, de trouver un aliment qui soit accepté régulièrement par eux pendant plusieurs mois. Peut-être est-ce là seulement la conséquence d'un mauvais état général dû à d'autres causes.

3. DÉPLACEMENTS EFFECTUÉS PAR LES TYLOS.

a) *Observations des empreintes laissées par les Tylos (sous-espèce europaeus) au cours de leur activité nocturne.* J'ai suivi à Marseillan-Plage le déplacement des *Tylos* sur le sable fin. Dans la zone supérieure de la plage, où le sable est moins mouillé qu'à la partie inférieure et par conséquent moins lourd, les animaux laissent sur le sable l'empreinte de leurs pattes. Cette zone se couvre ainsi de pistes de 10 à 20 m de long, qui restent visibles jusqu'au lendemain, tant que le sable est humide.

Les empreintes laissées par les pattes de *Tylos* sont souvent assez nettes pour qu'on puisse distinguer dans quel sens l'animal s'est déplacé. On constate ainsi que certains *Tylos* s'enterrent au cours d'une montée vers la dune et d'autres au cours d'une descente vers la mer. L'entrecroisement des itinéraires individuels apporte toutefois beaucoup de confusion.

Les pistes qu'on peut suivre présentent sur de grandes longueurs des segments rectilignes. Leur orientation est diverse; il n'a pas été possible de distinguer une direction prédominante. Mais l'allure approximativement rectiligne des trajets parcourus montre que chaque individu suit au cours de son déplacement une direction définie. Cette orientation se manifeste en particulier dans les nombreuses dépressions rencontrées par les *Tylos* à la surface du sable : ils basculent au fond de ces cuvettes, puis en remontent les bords en conservant avec une assez bonne approximation la direction primitive.

b) *Orientation.* L'orientation du déplacement est particulièrement évidente en plein jour, lorsque la mer (vagues, marées) envahit l'habitat des *Tylos*. PARDI (1954b) a décrit les déplacements massifs

de *Tylos* fuyant la marée montante, orientés en direction de la terre. J'ai vu moi-même, en effet, à Porquerolles, des centaines de *Tylos* (jeunes et adultes) apparaître en surface et gagner des zones plus élevées en suivant une trajectoire rectiligne perpendiculaire au rivage. Certains *Tylos* (les plus gros) atteignent la zone sèche, s'y déplacent sur une cinquantaine de centimètres puis font un demi-tour et s'enfouissent en dessous de la limite des deux zones sèche et humide. Les autres (les plus petits) s'enterrent avant d'avoir atteint cette limite.

PARDI (1954a et b) a montré que les *Tylos*, pendant le jour, s'orientent d'après le soleil; quel que soit le lieu de l'expérience, la direction prise par l'animal est celle de la mer sur la plage d'origine si l'animal mis en expérience est placé sur un substrat sec, et la direction opposée s'il est placé sur un substrat humide. La photoménotaxie présentée par l'animal s'accompagne donc d'une correction angulaire qui compense le mouvement apparent du soleil et permet au *Tylos* de s'orienter correctement.

Les expériences conduites par PARDI hors de la plage d'origine sont toutes réalisées dans un récipient expérimental (cloche en verre retournée ou assiette) où le substrat et les conditions d'humidité sont homogènes. J'ai préféré expérimenter en conditions naturelles. Le site de Porquerolles mentionné dans ce travail offre deux plages adjacentes d'exposition strictement opposée (l'une S-O et l'autre N-E); il a paru intéressant d'étudier le comportement des *Tylos* transportés d'une plage à l'autre et soumis ensuite aux conditions naturelles de cette nouvelle plage. Des *Tylos* inondés par les vagues et se déplaçant vers le N-E en direction de la terre, ont été transportés dans un peu d'eau de mer sur la plage voisine et placés dans la zone de balancement des vagues. Les uns conservent alors la direction primitive (N-E) en descendant vers la mer, les autres suivent une direction approximativement parallèle à la côte, soit vers la droite, soit vers la gauche. Mais, dans tous les cas, après avoir subi sur la nouvelle plage deux ou trois inondations successives (1), l'animal modifie sa direction primitive et se déplace vers la terre suivant une nouvelle orientation (S-O). Le changement d'azimut ne se fait pas au hasard mais toujours dans le sens favorable à la survie de l'animal. Les *Tylos* paraissent ainsi *capables de modifier l'orientation* qu'ils présentent sur leur plage d'origine et de *s'adapter rapidement* à des conditions nouvelles. Ce problème est actuellement à l'étude; il est déjà probable que la ménotaxie doublée d'une correction angulaire n'est pas le seul mécanisme qui intervienne dans l'orientation des *Tylos*.

(1) Les *Tylos* qui, descendant vers la mer, arrivent dans la zone constamment balayée par le flot, sont projetés par la vague en direction de la plage, et sont rarement entraînés par le ressac.

V. — CONCLUSIONS

Cette étude limitée à quelques facteurs climatiques propres au biotope de *Tylos latreillei*, à la répartition des individus sur la plage et à leur activité, complète ce qu'on savait déjà de la biologie de cette espèce. Les quelques observations relatives à l'orientation des *Tylos* dans leurs déplacements suggèrent l'existence d'un mécanisme complémentaire qui s'ajoute à la ménotaxie avec correction angulaire mise en évidence par les auteurs. Ce problème mérite une étude approfondie, qui est en cours.

RÉSUMÉ

Une étude des principaux éléments microclimatiques du biotope de *Tylos latreillei*, sous-espèce *europaeus*, a été effectuée à la station de Marseillan-Plage (Hérault). Elle montre en particulier que l'amplitude thermique journalière que subissent ces animaux à activité nocturne peut être considérable : 10 à 13°.

L'humidité du sable de la plage, avec ses variations tant saisonnières que journalières, détermine des déplacements de l'ensemble de la population sur la plage (observation valable aussi pour la sous-espèce *sardous*). Par ailleurs, l'humidification progressive de la couche superficielle du sable, dans la partie supérieure de la plage, après la tombée de la nuit, coïncide avec la sortie des *Tylos* à ce niveau.

Les relevés de population effectués à trois niveaux de la plage montrent une répartition des individus en fonction de la taille. Les gros individus (presque tous des mâles) sont surtout représentés dans la partie supérieure de la plage et les petits individus (parmi lesquels on trouve la plupart des femelles) dans la partie inférieure.

Quelques éléments du comportement des deux sous-espèces françaises de *Tylos latreillei* (*europaeus* et *sardous*) ont été observés. Pendant la nuit, les *Tylos* se nourrissent de débris animaux ou végétaux variés. Au cours des déplacements nocturnes réguliers et des migrations diurnes éventuelles, ils manifestent une orientation. Mais la ménotaxie doublée d'une correction angulaire en fonction de l'heure, mise en évidence par PARDI, ne suffit pas à expliquer certains faits : il en est ainsi en particulier pour le

changement d'azimut à caractère adaptatif que manifestent en certains cas des individus transportés d'une plage sur une autre plage d'orientation opposée.

SUMMARY

Chief microclimatic factors of the biotope of *Tylos latreillei*, subspecies *europaeus*, have been studied on the beach of Marseillan-Plage (Hérault). The daily temperature amplitude experienced by these dark active animals may reach 10° to 13 °C.

Sand moisture with its seasonal and daily change determines migrations of the whole population on the beach (same effect was observed on subspecies *sardous*). Creeping out of *Tylos* on the higher parts of the beach occurs concurrently with moistening of the upper layers of the sand at this level after nightfall.

Population samples at three levels of the beach display an individual distribution according to size. Larger individuals (almost exclusively males) live especially in the higher part of the beach and smaller ones (most females are among these) in the lower part.

Some behavior elements of both french subspecies of *Tylos latreillei* (*europaeus* and *sardous*) have been observed. At night *Tylos* feed upon various animal or vegetal remains. During normal nocturnal and eventual diurnal migrations, they orient themselves. But menotaxy completed with angular correction according to time discovered by PARDI cannot explain some facts: for instance adaptative azimuth change displayed under certain conditions by individuals which are carried from a beach to another one of opposite lie.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Hauptmikroklimafaktoren des Biotops von *Tylos latreillei* subspecies *europaeus* wurden im Marseillan-Plage standort (Hérault) untersucht. Die tägliche Temperaturschwingungsweite, die von diesen nachtaktigen Tieren ertragen wird, erreicht 10 oder 13 °C.

Die Feuchtigkeit des Strandsands, mit ihren Jahreszeit- oder Tagesveränderungen veranlasst Wanderungen der ganzen Population durch die Strand (diese Feststellung gilt auch für die Unterart *sardous*). Sonst fällt der Austritt der *Tylos* auf den Strandoberteilen

zusammen mit dem Feuchtmachen der Sandoberlagen auf jener Höhe, nach Dunkelheitseinbruch.

Populationverzeichnisse auf drei Strandhöhen lassen ein Einteilen nach der Grösse erkennen. Die grössere Individuen (fast alle sind Männchen) leben besonders in dem Strandoberteil und die kleinere Individuen (unter denen meiste Weibchen) in dem Strandunterteil.

Einige Verhaltenforschungen auf den beiden französischen Unterarten von *Tylos latreillei* (*europaeus* und *sardous*) wurden angestellt. Bei Nacht, nähren sich *Tylos* mit allerlei Tier- oder Pflanzenüberbleibseln. Während der regelmässigen Nachtwanderungen und der mögliche Tageswanderungen, orientieren sie sich. Aber die Menotaxie zusammen mit einer Winkelabänderung nach der Tageszeit, von PARDI festgestellt, kann nicht gewisse Sachen erklären, z.B. der Azimutwechsel mit dem die Individuen sich anpassen, wenn man sie von einem zu einem anderen entgegen liegenden Strand wehbringt.

BIBLIOGRAPHIE

- MATSAKIS, J., 1957. Observations éthologiques sur les *Tylos* (Isopode Oniscoïde) du Roussillon. *Vie Milieu*, VII: 107-109.
- MEAD, F., 1963. Recherches sur l'écologie et le comportement d'un Isopode terrestre, *Helleria brevicornis* Ebner. Thèse 3^e cycle, Fac. Sci. Marseille : 78 p.
- MEAD, M., 1967. Etude du rythme d'activité locomotrice chez les Isopodes, Diplopodes et Chilopodes. 10^e Conf. Intern. des Ethologistes, Stockholm.
- MEAD, M., 1968. Etude des rythmes d'activité locomotrice chez quelques Arthropodes terricoles (Chilopodes, Diplopodes, Isopodes). *Revue du Comportement animal*, sous presse.
- PARDI, L., 1954a. Ueber die Orientierung von *Tylos latreillei* Aud. et Sav. (Crustacea Isopoda terrestria). *Z. Tierpsychol.*, XI: 175-181.
- PARDI, L., 1954b. L'orientamento diurno di *Tylos latreillei* Aud. et Sav. (Crustacea - Isopoda terrestria). *Boll. Ist. Mus. Zool. Univ. Torino*, IV: 167-196.
- PÉRÈS, J.M. et J. PICARD, 1955. Biotopes et biocoenoses de la Méditerranée occidentale comparés à ceux de la Manche et de l'Atlantique nord-oriental. *Archiv. Zool. expér.*, 92: 1-72.
- SOIKA, A.G., 1954. Ecologia, Sistematica, Biogeographia ed evoluzione del *Tylos latreillei* Aud. (Isopoda *Tylidae*). *Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia*, VII: 63-83.
- VANDEL, A., 1960. Faune de France, vol. 64, Isopodes terrestres (1^{re} partie), Lechevallier, Paris, 416 p.

Reçu le 11 juillet 1968.

ASPECT BIOLOGIQUE ET MOLÉCULAIRE DE L'ÉCOLOGIE DES ORTHOPTÈRES DES PYRÉNÉES

par Robert MARTY

*Laboratoire de Zoologie, Laboratoire de Chimie biologique,
Faculté des Sciences de Toulouse*

SOMMAIRE

I. PARTICULARITÉS BIOLOGIQUES ET FACTEURS DE RÉPARTITION	364
1.1. Importance écologique des différents facteurs	364
1.2. Influence des facteurs externes et particularités biologiques	367
II. L'HÉMOLYPHE DES ORTHOPTÈRES : ASPECT BIOCHIMIQUE - IMPORTANCE ÉCOLOGIQUE	388
2.1. Techniques	388
2.2. Résultats	389
2.2.1. Protéïnémie	389
2.2.2. Isoenzyme -acides nucléiques - protéines basiques	390
2.2.3. Les différentes fractions protéiniques de l'hémolymphe : leurs variations écologiques et génétiques	393
III. L'HÉMOLYPHE DES ORTHOPTÈRES : ASPECT MOLÉCULAIRE ET GÉNÉTIQUE DE L'ÉCOLOGIE - PERSPECTIVES ÉVOLUTIVES	399
3.1. L'hémolymphe : milieu intérieur des insectes : aspects écologiques et génétiques	400
3.1.1. Action des facteurs externes : les Ecoprotéines	400

3.1.2. Action du génome : protéines Ecostables ...	407
3.1.2.1. Séparations interspécifiques et intra- spécifiques. Variations interspécifiques.	408
3.1.2.2. Conclusion : protéines écostables et écoprotéines	411
3.2. Le milieu intérieur des insectes : aspect évolutif	413
3.2.1. Relations géniques entre les espèces	413
3.2.2. Les inversions protéiques quantitatives inter- spécifiques	414
Conclusion et Résumés	415
Travaux cités	425

INTRODUCTION

Les différentes biocénoses que nous avons dégagées chez les Orthoptères des Pyrénées (MARTY, 1961, 1969), obéissent à divers facteurs qui conditionnent leur répartition, leur équilibre et leur dynamique.

Après avoir brièvement rappelé l'incidence d'ensemble de ces paramètres, dont le détail écologique apparaît dans l'analyse biocénotique des groupements (MARTY, 1968c, 1969), nous dégageons les particularités biologiques des espèces dans leur milieu. Nous envisageons *l'influence des stimuli externes* dans le déterminisme et l'expression des phénomènes tels que : la diapause (MARTY, 1968a), les différents types de cycle des Orthoptères de montagne, les phénomènes de pigmentogénèse, l'accélération des cycles ovariens, le dimorphisme sexuel protéique, la biosynthèse des protéines de l'hémolymphe.

Nous avons toujours tenté de considérer simultanément trois ensembles : le génome, le milieu intérieur et le milieu extérieur d'où *l'approche moléculaire des problèmes écologiques* envisagés.

I. — PARTICULARITÉS BIOLOGIQUES ET FACTEURS DE RÉPARTITION

1.1. IMPORTANCE ÉCOLOGIQUE DES DIFFÉRENTS FACTEURS.

Nous analyserons, d'abord, les facteurs intervenant sur les paramètres biocénotiques et spécifiques (MARTY, 1969) avant d'exa-

miner les particularités écologiques des espèces de montagne et les incidences internes de ces facteurs (1).

1.1.1. Facteurs de répartition.

Trois facteurs essentiels, intimement liés, déterminent en montagne, la répartition des Orthoptères : la température, l'ensoleillement et l'humidité (MARTY, 1961; DREUX, 1962). Influent, également, la nature et l'évolution du sol, ainsi que la composition et l'aspect phytosociologique du substratum végétal.

Température-altitude.

Étudier l'influence de la température sur la répartition des Orthoptères conduit, surtout en montagne, à étudier la répartition en fonction de l'altitude (ALEXANDER, 1933, 1951, 1960, 1962; ASAHINA, 1966; ANDREWARTHA, 1954, 1961; DOWNES, 1962, 1964, 1965; GALVAGNI, 1959). Ceci est valable, au niveau de la chaîne, à condition que l'on fasse intervenir les gradients atlantiques et méditerranéens, dont nous avons montré l'influence (MARTY, 1969).

Dans tous les cas, on doit éviter de confondre les paramètres du cycle total de l'insecte et les paramètres, observés au moment de la capture, lesquels correspondent à une partie seulement du cycle.

Les oscillations thermiques, par exemple, celles subies par les œufs sous 50 cm de neige, vers 2 400 m, en avril-mai, sont décisives, pour la rupture de diapause. Les conditions d'enneigement et les conditions thermiques subies, peuvent conditionner les cycles (cas des Tétrigidés; MARTY, 1961, 1968a, 1969).

Rôle de l'altitude. Aspect général.

La température diminue en moyenne de 0,5 °C pour une augmentation d'altitude de 100 m. L'amplitude de variation altitudinale des espèces (MARTY, 1969) fournit déjà une première indication sur les variations thermiques spécifiques supportées (CLOUDSLEY-THOMPSON, 1953, 1959, 1961, 1956b; PROSER, 1964).

Aspect microclimatique et écoclimatique.

En dehors des variations thermiques liées à l'altitude, on peut trouver microclimatiquement des vallées plus chaudes (vallée d'Aure) dans les Pyrénées centrales. Les biocénoses voisines de B₄.C (2) dans cette vallée, sont riches en *Glyptothrus* et *Euchor-*

(1) Les définitions des espèces sont celles données par la Faune de France. CHOPARD, 1951 et MARTY, 1961, 1968c, 1969.

(2) Pour les définitions des groupements Pyrénéens d'Orthoptères, voir : MARTY, 1961, 1968e, 1969, 1969a.

thippus pulvinatus. Cette dernière espèce, à tendance thermophile, peut atteindre localement 28 à 30 % de la population.

A l'intérieur du climat régional, ou du microclimat d'une portion de vallée, les influences éoclimatiques peuvent parfois influencer sur le peuplement (KLOMP, 1960, 1962, 1966; KULLENBERG, 1962, 1964, 1965; KOPENEVA, 1962; VARLEY, 1958, 1960). C'est ainsi que *Pezotettix giornai* dépasse 1 000 m dans les Pyrénées centrales, si le biotope présente des surfaces où la roche mère apparaît. Ces faciès de lithosols offrent, ainsi, des biotopes chauds, à l'humidité atmosphérique et édaphique faible.

Du point de vue thermique, il faut souligner le fait que des espèces comme *A. sibiricus*, *C. Pyrenaea*, *P. pedestris*, *A. fusca* ne sont nullement caractérisées et ne peuvent être caractérisées par par une isotherme de 0 °C ou 5 °C ou par une température moyenne de juillet de 10°. De tels paramètres ne sont que des repères trop vagues. La comparaison Alpes, Pyrénées, montre qu'il faut être très prudent sur ces valeurs. Des espèces d'altitude, comme les *Podisma* et *Cophopodisma*, supportent, le jour, des températures de 30 °C et, la nuit, des températures de 2 à 3 °C, au niveau de la pelouse. L'élément, peut-être le plus caractéristique, que nous analyserons ultérieurement, est la longueur du cycle (MATHUR, 1963; LEA et ARDEN, 1963). Ces espèces ont la possibilité de subir de grandes variations thermiques et d'effectuer un développement larvaire et imaginal très rapide.

La température reste cependant un facteur général fondamental (CHAUVIN, 1965). Très souvent le caractère euritherme apparent d'une espèce, est lié à une compensation écologique extrême.

Ensoleillement.

Les variations de rayonnement dépendent de l'exposition (soulanes et ombrées). Elles sont apparues (MARTY, 1968e, 1969) comme des facteurs déterminants, dans la répartition horizontale des Orthoptères, ainsi que dans les modifications d'amplitude écologique verticale (RICHARDS, 1954; MARTY, 1969).

L'humidité.

Des analyses écologiques et biocénétiques, il apparaît que l'humidité doit être considérée, à trois niveaux différents : régional, local et éoclimatique (MARTY, 1961, 1968e, 1969).

Évolution du sol et aspect physiologique.

Nous citons ces paramètres, pour insister sur leur rôle, comme facteurs dominants locaux.

Il est apparu, progressivement, dans l'analyse des groupements des Pyrénées-Orientales, surtout au niveau de la garrigue méditerranéenne, que des espèces, comme les différents, *Oedipoda*, *Calliptamus*, *Uaracaloptenus*, *Pezottetrix*, étaient liées à des sols peu évolués, où la roche mère apparaissait localement (voir faciès de lithosols, F₁.M notamment (MARTY, 1969).

1.1.2. Principaux types écologiques spécifiques.

En relation avec les trois principaux facteurs précédemment définis, il est possible d'obtenir une classification des espèces en fonction de la température, de l'humidité et de l'ensoleillement (Echelle hygroécologique, MARTY, 1961, 1968e).

1.2. INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES ET PARTICULARITÉS BIOLOGIQUES.

1.2.1. Cycle des Orthoptères de montagne.

Cas des Tétrigidés.

Cycle des Tétrigidae (MARTY, 1968a).

Déterminisme du cycle.

Nous avons donné (MARTY, 1968a) une corrélation possible avec la thermopériode. Cette hypothèse paraît pouvoir être retenue, étant donné les résultats récents obtenus dans ce domaine, notamment par FUZEAU-BRAESCH (1965, 1966), NORRISS (1957, 1959b). En effet, les conditions thermiques, entre les deux types de stations sont différentes, alors que la photopériode reste la même. Les seules variantes photiques dépendent de l'intensité, laquelle varie en fonction de l'altitude. Etant donné que, les *Tetrix* vivent relativement enfouis et protégés dans la strate herbacée, l'intensité du rayonnement doit jouer un rôle assez faible. C'est sans doute la température qui set l'élément actif.

Dans les stations de type B, en altitude, les *Tetrix* subissent pendant les quatre premiers stades, des conditions thermiques très contrastées. Le jour, la température dépasse 25 °C à leur niveau, alors que la nuit, toujours au niveau du biotope, la température peut osciller entre 2 °C à 6 °C, en fonction de la position verticale dans la strate végétale. Les tourbières évoluées offrent une possibilité de migration verticale, supérieure à la prairie.

Dans les stations B, en novembre, le dernier stade larvaire est bloqué par la neige. Les conditions, au-delà de 50 cm de neige d'épaisseur, deviennent pratiquement constantes. La température oscille entre + 1 °C et + 2 °C. Il semble donc, que l'arrêt de développement soit lié à la thermopériode subie pendant les stades larvaires. De telles

conditions utilisées dans des élevages au laboratoire, devraient aboutir à des résultats voisins, à condition de travailler toujours avec une humidité à saturation et en utilisant, peut-être, comme nourriture des sphagnes. Ces dernières correspondant, sur le terrain, aux plus fortes populations de *Tetrix*.

Des individus des stations A et B descendus à l'état larvaire en plaine, avec photopériode naturelle et température constante, comprise entre 18° et 22 °C, donnent des adultes sans arrêt de développement. Mais la ponte n'a pu être obtenue, à partir de ces adultes, sans doute à cause de l'hygrométrie qui n'a pas été maintenue à saturation.

On peut émettre l'hypothèse d'une *diapause facultative* chez *Tetrix bipunctata* (L.) avec arrêt de développement variable dans le cycle situé au niveau des premiers ou des derniers stades larvaires. Ces modifications facultatives sont sous la dépendance, soit des conditions thermiques subies par les stades larvaires antérieurs, soit sous la dépendance des conditions thermiques, du stade dont le développement est bloqué.

Les deux possibilités doivent sans doute se combiner; peut-être les premières ont-elles une importance dominante? (FUZEAU-BRAESCH, 1966). Dans tous les cas il n'existe pas de diapause embryonnaire.

Autres espèces. Influence de l'altitude.

Aspect général.

A l'opposé des Tétrigidés, les autres espèces présentent une diapause embryonnaire dont la rupture est liée à la température (FUZEAU-BRAESCH, 1961; HOGAN, 1959, 1960, 1964; PENER, 1965; ADIYODI, 1966a; CASSIER, 1967). Les conditions biologiques de la haute montagne, déjà évoquées, sont caractérisées pour les Orthoptères par une diapause embryonnaire extrêmement longue, de 8 à 10 mois pour les espèces de haute altitude comme *P. pedestris*, *C. pyrenaica* (ENGELMAN, 1965a, 1965b).

Influence de l'altitude et de la phase enneigée.

Pour les espèces de haute montagne, comme celles des groupements, B₃.A, F₁.A, F₂.A, B₅.A et B₆.A, le fait essentiel est l'extrême raccourcissement du cycle dont la phase active se trouve réduite à 3 à 4 mois (SALT, 1949, 1950, 1961, 1963, 1966a, 1966b; RIEGERT, 1967).

Cette diminution de la durée de la phase active est caractéristique des populations de l'étage montagnard et, surtout, des espèces sténothermes cryophiles, comme les *C. pyrenaica*, *P. pedestris*, *G. brevipennis*.

L'analyse du cycle, dans le tableau ci-dessous, montre que ce sont les différents stades larvaires qui sont accélérés, peut-être

beaucoup plus que la phase de maturation imaginale. Si l'on compare les pourcentages de larves au niveau alpin et subalpin le phénomène apparaît nettement.

% Larves		15 juillet	15 août	15 sept.
Etage Alpin	B ₁ . A 2200 m	92	26	1
	B ₂ . A 2300 m	89	24	2
	B ₃ . A 2400 m	92	26	0
	F ₁ . A 2800 m	97	18	0
	F ₂ . A 2800 m	100	25	0
Etage Subalpin	B ₁ . SA 1900 m	73	41	3
	B ₂ . SA 1900 m	66	31	2
	B ₃ . SA 2000 m	91	47	3
	F ₁ . SA 1800 m	69	20	3

Alors qu'en juillet, dans l'étage alpin, le pourcentage de larves est plus fort que dans l'étage subalpin, en août le phénomène s'inverse, le pourcentage est supérieur au niveau alpin. Il y a donc bien accélération des phases larvaires, pour les espèces de haute altitude.

L'observation de terrain permet de découvrir, dès la fonte des neiges, alors que le sol en juin vers 2 300 m est encore recouvert par les névés, des larves qui ont déjà effectué plusieurs stades (SALT, 1966 b; SOMME, 1964, 1965 a, 1965 b; CLOUDESLEY THOMPSON, 1953; MATHUR, 1963). Ce phénomène ne se produit pas en dessous de 2 000 m où il faut attendre 1 mois avant l'apparition des larves. Autrement dit, la rupture de diapause des espèces d'altitude est beaucoup plus sensible que celle des espèces subalpines ou montagnardes.

Des mesures de température par sonde effectuées en avril à 2 400 m sous la neige, montrent que les oscillations thermiques dépassent localement 1 à 2° entre le jour et la nuit au voisinage de rochers, sous un névé de 50 cm d'épaisseur. Pour une épaisseur de 25 cm de neige, la différence de température entre le jour et la nuit dépasse 4 °C. Ces variations thermiques pourraient donc avoir une action en induisant la rupture de diapause, pour des espèces comme *P. pedestris*, *P. alpina*, *G. brevipennis*, *A. sibiricus* et surtout *C. pyrenaea*, qui est l'espèce la plus avancée du point de vue stade, au contact du névé (ANDREWARTHA, 1952; FUZEAU-BRAESCH, 1961, 1966; WIGGLESWORTH, 1965; LEES, 1954; WILLIAM, 1952; BEAMEN (1967). Il doit exister, pour ces espèces, des systèmes enzymatiques qui entrent en activité pour des températures inférieures à 5 °C. Alors que le front du névé recouvre encore partiellement la pelouse, la rupture de diapause intervient. Certaines larves parviennent, en 1 mois, à l'état adulte, sous l'effet d'une température au sol qui atteint localement 35 °C à proximité des rochers. L'évolution des pelouses, présentant des blocs de pierre apparents, est, au niveau alpin,

plus rapide, à exposition identique que les pelouses à strate herbacée continue.

Au niveau subalpin et montagnard, on trouve localement, fin août, des biotopes à pourcentage de larves élevé, par rapport aux altitudes supérieures : B₂.M. 31 %, F₃.M. 32 %, F₄.M. 23 %, F₆.M. 51 %. De plus, bien que le névé ait disparu, il faut attendre plus de 30 jours, pour que les larves apparaissent même par conditions éoclimatiques favorables. Il s'agit donc bien d'une *différence génétique fondamentale, entre les espèces*.

Différents types de cycles.

Deux types d'espèces peuvent donc être distingués.

1) *Espèces à cycle court.*

Elles sont caractérisées par les éléments suivants :

— Forte sensibilité embryonnaire aux variations thermiques, lesquelles induisent peut-être ultérieurement la rupture de diapause.

— Phénomène de rupture de diapause, à déclenchement immédiat, dès que la température dépasse 20 °C le jour. La durée nécessaire d'induction ne doit pas dépasser 6 à 8 jours.

— Diminution de la durée des stades larvaires (la mue imaginale est atteinte en 1 mois chez *C. pyrenaea* (PICKFORD, 1966a, 1966b).

— Accélération de la maturation imaginale (ENGELMAN, 1965b).

— Seuil thermique inférieur de déplacement, voisin de 5 °C pour l'adulte de *C. pyrenaea* et *P. pedestris*.

— En général sténotopes et cryophiles peu résistantes à des thermopériodes plus élevées, c'est ainsi que *C. pyrenaea* adulte, qui vit au-delà de 2 000 m, ne résiste pas plus de 10 jours aux conditions thermiques régnant à 800 m d'altitude dans les Pyrénées centrales (expérience sur 43 individus, 31 sont morts au bout de 8 jours, la survie par contre est correcte s'ils sont placés la nuit à 3 °C).

— Aucune modification de la protéinémie n'apparaît et la survie est facile à obtenir, s'ils sont placés en permanence entre 2 °C et 5 °C dans l'obscurité et éclairés aux conditions naturelles de plaine pendant 2 heures toutes les 24 ou 48 h. La stabilité protéique dure au moins 10 jours.

Dans ce premier groupe, nous trouvons : *P. pedestris*, *P. alpina*, *C. pyrenaea*, *G. brevipennis*, *A. sibiricus*, *A. fusca* avec à la limite *E. brachyptera*, qui résiste très bien au froid, à cycles larvaires courts, mais dont l'induction de rupture de diapause est lente et n'apparaît que plus tardivement après la fonte des neiges.

2) *Espèces à cycle long.*

Différents paramètres, souvent opposés aux précédents, permettent de les caractériser.

— Faible sensibilité embryonnaire aux variations thermiques; si elle existe, celle-ci n'a aucun effet immédiat sur la rupture de diapause.

— Déclenchement lent du phénomène de rupture de diapause embryonnaire, celui-ci peut demander 2 à 3 mois.

— Durée de la vie larvaire en moyenne supérieure à 60 jours.

— Maturation imaginale plus longue, supérieure de 30 à 50 jours en moyenne.

— La vitesse de maturation des ovaires est variable et paraît liée à la protéinémie.

— Seuil thermique inférieur de déplacement supérieur à 10 °C en moyenne.

— Répartition plus vaste, c'est le cas du groupe des *G. bicolor-bigtuttulus-mollis*, ce sont les ubiquistes ainsi que les espèces de moyenne altitude.

— La thermorésistance est plus élevée, ces espèces supportent un déplacement d'altitude expérimental de 1 500 m.

— Inversement, la cryorésistance est faible; les températures constantes inférieures au voisinage de 5 °C, entraînent la mort en 5 à 10 jours, ce qui n'est pas le cas du premier groupe.

3) *Cas particuliers.*

Il est évident que ce classement n'est pas d'une rigueur absolue et qu'il existe des espèces intermédiaires. Néanmoins, il reflète les deux tendances majeures du peuplement orthoptérologique pyrénéen. Les espèces du premier groupe, à cycles courts, caractérisent l'étage alpin au-delà de 2 200 m.

Celles du deuxième groupe caractérisent la zone collinéenne et la première partie de l'étage montagnard jusqu'à 1 500 m.

Entre 1 500 et 2 200 m, soit sensiblement dans la zone subalpine, se mêlent des espèces des deux groupes, avec des intermédiaires, comme *St. scalaris*, dont l'induction de rupture de diapause est lente mais les stades larvaires raccourcis.

Inversement, on trouve des espèces dont la plus significative est peut-être *Omocestus ventralis*, qui se trouve en plaine, peut atteindre 2 000 m et présente en montagne, aussi bien à 800 m qu'à 1 500 m, une rupture de diapause très précoce avec une accélération des différents stades larvaires, mais une maturation imaginale très lente. Il est possible de trouver des adultes d'*O. ventralis* entre 700 et 900 m, dans les Pyrénées, à partir du 20 mai, l'accouplement et la ponte n'ayant lieu qu'en août.

1.2.2. Particularités morphologiques et cytologiques.

Aptérisme et brachyptérisme.

Si l'on considère les peuplements de haute altitudes : B₃.A, F₁.A, F₂.A, B₆.A, surtout formés par *P. pedestris*, *G. brevipennis*, *C. pyrenaea*, la proportion des espèces brachyptères ou aptères, dépasse en moyenne 70 à 80 % et atteint 100 % en F₁.A alors qu'elle est inférieure à 10 % au niveau collinéen.

Il existe donc une tendance au *brachyptérisme* et à l'*aptérisme* dans les Pyrénées, liée à l'augmentation de l'altitude. Celle-ci entraîne une diminution de la température et la formation de populations isolées, facteurs qui agissent peut-être sur ces phénomènes.

Pour les Orthoptères des Alpes, DREUX (1962), fait la même constatation et démontre par l'établissement d'un coefficient de brachyptérisme, basé sur la longueur de l'élytre et du corps, la netteté du phénomène à partir de 1 200 à 1 500 m.

La corrélation entre les deux phénomènes est donc indiscutable au niveau alpin et pyrénéen (SCHMIDT, 1965).

Les analyses portant sur ce problème (SELLIER, 1954), ne permettent pas encore d'en saisir le sens. Peut-être, comme le pense DREUX, faut-il voir dans ces phénomènes, une conséquence de la rapidité du développement ? Dans ce cas, étant donné que la forme macroptère peut exceptionnellement exister pour certaines espèces, il faut admettre un blocage du ou des gènes de structures, ou une modification de l'expression génique.

Ces blocages pouvant devenir héréditaires, il n'est pas encore possible de dire, s'il s'agit d'une action externe ou interne, comme une dérive génétique, consécutive à l'isolement de ces populations.

Nombre de chromosomes.

Résultats.

Nous avons abordé l'analyse cytogénétique d'un certain nombre d'Orthoptères des Pyrénées, significatifs du point de vue de l'écologie ou de la génétique des populations, dans le but de comparer les différentes populations intraspécifiques, en fonction du comportement chromosomique ainsi que du nombre de chromosomes, chromosomes surnuméraires éventuellement (BARKER, 1966; HENDERSON, 1961; HEWITT, 1963, 1964; JOHN and HEWITT, 1963, 1965; NOLTE, 1967; ORTIZ, 1951; SAEZ, 1955, 1956, 1965).

Plus de 1 200 individus, appartenant surtout à la faune de haute altitude, ont été examinés selon les techniques indiquées. L'analyse

a porté sur les espèces suivantes :

<i>P. pedestris</i>	<i>M. grossus</i>
<i>C. pyrenaea</i>	<i>O. viridulus</i>
<i>G. brevipennis</i>	<i>O. ventralis</i>
<i>A. sibiricus</i>	<i>St. lineatus</i> .

La plupart des espèces, de moyenne altitude, ont été examinées extemporanément, du point de vue de l'appareil génital, afin de préciser ou compléter les données précédemment indiquées concernant la longueur des cycles.

Les espèces analysées chromosomiquement, ont montré une *stabilité chromosomique intraspécifique* au niveau des Pyrénées. Les caryotypes seront analysés dans un travail ultérieur.

Nous donnerons pour le moment le nombre de chromosomes que nous avons déterminés ou retrouvés.

<i>A. sibiricus</i>	2 n = 23	type X0
<i>M. grossus</i>	2 n = 23	» »
<i>O. viridulus</i>	2 n = 23	» »
<i>O. ventralis</i>	2 n = 17	» »
<i>St. lineatus</i>	2 n = 17	» »
<i>P. pedestris</i>	2 n = 23	» »
<i>C. pyrenaea</i>	2 n = 23	» »
<i>G. brevipennis</i>	2 n = 17	» »

Pour ces trois dernières espèces le nombre de chromosomes n'était pas connu. On voit donc que le *Catantopidae C. pyrenaea* s'inscrit dans la série 2 n = 23.

Les chromosomes de *C. pyrenaea* et *P. pedestris* sont comparables, ce qui paraît en accord avec leur parenté morphologique, écologique, physiologique et surtout biochimique. Un genre nouveau ne se justifie pas pour l'espèce pyrénéenne, qui devrait entrer dans le groupe des *Podisma*, dont elle doit dériver.

Il aurait peut-être été intéressant d'analyser un plus grand nombre d'individus, ainsi que d'autres espèces, mais la *stabilité chromosomique intraspécifique* qui nous est alors apparue en opposition avec la notion de race biochimique, que nous mettions parallèlement en évidence (MARTY et ZALTA, 1966, 1967, 1968b), nous a obligatoirement engagé dans cette deuxième voie.

Nous appuyons le fait que la stabilité chromosomique intraspécifique ne démontre absolument pas l'homogénéité d'une population. L'analyse des protéines de l'hémolymphe, par des techniques sensibles, nous a permis d'approcher l'expression du génome de façon précise, étant donné les relations connues entre les gènes et les protéines.

Des populations comme celles de *C. pyrenaea*, chromosomiquement homogènes, sont en fait formées de plusieurs races (MARTY et ZALTA, 1967).

1.2.3. Dimorphisme sexuel protéinique.

L'interdépendance, quantitative et qualitative, entre les protéines de l'hémolymphe et l'expression des gènes de structure, nous a amené, étant donné les possibilités analytiques de séparation, à comparer les protéines du mâle et de la femelle (MARTY et ZALTA, 1966, 1967b).

Techniques (MARTY et ZALTA, 1966, 1967a, 1967b).

Mise en évidence du phénomène.

Cas de Gryllus campestris (Fig. 1).

Le prélèvement de l'hémolymphe s'effectue par un volet triangulaire pratiqué, en position dorsale et postérieure, sur le pronotum de l'insecte. Cette partie est ensuite lavée, à l'aide de papier filtre imbibé de la solution tampon utilisée. Une piqûre, dans cette zone, est effectuée tangentiellement à l'aide d'une aiguille de verre ou d'une aiguille lancéolée. Une micropipette graduée est immédiatement placée au niveau de la piqûre. L'hémolymphe (30 μ l) est prélevée rapidement et diluée dans un égal volume d'une solution de saccharose à 40 % afin d'éviter la coagulation. L'hémolymphe ainsi diluée est déposée dans la solution tampon au contact du gel.

Les gryllides utilisés ont été prélevés à 900 m d'altitude dans la vallée conduisant à la Station Biologique du lac d'Orédon située dans les Pyrénées-centrales.

Les individus étudiés sont au dernier stade larvaire (S. FUZEAU-BRAESCH, 1965), 2^e année du cycle (fin du mois d'avril), le passage à l'état adulte s'effectue dans les 15 jours suivants.

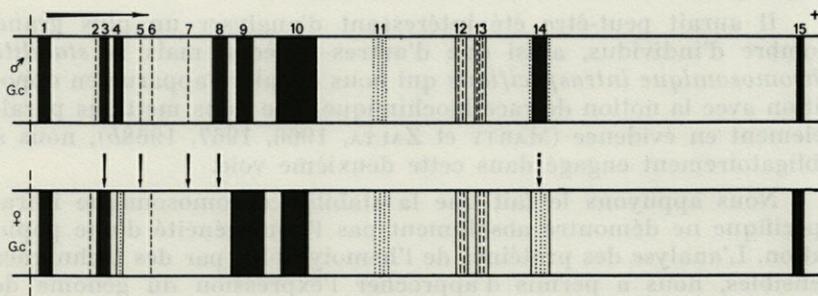


FIG. 1. — Analyse du dimorphisme sexuel protéinique dans l'hémolymphe de *Gryllus campestris* adulte.

Résultats.

Faisant suite aux travaux de STEPHEN et STEINHAEUER (1957) chez les Blattes et insectes voisins, des différences plus significatives, particulièrement lors du passage à l'état adulte et entre les sexes, ont été mises en évidence. Les protéines considérées sont différentes des protéines sexuelles de la femelle, étudiées notamment par WILLIAMS (1952), TELFER (1953-1963).

Chez le mâle. Les analyses ont porté sur 30 μ l d'hémolymphe, 10 jours après la mue imaginale pour la femelle et le mâle adulte :

Plus de quatre fractions migrent vers la cathode;

— Au moins 15 fractions protéiques se déplacent vers l'anode. Nous numérotions les fractions de 1 à 15 dans le sens de la migration et prenons le mâle comme référence;

— Les plus importantes après coloration par le noir amide, en fonction de leur densité optique sont les fractions 1, 3-4, 8-9, 12-13 et 14.

Chez la femelle. Egalement plus de quatre fractions en partie différentes de celles du mâle migrent vers la cathode. Ces fractions représentent les protéines basiques qui appartiennent probablement au groupe des histones. Elles sont abondantes au moment de la mue imaginale, elles diminuent ensuite (KRISH-NAHUMARAN, 1962). On doit noter une migration faible vers l'anode des différents pigments qui colorent l'hémolymphe. Ces pigments migrent *différentiellement* chez le mâle et la femelle.

— 12 fractions protéiques anodiques apparaissent. Les bandes 5, 7 et 8 sont absentes alors que les fractions 3 et 9 sont plus importantes. Il apparaît un dimorphisme sexuel biochimique au niveau des protéines circulantes de l'hémolymphe à rapprocher du dimorphisme sexuel du corps gras (MARTOJA et LAUVERJAT, 1964). Ce dimorphisme des protéines circulantes est dominé quantitativement par l'inégalité chez la femelle des fractions 3-4, alors qu'elles sont identiques chez le mâle. Qualitativement la fraction S est absente dans tous les électrophorogrammes de femelles adultes et s'observe toujours chez les mâles adultes. Il s'agit peut-être d'une fraction protéique caractéristique du mâle adulte.

Larves du dernier stade. Les prélèvements sont effectués environ 10 jours avant la mue imaginale. Au cours de la mue et dans les jours qui suivent, les dosages des protéines de l'hémolymphe révèlent classiquement des variations importantes (LOWRY, ROSEBROUGH, 1951; NOWOSIELSKI, PATTON, 1965).

Les protéinogrammes des larves du dernier stade diffèrent par quelques points des protéinogrammes des adultes, néanmoins le dimorphisme sexuel protéique est déjà présent chez la larve. Il existe avec moins de netteté pour les bandes indiquées précédemment, mais avec une plus

grande précision au niveau de la fraction 13 qui existe chez la larve femelle et manque chez la larve mâle.

Au cours de la dernière mue, les protéinogrammes ont tendance à se différencier, à partir d'un type moyen, représenté par la larve femelle qui perd la fraction S alors que la larve mâle acquiert la fraction 13. Cette différenciation des protéines circulantes de l'hémolymphe, en rapport avec la différenciation de l'individu, peut s'expliquer par l'ensemble des phénomènes endocriniens (HILL, 1963) de la dernière mue, et est à rapprocher notamment de la maturation des gonades (LAMY, 1964) et de l'évolution du corps gras (MARTOJA et LAUVERJAT, 1964).

Il existe donc, chez *Gryllus campestris* un *dimorphisme sexuel* (COUSIN, 1940b, 1940c, 1941, 1947a, 1961) *protéique*, au niveau des *protéines circulantes*, avec une différenciation progressive de celles-ci, au cours de la dernière mue (MARTY et ZALTA, 1966). Il serait intéressant à la suite des travaux de G. COUSIN d'envisager ce problème au niveau des différents *Gryllus* et de leurs hybrides.

Cas de Locusta migratoria (Fig. 2).

Ce dimorphisme sexuel protéique, au niveau des protéines circulantes, s'il présente des variations dans l'espace et dans le temps.

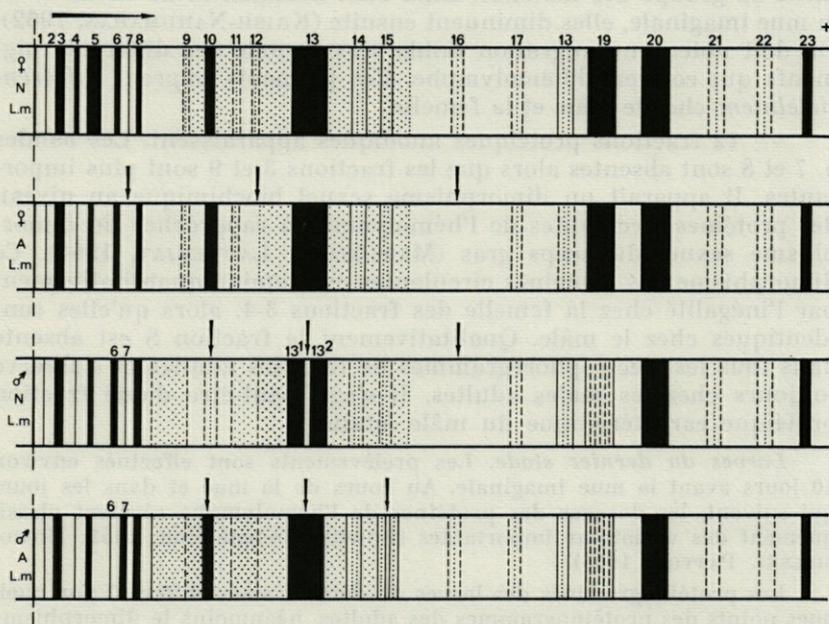


FIG. 2. — Analyse comparée des protéines de l'hémolymphe de *Locusta migratoria* (L.m.). Normal (N) et albinos (A).

existe également, bien que plus discret, chez *L. migratoria* normal et *mutant albinos* (MARTY et ZALTA, 1967). Nous résumerons les points essentiels des résultats acquis.

Individus normaux.

Les fractions sont numérotées dans l'ordre de migration, en prenant les femelles normales comme référence.

Chez la femelle :

Au moins 23 fractions protéiques se déplacent vers l'anode. Les plus importantes, en fonction de leur densité après coloration, sont les fractions 3, 4, 5, 6, 8, 10, 13, 19, 20 et 23. Entre les fractions 9 et 15, des fractions intermédiaires plus diffuses sont décelables, correspondant peut-être à un gradient de charges.

Chez le mâle :

Plus de 21 fractions peuvent être décelées. Les fractions 12 et 16 sont absentes, la fraction 10 est en général absente ou à peine marquée. Par contre, la fraction 13 a tendance à se dédoubler en 13¹ et 13² dans la plupart des électrophorèses, ce qui est très rare pour l'hémolymphe de la femelle analysée dans les mêmes conditions.

On note également, entre les fractions 13 et 15, un gradient de charge pour certaines fractions protéiques, sûrement de poids moléculaire voisin, non séparable par l'effet frictionnel des mailles du gel, ce qui donne une coloration diffuse entre les fractions, même pour des quantités d'hémolymphe inférieures à 5 μ l.

Les fractions 9 et 11 sont plus importantes chez le mâle par rapport à la femelle; par contre, la fraction 19 est de densité plus faible.

La différence essentielle porte donc sur la fraction 10, en général absente ou à peine décelable et sur la fraction 13 dédoublée pour la plupart des hémolymphe examinées.

Individus mutants - Femelle albinos.

Il est possible de déceler au moins 20 fractions; les plus importantes quantitativement ne sont pas affectées, semble-t-il, par la mutation. Dans les 11 premières fractions, seule la 7^e, extrêmement fine chez la femelle normale, ne se retrouve pas chez la femelle albinos. Il manque également, en général, les fractions 12 et 16. Des différences quantitatives, très faibles à notre avis, séparent ensuite les autres fractions et se situent à la limite de l'analyse.

Mâle albinos.

L'électrophorégramme révèle 22 fractions correspondant aux fractions quantitativement les plus importantes de l'espèce. Le mâle albinos se distingue de la femelle albinos par l'extension des fractions 9 et 11, la tendance au dédoublement de la fraction 15 et la présence de la fraction 16. Une différence quantitative entre les fractions 19 se retrouve chez les albinos comme chez les normaux.

Discussion.

Le dimorphisme sexuel des protéines de l'hémolymphe.

Individus normaux : Un dimorphisme sexuel protéique est décelable. Il est caractérisé par l'absence chez le mâle des fractions 12 et 16, par la différence quantitative très nette des fractions 10 et 19 plus importantes chez la femelle et enfin par la tendance plus fréquente chez le mâle au dédoublement de la fraction 13 en 13¹ et 13².

Individus mutants (1) : Les fractions 10 et 13 sont identiques chez le mâle et la femelle albinos. La fraction 15 du mâle albinos se dédouble souvent, et la fraction 16 est présente.

A la suite des travaux de STEPHEN et STEINHAEUER cités, des résultats antérieurement publiés par nous (MARTY et ZALTA, 1966, 1967) et précédemment résumés, le *dimorphisme sexuel protéique*, lié à l'influence des gènes sexuels sur l'hémolymphe, paraît se confirmer. Il restera ultérieurement à en voir la généralité ainsi qu'à en préciser les variations possibles, dans le temps, soit au cours de l'ontogénèse et dans l'espace en relation avec les facteurs écologiques. Certains protéines, sexuellement dimorphiques, paraissent en effet écosensibles, tout comme elles peuvent être affectées par certaines mutations (MARTY et ZALTA, 1967 b).

1.2.4. *Pigmentation : contribution à l'étude du déterminisme et de l'expression génique.*

1.2.4.1. *Modifications homochromiques.*

Les phénomènes homochromiques sont décrits depuis longtemps chez les insectes. L'observation et l'analyse précise des phénomènes chromatiques, en général, commence à peine (RAABE, 1956, 1956 a, 1957, 1959; FUZEAU-BRAESCH, 1960; PASSAMA-VUILLAUME, 1967; LEVITA, 1966 a, 1966 b).

(1) Nous devons remercier M^{me} S. FUZEAU-BRAESCH et M. F. VERDIER, de la Faculté des Sciences de Paris, pour le conseils et encouragements fournis, ainsi que pour l'aide matérielle apportée.

Parmi les formes pyrénéennes qui présentent ce phénomène, nous citerons les *Oedipoda*, qui sont les plus typiques. Dans les Pyrénées centrales, sur les schistes, la plupart des individus (*O. germanica*) sont de teinte gris clair à gris foncé, en fonction des biotopes. Exceptionnellement, certains sont intermédiaires entre le gris et le rose, sans que dans ce cas, nous ayons pu déceler une relation entre la teinte de l'insecte et le biotope.

Dans la zone orientale des Pyrénées, au niveau du massif des Corbières, il est assez fréquent de trouver dans les zones arides, des Oedipodiens, comme *O. coerulescens*, qui présentent un pronotum et des élytres de teinte rougeâtre, en corrélation avec la présence de faciès pédologiques argileux de teinte rouge.

A l'Ouest de Quillan, et d'une manière générale de la vallée de l'Aude, le phénomène est moins intense, bien qu'il soit possible également de trouver des argiles de même coloration, sinon de même nature géologique. Etant donné l'atténuation du gradient méditerranéen, très nette, l'augmentation de la pluviosité à altitude égale, au-delà de la vallée de l'Aude, il serait intéressant d'examiner, s'il n'existe pas une corrélation, entre l'intensité du virage pigmentaire et la tendance xérophile du milieu (ALBRECHT, 1954; FUZEAU-BRAESCH, 1960). Ces observations et hypothèses, effectuées sur les *Oedipoda*, vont dans le sens des travaux effectués par S. FUZEAU-BRAESCH sur le noircissement de *Locusta migratoria* (phase solitaire). Ces derniers noircissent rapidement et totalement s'ils sont élevés sur fond noir, en atmosphère sèche.

En rapport avec l'hygrométrie, il serait intéressant d'analyser également le comportement pigmentaire de *Ch. montanus* ou *longicornis* espèce verte, très hygrophile (humidité des biotopes toujours supérieure à 90 %). Peut-être les différentes formes signalées, correspondent, tout au moins pour certaines, à des réponses aux facteurs externes. Chez *L. migratoria*, les conditions hygrométriques de l'élevage, déterminent une réponse pigmentaire (FUZEAU-BRAESCH, 1960) l'humidité élevée favorisant une teinte verte.

Pour les *Chorthippus*, le problème n'est pas identique. Du point de vue phénotypique, les différentes races, doivent se superposer à l'effet de l'hygrométrie, si celui-ci existe. Au niveau de l'hémolymphe de *Chorthippus longicornis*, il existe, parallèlement aux variations de colorations entre individus d'une même station ou de stations voisines, des variations dans les fractions protéiniques de l'espèce pour une même couleur.

Inversement, chez *L. migratoria*, des analyses électrophorétiques en gel de polyacrylamide que nous avons effectuées en collaboration avec J.P. ZALTA et sur la demande de S. FUZEAU-BRAESCH (résultats non publiés) sur *L. migratoria*, pour différents stades et différentes teintes ne donnent pas de variations protéiques qualitatives (les différences de teinte correspondaient à des différences de degrés hygrométriques dans les conditions d'élevage). Il existe seulement des différences dans le volume d'hémolymphe et dans la protéinémie totale.

Il semble donc que des variations de coloration, acquises secondairement, ne donnent pas, ou donnent peu de variations protéiniques, tout au moins à l'aide de nos techniques actuelles. En ce qui concerne *Ch. longicornis* ou *montanus*, les différences constatées sont peut-être beaucoup plus génotypiques, que phénotypiques.

1.2.4.2. Modifications pigmentaires non homochromiques.

Dans certaines tourbières des Pyrénées centrales, lesquelles constituent pour les orthoptères un milieu extrême, peuplées exclusivement par 1 ou 2 espèces (MARTY, 1961), nous avons constaté, pour une espèce, *Mecostethus grossus*, des phénomènes de modifications pigmentaires.

Observations - Résultats.

1) Sur les tourbières situées au voisinage du lac d'Orédon, alt. 1 800 m, Pyrénées centrales (rive sud-ouest), le peuplement comprend une densité de *M. grossus*, qui peut dépasser certaines années 10 individus au m². De plus, 20 à 30 % des individus présentent une coloration, rose-violet, sur les bords latéraux du pronotum, ainsi que sur les élytres. Certains ont uniformément cette teinte. Cette tendance ne se retrouve pas aussi intensément au niveau des différentes tourbières prospectées. C'est ainsi, qu'à la tourbière de la station VI, alt. 2 200 m (MARTY, 1961), seulement 1 à 2 % de la population présentent ce phénomène. Le même pourcentage existe en d'autres points de la chaîne (Col Puymorens).

2) Les *M. grossus*, surtout pour les années où la densité dépasse 6 à 7 individus au m², présentent une pigmentation plus vive, le dessous des fémurs postérieurs est d'un rouge plus vif, le jaune des tibias est également très vif. Enfin, les élytres possèdent une bande jaunâtre plus intense, fortement contrastée par rapport à la bande noire qui la limite postérieurement.

La densité varie périodiquement et inversement, d'une année à l'autre, ainsi à une année à forte densité et à forte coloration peut succéder une année à faible densité et à coloration moins intense, sans que l'on puisse trouver une corrélation significative avec les variations du climat général.

Discussion.

Il n'est pas question, de voir obligatoirement dans ces quelques observations *in situ*, mesurées seulement sur 6 années, des traces de manifestations phasaires. Néanmoins, les variations de densité, de coloration, ainsi que de comportement (augmentation de l'activité avec la densité), chez *M. grossus*, mériteraient une

étude ultérieure. Il n'est pas exclu d'autre part, que la température, plus exactement les contrastes de température, jouent favorablement sur cette espèce, qui est fortement représentée à 2 200 m dans les Pyrénées centrales, alors qu'il s'agit d'une espèce de plaine, dont la densité est faible vers 1 800 m et augmente ensuite.

DREUX (1962) signale que pour les Alpes il a remarqué également pour quelques espèces de montagne, des densités locales très fortes, alors que quelques mètres plus loin, sans qu'il puisse détecter aucune différence microclimatique, la densité est nulle. Ces densités locales extrêmes font évidemment penser à des rassemblements grégaires locaux. Pour *M. grossus* les individus se rassemblent parfois par 3 à 4 sur des surfaces très réduites, l'influence réciproque de stimuli externe est incontestable dans ces cas; mais il est actuellement difficile de détecter les conséquences de ces densités locales très fortes sur *M. grossus*.

Les variations cycliques correspondent peut être à des facteurs non appréciés : variations microclimatiques, trophiques, parasitaires (MARTOJA, 1961, 1963, 1964, 1966).

Enfin, il reste à expliquer la teinte, rose-violet, en rapport avec les tourbières. S'agit-il de races locales ? Nous ne le pensons pas, étant donné que ce caractère se retrouve en plusieurs points de la chaîne et que l'aire n'est pas disjointe. Les tourbières en évolution présentent, certes, des teintes qui se rapprochent de celles observées, mais l'interprétation homochromique, paraît délicate, car elle n'affecte qu'une partie de la population.

S'agit-il d'un facteur trophique lié à la tourbière ? Cette possibilité ne peut être écartée a priori; mais, dans ce cas, il faudrait y associer une action combinée de la température (par variations altitudinales) et peut-être aussi de l'acidité de la tourbière. Enfin, l'hygrophilie a certainement un rôle dans cette modification pigmentaire à tendance violette, car chez *Ch. longicornis*, il n'est pas rare de rencontrer des individus à pronotum et élytres rose-violet (Col de Puymorens).

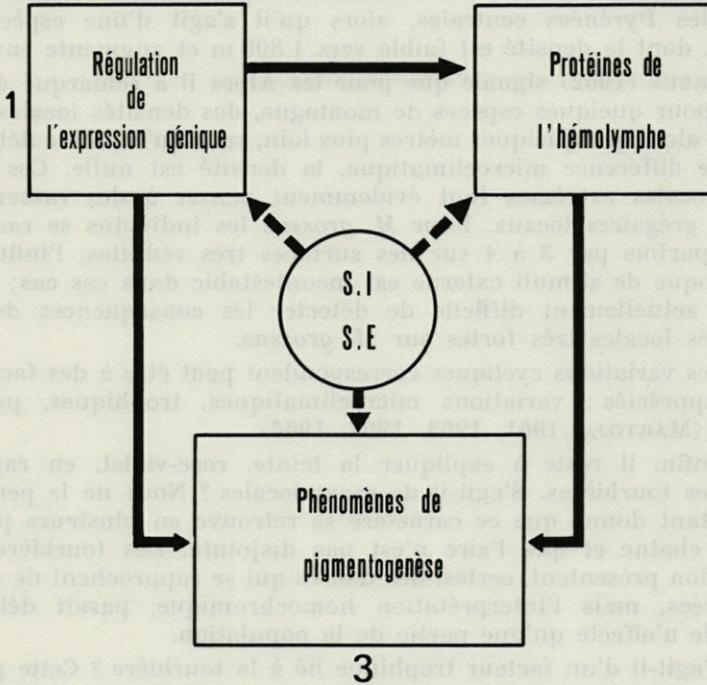
Nous signalerons le cas de *Pezotettix giornai*, vivant en plaine et en altitude. Les individus de montagne, surtout ceux des Pyrénées centrales, sont d'un gris plus foncé et plus sombre que ceux de la plaine (région de Toulouse).

S'il existe des relations homochromiques avec le substratum, elles sont sans doute faibles et dépendent plutôt de la température ou de l'humidité, le phénomène ayant en effet tendance à augmenter avec l'altitude.

1.2.4.3. Différences protéiniques internes en corrélation avec les variations pigmentaires.

Pour un certain nombre d'espèces, nous donnons les protéino-

grammes de l'hémolymphe, en corrélation avec les variations de pigmentation de l'hémolymphe (Fig. 2, 11, 17).



S.E : Stimuli externes

S.I : Stimuli internes (*Différentes hormones et leurs effecteurs cellulaires*)

FIG. 3. — Position écologique, physiologique et moléculaire des phénomènes de pigmentogenèse par rapport aux systèmes géniques et aux protéines de l'hémolymphe.

1.2.4.4. Rôle possible des gènes sexuels dans la pigmentogenèse.

Aspect général.

Il existe des rapports précis entre les gènes et les protéines (BREZNER et ENNS, 1958; STEPHEN, 1958; WRIGHT et ROSS, 1965; GASSER, 1964, 1965; DENUCE, 1958; MANWELL, 1966, 1966 a). Une grande partie des protéines de l'hémolymphe des Orthoptères adultes est stable (MARTY, ZALTA, 1968 b) et permet de caractériser une partie de l'expression génique.

Les résultats évoqués pour les *Chorthippus* et pour *Locusta* précédemment cités et pour le groupe *G. bicolor-biguttulus-mollis*, nous permettent de conclure que la présence de certaines fractions protéiques de l'hémolymphe et les phénomènes de pigmentation, dépendent de l'expression de gènes liés ou en interrelation. Les relations entre ces phénomènes peuvent être groupées schématiquement (Fig. 3). Ces phénomènes ne sont pas isolés et se trouvent en relation directe ou indirecte avec tous les stimuli venant des différents récepteurs externes et internes (JOLY P., 1945, 1962 a, 1966; JOLY L., 1960, 1964; GIRARDIE, A., 1965, 1967 a, 1967 b; HILL, 1962; ROUSSEL, 1967; CASSIER, 1965 d; CASSIER, 1966 b), ainsi qu'avec les productions endocrines et neuroendocrines sur lesquelles ils doivent jouer, cette action étant d'ailleurs réciproque (Fig. 5) (CASSIER, 1964 b, 1964 c; HILL/LUNTZ and STEEPLE, 1968; HILL, 1965; VERDIER, 1962, 1964, 1964 a; NORISS, 1957, 1959 b, 1952; CHANGEUX, 1961).

Les actions des systèmes hormoniqnes peuvent se situer directement au niveau des gènes, comme c'est sans doute le cas pour l'ecdysone, ou bien au niveau cellulaire, par l'intermédiaire d'effecteurs, tels que l'A.M.P. cyclique 3'5', pour l'adrénaline chez les vertébrés supérieurs.

Les changements de couleurs, liés aux différentes races écologiques ou biochimiques, changements non dépendants du milieu, semblent donner, comme nous l'avons vu pour les *Chorthippus*, les *Decticus* (Fig. 17), et le mutant albinos de *Locusta* (Fig. 2), des variations protéiniques corrélatives de l'hémolymphe.

Des changements, comme ceux induits chez *L. migratoria*, par des variations hygrométriques (S. FUZEAU-BRAESCH) ne semblent pas donner de variations corrélatives, significatives de l'hémolymphe.

Il y aurait un dualisme dans les phénomènes de pigmentogénèse. On pourrait distinguer :

1) Une expression génique agissant corrélativement, sur la coloration du tégument et sur certaines protéines stables de l'hémolymphe (Fig. 4).

2) Une expression génique donnant la possibilité d'un virage pigmentaire homochromique ou non, sans modifications nettement décelables, des protéines de l'hémolymphe (cas des variations de teintes liées à l'hygrométrie chez *L. migratoria*, ne donnant pas de variations protéiques significatives).

Relations gènes sexuels-protéines internes-pigmentogénèse.

Mise en évidence.

Les résultats reposent sur l'analyse comparée de l'hémolymphe

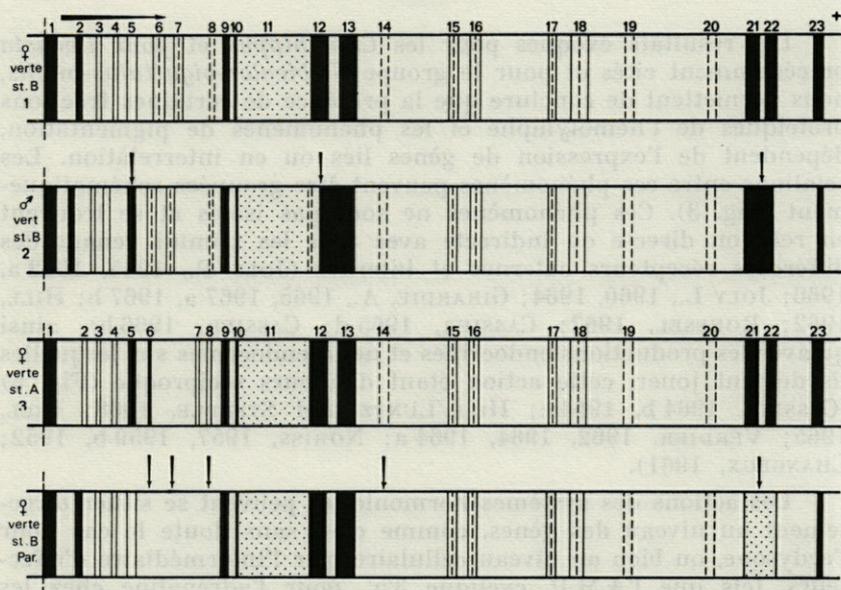


FIG. 4. — Electroprotéinogramme de *Decticus verrucivorus*, St. B = Tourmalet - St. A = Puymorens (mâle et femelle de teinte verte), et femelle verte de *Decticus verrucivorus* parasitée (Par).

de *L. migratoria*, et du mutant correspondant (MARTY et ZALTA, 1967 b). Nous rappellerons les principaux points comparatifs. Les différentes fractions ont été précédemment analysées chez l'individu normal et chez le mutant (Fig. 2).

Conséquences de la mutation sur les protéines de l'hémolymphe - Comparaison des femelles :

La mutation porte sur les fractions 7, 12 et 16 absentes chez les femelles albinos, avec également des différences quantitatives au niveau, notamment de la fraction 5.

Comparaison des mâles :

Le mâle mutant se caractérise par la fusion fréquente des fractions protéiques 13¹ et 13² qui se dissocient dans la plupart des cas chez le mâle normal. La fraction 10 est constante et importante chez le mâle albinos alors qu'elle est généralement faible et quelquefois à peine marquée chez certains mâles normaux. On note également la régularité de la fraction 16 chez l'albinos. Enfin, il y a inversion quantitative entre les deux types de mâles pour les fractions 6 et 7. La fraction 6 domine chez le mâle normal, la fraction 7 est à peine marquée. Chez l'albinos, le phénomène est exactement inverse.

Rapport de ces modifications protéiques avec la pigmentogénèse.

Le trait le plus apparent de la mutation se situe au niveau des phénomènes de pigmentation cuticulaire. Le mutant incorpore une quantité plus faible de tyrosine pigmentogène (S. FUZEAU-BRAESCH) au moment de la mue; de plus, il y a blocage des réponses homochromes chez l'albinos adulte.

2) *Conclusion.*

Cette mutation, qui touche la pigmentogénèse, affecte également les protéines de l'hémolymphe et particulièrement celles à tendance dimorphiques.

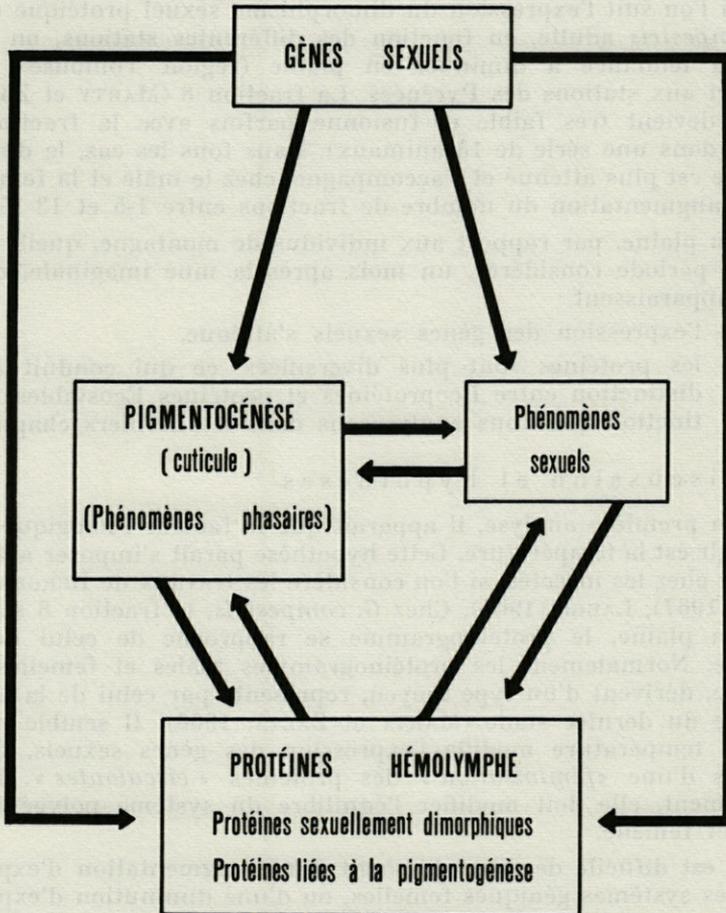


FIG. 5. — Interrelations possibles entre les gènes sexuels, la pigmentogénèse, les phénomènes phasaires et les protéines de l'hémolymphe.

Sauf s'il s'agit de mutations multiples non corrélatives, il est permis d'émettre l'hypothèse, d'une relation possible, entre les phénomènes de pigmentation et l'expression directe ou indirecte des systèmes géniques sexuels. Nous résumons, dans la Figure 5, les différentes relations possibles, entre ces phénomènes.

Variation de l'expression génique.

Cas de Gryllus campestris.

Résultats

Si l'on suit l'expression du dimorphisme sexuel protéique chez *G. campestris* adulte, en fonction des différentes stations, on voit qu'il a tendance à diminuer en plaine (région Toulouse), par rapport aux stations des Pyrénées. La fraction 8 (MARTY et ZALTA, 1966) devient très faible et fusionne parfois avec la fraction 9 (3 cas dans une série de 13 animaux). Dans tous les cas, le dimorphisme est plus atténué et s'accompagne, chez le mâle et la femelle, d'une augmentation du nombre de fractions entre 1-5 et 13-15.

En plaine, par rapport aux individus de montagne, quelle que soit la période considérée, un mois après la mue imaginale, deux faits apparaissent :

- l'expression des gènes sexuels s'atténue,
- les protéines sont plus diversifiées, ce qui conduit à la distinction entre Ecoprotéines et protéines Ecostables, distinction que nous analyserons dans les derniers chapitres.

Discussion et hypothèses

En première analyse, il apparaît que le facteur écologique qui doit agir est la température. Cette hypothèse paraît s'imposer actuellement chez les insectes, si l'on considère les travaux de BERGERARD (1961, 1967), LAUGE (1964). Chez *G. campestris*, la fraction 8 s'atténue en plaine, le protéinogramme se rapproche de celui de la femelle. Normalement les protéinogrammes mâles et femelles de l'imago, dérivent d'un type moyen, représenté par celui de la larve femelle du dernier stade (MARTY et ZALTA, 1966). Il semble donc que la température modifie l'expression des gènes sexuels, dans le sens d'une « féminisation » des protéines « circulantes ». Plus exactement, elle doit modifier l'équilibre du système polygénique mâle et femelle.

Il est difficile de dire, s'il s'agit d'une augmentation d'expression des systèmes géniques femelles, ou d'une diminution d'expression des systèmes géniques mâles. Il y a variation de l'expression des gènes sexuels en fonction de facteurs externes.

Certes, chez la plupart des Orthoptères, le sexe est parfaitement déterminé, en ce qui concerne la morphologie interne et externe. Cette instabilité des caractères sexuels endophénotypiques correspond, peut-être, à l'instabilité phylétique antérieure, telle qu'elle apparaît encore chez les *Isopodes*? Chez ces derniers, le déséquilibre entre gènes masculinisants et gènes féminisants ne paraît pas toujours tranché.

Pour les Orthoptères, les données précédentes sur les protéines circulantes de l'hémolymphe, faisant suite à ceux de LAUGE sur la *Drosophile* et BERGERARD chez les Phasmes, concernant des caractères morphologiques, semblent favorables, à l'idée du « *balancement génique* » dans la détermination du sexe.

Le fait que chez les adultes de *Gryllus campestris*, les facteurs externes soient susceptibles de modifier dimorphiquement certaines protéines, alors que l'individu est morphologiquement normal, implique :

1) qu'outre la sensibilité des gènes sexuels aux facteurs externes, il existe de nombreux sites géniques sexuels, soit un système *multifactoriel* de détermination;

2) que ces différents sites géniques, ont une sensibilité différentielle aux facteurs physiques et peuvent avoir une action dissociée dans l'embryogenèse et l'ontogenèse. Certains, déterminant des neurosécrétions ou des différenciations morphologiques, sont stables, chez *G. campestris*, alors que d'autres, comme ceux donnant chez cette espèce le dimorphisme sexuel protéique, peuvent être sensibles aux facteurs externes et représentent peut être phylétiquement les restes géniques de systèmes multifactoriels instables d'arthropodes primitifs.

D'où la distinction qui devrait être faite entre systèmes *géniques sexuels écostables* et systèmes *géniques sexuels écosensibles*. (Isopodes, Phasmes, certains Orthoptères). L'importance des seconds a certainement diminué au cours de l'évolution, elle est encore forte dans certains groupes. Les gènes sexuels du deuxième type, ne sont peut-être que des groupes géniques régulateurs de ceux du premier type.

Cas de Locusta migratoria.

Résultats

Ils ont été précédemment exposés (MARTY, ZALTA, 1967 b) et nous ont conduit à établir une corrélation possible entre les *gènes sexuels et les phénomènes de pigmentogenèse* chez cette espèce, voire chez les Acridiens.

Corrélations possibles : gènes sexuels-pigmentogenèse. Manifestations phasaires.

Les résultats précédents ont attiré notre attention, sur les corrélations possibles entre l'expression des gènes sexuels, la pigmentogenèse et les phénomènes phasaires chez les différents criquets.

Si l'on rapproche nos constatations (MARTY et ZALTA, 1967 b) sur les rapports possibles entre la pigmentogenèse et les gènes sexuels, de ceux de R.E. BLACKITH (1962), qui associe la capacité de virer, entre des phases différentes, aux chromosomes sexuels. Il est possible que les *systèmes phasaires* chez les acridiens (CASSIER, 1964 c, 1965 a, 1965 b, 1965 c, 1965 d, 1966 a, 1966 b), se ramènent en totalité ou en partie à une *variation dans l'expression des gènes sexuels*.

II. — L'HÉMOLYPHE DES ORTHOPTÈRES : ASPECTS BIOCHIMIQUES

Les remarques exposées en introduction, concernant les interrelations : Génotype - Milieu extérieur - Milieu intérieur, nous ont conduit à analyser chez un certain nombre d'espèces d'Orthoptères, l'hémolymphe.

Cette dernière représente pour l'insecte un véritable milieu intérieur.

Si nous tenons à grouper les résultats obtenus en ce domaine dans un chapitre isolé, c'est seulement dans le but d'une consultation rapide, car ces résultats s'intègrent directement, aussi bien à la systématique, qu'à la biogéographie, l'écologie génétique, la biologie, dont ils permettent une approche moléculaire laquelle sera considérée dans le dernier chapitre.

2.1. TECHNIQUES UTILISÉES.

Electrophorèse.

Les références utilisées sont signalées dans des publications antérieures (MARTY et ZALTA, 1966, 1967 a, 1967 b).

Les gels de séparation sont des gels à 7 % d'acrylamide (DAVIS, 1964; ORNSTEIN, 1964).

La plus grande reproductibilité est obtenue en utilisant deux gels superposés. L'échantillon n'est pas mélangé dans un troisième gel comme dans la méthode de DAVIS et ORNSTEIN mais mélangé,

avec une solution de saccharose à 40 % dans le but d'éviter la coagulation (MARTY et ZALTA, 1966, 1967 a).

Le tampon utilisé est un tampon Tris-glycine à pH 8,4. La fixation et la coloration sont assurées par une solution d'acide acétique à 7 % saturée de noir amide.

Dosage des protéines.

Les protéines totales de l'hémolymphe ont été dosées par la méthode de LOWRY (1951).

L'albumine de sérum de bœuf a été utilisée comme témoin.

Réaction à la diphénylamine.

La recherche des acides nucléiques (BURTON, 1956) de l'hémolymphe est en cours. Seuls sont signalés ici les résultats concernant les *substances diphénylamine positives* dans l'hémolymphe totale, chiffres calculés par référence à de l'A.D.N. de thymus de veau. Parallèlement au désoxyribose plusieurs substances peuvent interférer dans le dosage colorimétrique (BURTON, 1956).

Isoenzyme (L.D.H.).

La L.D.H. a été recherchée après électrophorèse de l'hémolymphe (GOLDBERG, 1963; WILKINSON, 1965).

Les gels sont incubés à l'obscurité, pendant 20 minutes à 37 °C en présence de lactate de sodium, de bleu de Tétrazolium, de N.A.D. et de phénazine méthosulfate, à pH 8,3 (Tris-HCl).

2.2. RÉSULTATS.

2.2.1. Protéïnémie (aspect quantitatif).

Les chiffres cités sont relatifs aux femelles. Pour des espèces ubiquistes, comme *St. lineatus*, les dosages effectués après la mue imaginale (30 à 40 jours après) ont donné les chiffres suivants (moyenne sur 10 individus prélevés au hasard).

Stations	Taux protéines en % (Chiffres extrêmes)	Moyenne
Femelles alt. 1.900 m	3,5 - 4,8	4,3
<i>St. lineatus</i> alt. 700 m	2,2 - 2,9	2,8
alt. 200 m	2,1 - 2,8	2,6

Des dosages effectués au-delà de 40 jours de vie imaginaire ne montrent pas de diminution de la protéinémie en altitude. Au contraire, dans le cas de *C. pyrenaea* et de *G. brevipennis*, la protéinémie dépasse 6 % (*C. pyrenaea* 6,1 %; *G. brevipennis* 6,3 %) un mois après la mue imaginaire.

Pour *C. pyrenaea*, nous disposons de chiffres situés 8 à 10 jours après la mue (étant donné qu'il s'agit d'animaux capturés dans la nature, il est difficile d'obtenir des espaces de temps réguliers), puis à 30 jours et 60 jours après (moyenne sur 7 individus).

FEMELLE DE <i>C. pyrenaea</i>			
Temps après la } mue imaginaire }	10 jours	30 jours	60 jours
Taux protéique	4,2 %	6,1 %	5,9 %

Des résultats analogues s'observent chez *G. brevipennis*, *P. pedestris*.

Pour des espèces hygrophiles, dans une même région, la protéinémie diminue si l'humidité diminue, cas de *Ch. longicornis* (variation de 3 % de la tourbière en prairie sèche).

Les points significatifs pour l'écologie et la biologie sont :

1) Augmentation de la protéinémie avec l'altitude pour les ubiquistes comme *St. lineatus*, et *G. bicolor-biguttulus-mollis*.

2) Taux protéique élevé des espèces de montagne, par rapport à la plaine. La protéinémie dépasse fréquemment 5 % pour l'adulte d'espèces de faune froide, elle est inférieure, 2 à 3 % de moins, pour les espèces de plaine (ces résultats correspondent à un même protocole expérimental et à une même série de manipulations).

3) Augmentation de la protéinémie chez l'adulte de *C. pyrenaea* (passage de 4,2 à 6,1 %). Nous verrons l'importance possible de ces hyperprotéinémies, pour les espèces de haute altitude.

4) Augmentation de la protéinémie, pour des ubiquistes hygrophiles, comme *Ch. longicornis*, en fonction de l'augmentation de l'humidité.

2.2.2. Isoenzymes - acides nucléiques - protéines basiques.

Parallèlement à l'étude qualitative et quantitative des protéines, nous avons recherché la présence d'isoenzymes en relation avec les variations écologiques, étant donné que beaucoup de protéines de l'hémolymphe des insectes ont un rôle enzymatique et que ces protéines, tout au moins certaines, varient écologiquement ou génétiquement. Il s'agit, pour le moment, de problèmes à l'étude, dont nous donnerons brièvement les lignes directrices.

Isoenzymes.

L'hétérogénéité des molécules enzymatiques (WILKINSON, 1965; URSPRUNG, 1965, 1967) a été recherchée à titre préliminaire pour la lacticodeshydrogénase (L.D.H.) de l'hémolymphe.

On procède tout d'abord à une séparation électrophorétique sur gel de polyacrylamide en opérant à une température inférieure à 10 °C (WILKINSON, 1965).

La L.D.H. est ensuite mise en évidence selon la technique précédemment indiquée par incubation du gel à l'obscurité à 37 °C, en présence de lactate de sodium, de bleu de Tétrazolium, de N.A.D. et de phénazine méthosulfate à pH 8,3 (Tris-HCl). Au bout de 20 minutes chez *G. campestris* femelle adulte depuis 25 jours (individu de montagne), 4 fractions apparaissent (fractions voisines des bandes protéiques 1 à 5, MARTY et ZALTA, 1966).

Il semble exister une hétérogénéité moléculaire de la L.D.H. Pour la femelle du dernier stade, 5 fractions plus importantes apparaissent. Dans les 2 cas au pH de 8,3, ces fractions migrent peu. De plus, des réactions parasites peuvent apparaître au-delà de 30 minutes d'incubation. Pour éviter les artéfacts, nous ne considérons que les fractions obtenues après 20 minutes d'incubation. Les autres fractions de l'hémolymphe ayant en effet tendance à se colorer, mais elles prennent alors une teinte plus brune, différente du violet foncé observé pour la protéine enzymatique.

Il n'est pas certain que l'hétérogénéité moléculaire détectée correspondent à une hétérogénéité liée à une structure tétramérique formée à partir de deux monomères différents comme chez les vertébrés. En effet, il peut exister des phénomènes de liaison avec d'autres protéines de l'hémolymphe, indépendamment de l'activité lacticodeshydrogénasique, si bien qu'électrophorétiquement, c'est une hétérogénéité secondaire que l'on détecte. Cette hypothèse s'appuie sur le nombre de fractions de L.D.H. supérieur à 5 cité par certains auteurs et sur le fait, d'après nos observations, que les L.D.H. peuvent se lier facilement à d'autres protéines. La fraction la plus rapide de la L.D.H. de muscle de veau à pH 8,3 est susceptible de migrer vers l'anode en s'accrochant à la fraction 9 de *G. campestris* femelle, qui n'a pas d'activité lacticodeshydrogénasique. Normalement, seule, la L.D.H. de veau ne migra pas vers l'anode à ce pH.

On doit donc être prudent dans l'interprétation moléculaire en valeur absolue des enzymes, en fonction de résultats électrophorétiques obtenus à partir de substances contenant, outre l'enzyme, d'autres fractions protéiques. Ces dernières peuvent accrocher une ou plusieurs molécules d'enzymes correspondants.

Quoi qu'il en soit, chez *G. campestris* de montagne (alt. 900 m) les systèmes lacticodeshydrogénasiques de la larve du dernier stade, sont plus développés que ceux de l'adulte pour les mêmes stations. La comparaison avec des individus de plaine, ne donne pas pour les L.D.H. de résultat significatif, pour les états considérés.

Acides nucléiques : recherche du D.N.A. de l'hémolymphe.

La recherche a été effectuée conformément à la méthode indiquée, sur l'hémolymphe totale (réaction de BURTON à la diphénylamine après hydrolyse afin de doser le désoxyribose). Malgré l'absence de corps gras, lequel contient de nombreux éléments parasites, les chiffres trouvés nous paraissent actuellement élevés en valeur absolue, pour représenter exclusivement du D-N-A (Ces valeurs seront discutées dans une publication ultérieure, par comparaison avec les dosages obtenus sur le précipité et sur le surnageant, après action de HClO_4 à 0,5 N).

En valeur relative, les premiers résultats pour *G. campestris* et *D. verrucivorus* de montagne sont (moyennes de 5 individus, 2 prélèvements par insecte) :

1) Concentration en « matériel diphénylamine positif » dans l'hémolymphe de la femelle, supérieure à celle de l'hémolymphe du mâle.

Pour un même volume d'hémolymphe chez *G. campestris*, on passe de 175 unités pour le mâle à 210 pour la femelle, avec une précision de 5 % en valeur relative.

Cependant, cette différence est faible chez *D. verrucivorus* : 132 unités pour le mâle, 145 unités pour la femelle. Ces observations sont à rapprocher des résultats de PINAMONTI, PETRIS et COLOMBO (1966) pour les A-D-N du corps gras du mâle et de la femelle de *Schistocerca gregaria* : la femelle ayant, selon ces auteurs, un corps gras plus riche en D.N.A. que le mâle; cette différence ayant tendance à augmenter chez le criquet après la mue imaginale, durant la maturation.

2) Pour l'hémolymphe de la larve mâle du dernier stade de *D. verrucivorus*, on trouve à la réaction de BURTON, une réponse supérieure à l'adulte (225 unités pour la larve, 132 unités pour l'adulte).

3) Le transfert en plaine (alt. 200 m) de *G. campestris* (alt. 900 m) entraîne une chute du « matériel diphénylamine positif » comme l'indique les valeurs du tableau suivant :

Femelle <i>G. campestris</i> (unités caractérisées à la diphénylamine) (matériel diphénylamine positif) précision 5 %	Montagne	Plaine + 8 jours	Montagne + 63 jours
	212	146	85

L'augmentation de température qui est le facteur dominant dans la baisse d'altitude, entraîne peut-être une maturation ovarienne plus rapide. Ce problème est actuellement à l'étude.

Les composés « diphénylamine positif » de l'hémolymphe des Orthoptères représentent un paramètre *écosensible* dont il serait intéressant de poursuivre l'étude.

Protéines basiques.

A pH 8,4 par électrophorèse sur gel de polyacrylamide ou sur bande de polyacétate, 4 fractions protéiniques migrent vers la cathode chez *G. campestris* (MARTY et ZALTA, 1966). Il s'agit de protéines basiques circulantes dont l'étude est en cours en vue de rechercher leur appartenance éventuelle au groupe des histones (1).

Il est significatif de constater, qu'après la mue imaginale, chez *Cophopodisma pyrenaica* et *Stenobothrus nigromaculatus* (Station de Pymorens) ces protéines augmentent quantitativement et surtout qualitativement. Pour la dernière espèce citée 4 fractions apparaissent dans les 15 jours qui suivent la mue.

2.2.3. *Les différentes fractions protéiniques de l'hémolymphe : leurs variations écologiques et génétiques.*

Les protéinogrammes donnés se rapportent à des mâles ou à des femelles adultes depuis 20 à 30 jours en moyenne. Cette période nous a paru la plus stable, pour l'ensemble des espèces, en vue de comparer les protéinogrammes entre eux.

Decticus verrucivorus (Fig. 6).

Le type est défini d'après la femelle de teinte verte (Pyrénées centrales, alt. 2 200 m, St. B, Tourmalet).

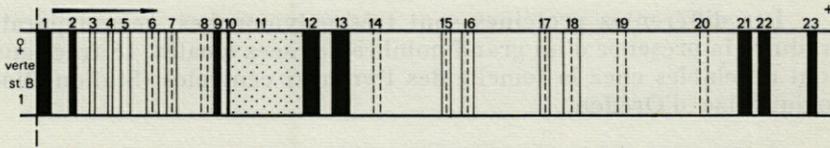


FIG. 6. — Electroprotéinogrammes de *Decticus verrucivorus* adulte, de teinte verte, Pyrénées centrales, Tourmalet, alt. 2 000 m St. B.

Les fractions fondamentales quantitativement sont 1, 2, 9, 12, 13, 21-22 et 23. Les fractions comprises entre 2 et 8 varient quantitativement; 23 fractions sont mises en évidence chez la femelle.

Un dimorphisme sexuel protéique est décelable, ainsi que des différences dues à la coloration.

(1) Travail effectué en collaboration avec le Professeur ZALTA.

Metrioptera abbreviata (Fig. 7).

Le protéinogramme correspond à la souche des Pyrénées centrales (vallée d'Aure, Espiaube), qui pose certains problèmes systématiques (1). 18 fractions au moins sont détectables, chez la femelle adulte. Plusieurs fractions, notamment celles comprises entre 1 et 10, sont polymorphiques.

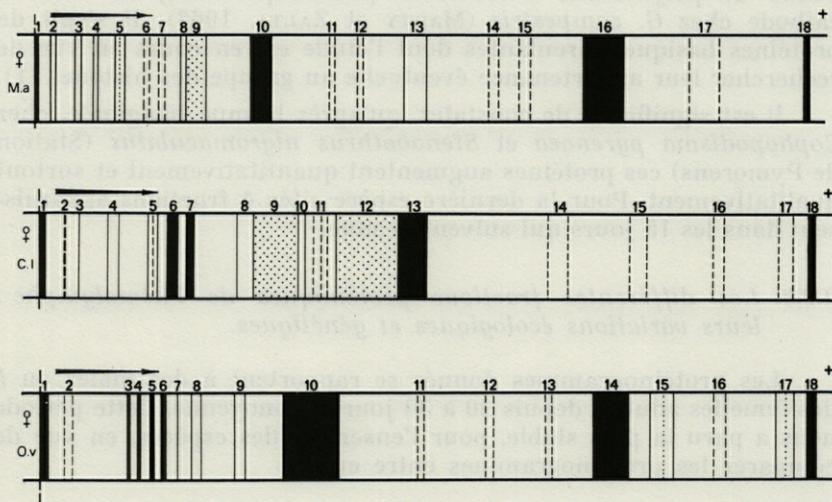


Fig. 7. — Electrophorogrammes de *Metrioptera abbreviata* (M.a), *Chorthippus longicornis* (C.l.), *Omocestus viridulus* (O.m.).

Chorthippus longicornis (Fig. 7).

Les différentes protéines sont très polymorphes, ce qui paraît traduire la présence d'un grand nombre de races locales. 18 fractions sont décelables chez la femelle des Pyrénées centrales (Station Biologique lac d'Orédon).

Omocestus viridulus (Fig. 7).

Type provenant du Canigou (1 800 m), Pyrénées-Orientales.

Protéinogramme à 18 types protéiques, dont certains varient avec l'altitude. En effet, au-dessous de 800 m, 2 fractions apparaissent entre les bandes 2 et 3. Il semblerait que le nombre de fractions augmente, lorsque la température diminue. Par contre, la fraction 10 diminue quantitativement de 1 800 à 800 m (3 stations utilisées : 1 800 m; 1 500 m, 800 m).

(1) Problème à l'étude en collaboration avec nos collègues KRUSEMAN et JEEKEL du Zoologisch Museum d'Amsterdam.

Euthystira brachyptera (Fig. 8).

Type des Pyrénées centrales (Réserve du Néouvielle, station biologique du lac d'Oléron), à 18 fractions, dont les plus importantes sont : 1, 3-4-5, 10-11 15 et 18. La fraction 15 augmente avec l'altitude. Il existe une fraction variable entre 2 et 3, selon des facteurs qu'il ne nous a pas été possible d'apprécier.

La fraction 10 est quantitativement plus faible dans un tiers des électrophorèses, étant donné que cette fraction disparaît chez les mâles analysés (9 électrophorèses au hasard, sur 30 mâles capturés), un problème se pose concernant les femelles, à fraction 10 réduite. La bande protéinique 15, doit représenter un hétéroprotéide (chromoprotéide vert qui colore l'hémolymphe). En effet, avant fixation et coloration il est possible dans plus de la moitié des cas, de détecter une coloration verte. Après coloration au noir amide, cette fraction prend rapidement une teinte brunâtre, différente de la teinte bleue caractéristique. Nous avons déjà constaté cette réaction, pour les fractions 19 et 20 chez *Locusta migratoria*, normal et mutant albinos (références de numérotation, MARTY et ZALTA, 1967b). L'étude enzymatique et structurale de ces différentes fractions de l'hémolymphe devrait être poursuivie, surtout à la suite des travaux de LEVITA, 1966 et PASSAMA-VUILLAUME, 1967.

Etant donné l'augmentation quantitative de la fraction 15 avec l'altitude, chez les *Euthystira*, il serait peut être possible, comme le

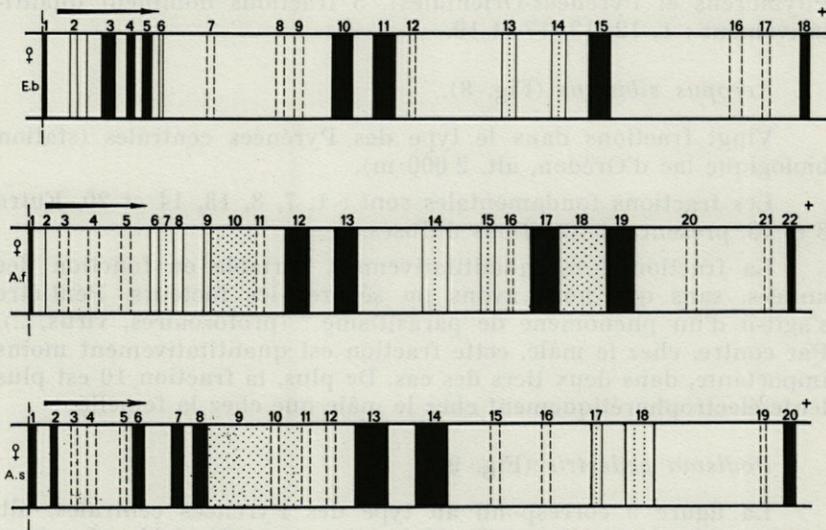


FIG. 8. — Electrophoréogrammes d'*Euthystira brachyptera* (E.b.), *Arcyptera fusca* (A.f.), *Aeropos sibiricus* (A.s.).

suggère PASSAMA-VUILLAUME, que le groupement prosthétique tétra-pyrrolique de certains insectes, possède un rôle dans les phénomènes respiratoires. Dans le cas où la coloration de la bande 15 n'apparaît pas, peut-être s'agit-il d'un décrochement du groupement chromogène pigmentogène de l'hémolymphe ? La fraction 15 représenterait de toute manière, l'enchaînement polypeptidique auquel se fixe le groupement chromogène.

L'électrophorèse, effectuée sur des gels de polyacrylamide, conduite à l'obscurité et à une température inférieure à 5 °C, doit permettre de compléter certaines notions déjà acquises en ce domaine (PASSAMA-VUILLAUME, 1967).

Pour un certain nombre d'espèces comme *Euthystira brachyptera*, *Stenobothrus lineatus*, *Platycleis denticulata*, les fractions pigmentées apparaissent séparées dans les gels, avant toute coloration et il est possible de distinguer un ou plusieurs chromoprotéides verts et un ou plusieurs chromoprotéides jaunes.

Le comportement électrophorétique de ces hétéroprotéides colorés, varie d'une espèce à l'autre. Ils paraissent spécifiques, avec toutefois une architecture moléculaire de base voisine (PASSAMA-VUILLAUME, 1967).

Arcyptera fusca (Fig. 8).

Il est possible de distinguer 22 fractions (type : station col du Puymorens et Pyrénées-Orientales). 5 fractions dominent quantitativement : 1, 12, 13, 17 et 19.

Aeropus sibiricus (Fig. 8).

Vingt fractions dans le type des Pyrénées centrales (station biologique lac d'Orédon, alt. 2 000 m).

Les fractions fondamentales sont : 1, 7, 8, 13, 14 et 20. Entre 8 et 13, présence de fractions diffuses.

La fraction 6 est quantitativement variable en fonction des années, sans que nous ayons pu séparer les facteurs. Peut-être s'agit-il d'un phénomène de parasitisme ? (protozoaires, virus, ...). Par contre, chez le mâle, cette fraction est quantitativement moins importante, dans deux tiers des cas. De plus, la fraction 10 est plus lente électrophorétiquement chez le mâle que chez la femelle.

Podisma pedestris (Fig. 9).

La figure 9 correspond au type des Pyrénées centrales, alt. 2 000 m, Massif du Néouvielle. 20 fractions sont décelables. Les bandes 1, 6, 10, 12, 15 sont les plus fortement représentées. Il existe

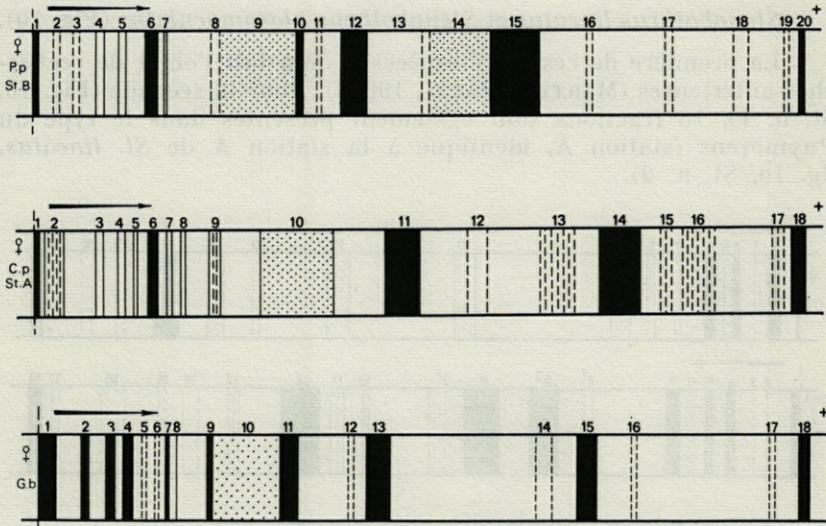


FIG. 9. — Electrophorogrammes de *Podisma pedestris* (P.p.), *Cophopodisma pyrenaica* (C.p.), *Glyptobothrus binotatus-saulcyi* (G.b.).

pour cette espèce, des variations génétiques stables, en fonction des stations.

Cophopodisma pyrenaica (Fig. 9).

Le type est défini dans la même station que précédemment; 18 fractions sont décelables, avec des variations génétiques (MARTY, ZALTA, 1967b). La comparaison entre les protéinogrammes de cette espèce et de la précédente est significative (Fig. 20).

Glyptobothrus binotatus (Fig. 9).

Le type est défini à partir d'individus de la région du col de Puymorens (alt. 2 000 m). Il s'agit d'une séquence à 18 fractions.

Les éléments fondamentaux sont : 1, 2-3-4, 9, 11, 13, 15.

La comparaison avec les protéines de l'œuf, montre plusieurs points communs (Fig. 11).

Comphoceridius brevipennis (Fig. 10).

Type venant du Col de Puymorens, à tégument vert; séquence à 18 fractions, avec variations génétiques stables, entre les formes à coloration verte et celles à coloration grise (Fig. 11).

Stenobothrus lineatus et *Stenobothrus nigromaculatus* (Fig. 10).

La première de ces deux espèces a déjà fait l'objet de recherches antérieures (MARTY et ZALTA, 1968b). Pour la seconde (Fig. 10, St. n. 1), 18 fractions sont également présentes dans le type du Puymorens (station A, identique à la station A de *St. lineatus*, fig. 10, St. n. 2).

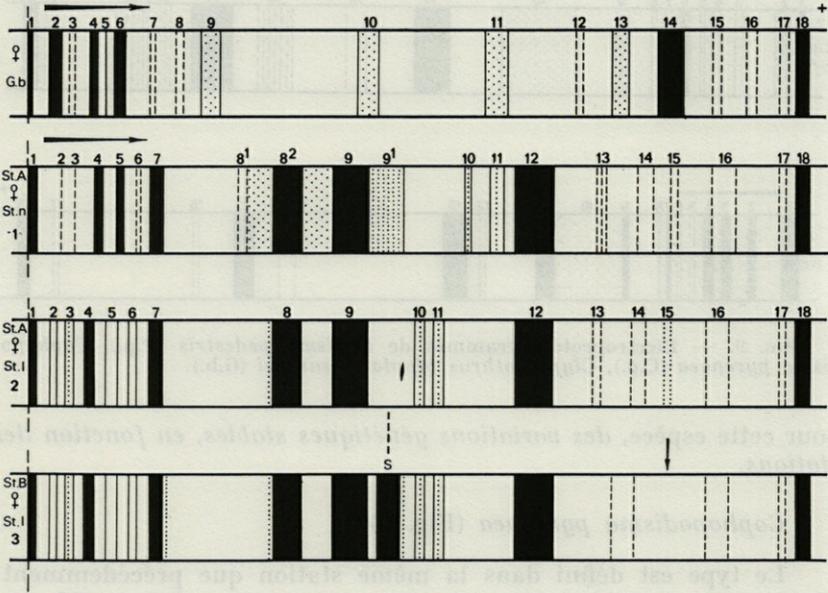


FIG. 10. — Electrophorogrammes de *Glyptobothrus brevipennis* (G.b.), *Stenobothrus nigromaculatus* (S.n.), *St. lineatus* (S.l.).
St. A = Pyrénées Orientales (Puymorens, alt. 2 000 m).
St. B = Pyrénées centrales (Tourmalet, alt. 2 000 m).

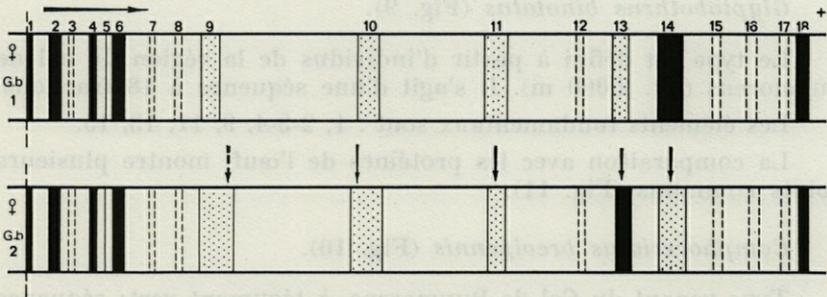


FIG. 11. — Relation entre la coloration du tégument et les protéines internes de *Gomphoceridius brevipennis* (G.b.).
1. forme verte; 2. forme grise, même station.

Ephippiger cunii (Fig. 12) et *Ephippiger cruciger* (Fig. 12).

Le type de la première espèce est défini à partir d'individus des Pyrénées centrales (1 800 m, Station Biologique lac d'Orédon). La séquence est à 23 fractions, dont la numérotation est utilisée pour

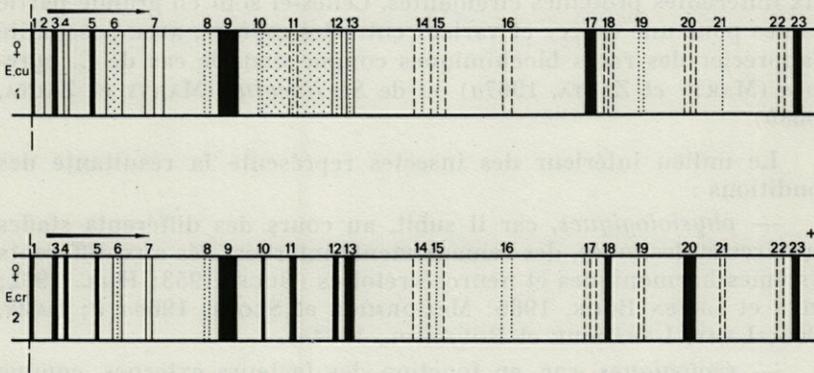


FIG. 12. — Electroprotéinogrammes d'*Ephippiger cunii* (E.c.) et d'*Ephippiger cruciger* (E.cr.)

la 2^e espèce, qui ne possède pas la bande 2, d'ailleurs inconstante chez *E. cunii*. La comparaison entre les deux espèces, révèle des *inversions quantitatives* analysées dans le chapitre VI (Fig. 19). Les sons produits par les *Ephippiger* ont fait l'objet d'études antérieures, parallèlement à l'isolement spécifique, interspécifique (BUSNEL, 1956, 1963; DUMORTIER, 1963). Il serait intéressant d'analyser parallèlement les différentes races biochimiques.

Gryllus campestris (Fig. 1) MARTY et ZALTA, 1966.

Lacusta migratoria normal et mutant *albinos* (Fig. 2).

III. — L'HÉMOLYPHE DES ORTHOPTÈRES APPROCHE MOLÉCULAIRE ET GÉNÉTIQUE DE L'ÉCOLOGIE PERSPECTIVES ÉVOLUTIVES

Les électroprotéinogrammes effectués sur l'adulte présentent une certaine stabilité, tout au moins pour la plupart de leurs fractions; les grands courants métaboliques et hormonaux de la mue étant dépassés. Les variations ne portent en général que sur quelques fractions liées à la maturation imaginaire.

De plus, dans la plupart des cas, il s'agit surtout de variations quantitatives et non plus qualitatives. Etant donné les résultats obtenus par d'autres auteurs et par nous (MARTY et ZALTA, 1968b), concernant les relations entre les gènes et les protéines, il est actuellement possible d'obtenir des cartes protéiques, correspondant aux différentes protéines circulantes. Celles-ci sont en grande partie stables pour une espèce et varient entre les espèces, avec possibilité d'apprécier des races biochimiques comme dans le cas de *C. pyrenaica* (MARTY et ZALTA, 1967a) ou de *St. lineatus* (MARTY et ZALTA, 1968b).

Le milieu intérieur des insectes représente la résultante des conditions :

— *physiologiques*, car il subit, au cours des différents stades larvaires et des mues, des remaniements internes, liés aux différents systèmes hormonaux et neurosécrétoires (BUCK, 1953; HILL, 1962; CHEN et LEVEN BOOK, 1966; McCORMICK et SCOTT, 1966a, b; LAMY, 1964; LAMY, LAHARGUE et BOUNHIOL, 1964a).

— *écologiques*, car, en fonction des facteurs externes, comme nous l'avons déjà signalé dans le chapitre précédent, les types moléculaires protéiques, c'est-à-dire, dans le cas de l'hémolymphe, presque exclusivement enzymatiques, peuvent varier, quantitativement et qualitativement (PROSER, 1964; FLORKIN, 1965, 1966).

— *génétiques*, car le génome varie interspécifiquement et même intraspécifiquement, donnant des types protéiques différents, qui, réciproquement, permettent d'approcher les gènes et les mécanismes de leur expression.

Nous avons suivi dans l'espace et le temps l'évolution protéique de l'hémolymphe des espèces précédemment signalées, en vue de nous attacher aux deux derniers aspects, écologiques et génétiques qui seront discutés dans ce chapitre.

3.1. L'HÉMOLYMPHE : MILIEU INTÉRIEUR DES INSECTES, ASPECTS ÉCOLOGIQUES ET GÉNÉTIQUES.

3.1.1. Action des facteurs externes : ÉCOPROTÉINES.

Des variations de la protéinémie en fonction de l'altitude, ont été mises en évidence après dosage de la protéinémie totale.

Des variations électrophorétiques qualitatives et quantitatives, dans les rapports des différents types protéiques, ont été également dégagées.

Variations quantitatives : signification possible.

D'après les résultats signalés dans le chapitre précédent, il apparaît que la protéinémie post-imaginale est plus élevée pour les espèces vivant en altitude, que pour les espèces vivant en plaine.

Une espèce ubiquiste, comme *St. lineatus*, voit sa protéinémie dépasser 4,3 % en moyenne, à 1 900 m d'altitude, alors qu'elle est de 2,6 % en moyenne en plaine. Le fait que les espèces froides de haute altitude soient caractérisées par une maturation ovarienne rapide est à rapprocher de l'hyperprotéinémie, d'autant plus que les espèces ubiquistes présentent ce phénomène.

D'après les travaux de HILL (1962, 1965, 1966, 1968), il semble que la maturation ovarienne dépende en partie de la protéinémie de l'hémolymphe. Cette dernière représenterait un réservoir pour certains types protéiques. Il est d'ailleurs significatif de suivre, par électrophorèse, la diminution quantitative de certaines fractions de l'hémolymphe. L'étude écologique et biochimique des orthoptères de montagne permet d'apporter les arguments à cette hypothèse (ENGELMAN, 1965*b*, 1966; JOLY P., 1958; JOLY L., 1960).

Si l'on compare le protéinogramme de la femelle de *C. longicornis* (race à tégument de teinte verte homogène, Pyrénées centrales, alt. 2 100 m, Station biologique du lac d'Orédon-Estaranhe) au protéinogramme des œufs prélevés avant la ponte, 30 à 40 jours après la mue imaginale (Fig. 13), il apparaît de nombreux points

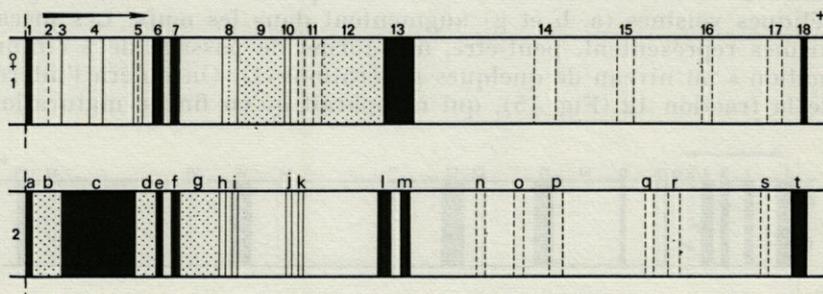


Fig. 13. — Electroprotéinogramme de *Chorthippus longicornis* (C.l.).
(1) femelle adulte, (2) œufs avant la ponte, prélevés dans la femelle I.

communs : notamment les fractions 6-7, 8, 10, 17, de la femelle, qui peuvent être comparées aux protéines : e, f, h-i, j, l-m de l'œuf. Un prélèvement avec analyse, effectué 15 jours plus tard, dans la même station, révélait un appauvrissement quantitatif de la fraction 13 à rapprocher des protéines sexuelles de la femelle (TELFER, 1953, 1954, 1960), alors que les fractions l et m des œufs, prêts à être pondus, augmentaient quantitativement, avec fusion des frac-

tions l et m. Ces deux protéinogrammes (Fig. 13) montrent, outre la parenté génique de ces fractions, un enrichissement de l'œuf en fractions protéiques équivalentes à certaines protéines circulantes de l'hémolymphe. Ces résultats rejoignent ceux obtenus par BOUNHIOL (1964) et ses collaborateurs (LAMY, LAHARGUE, 1964).

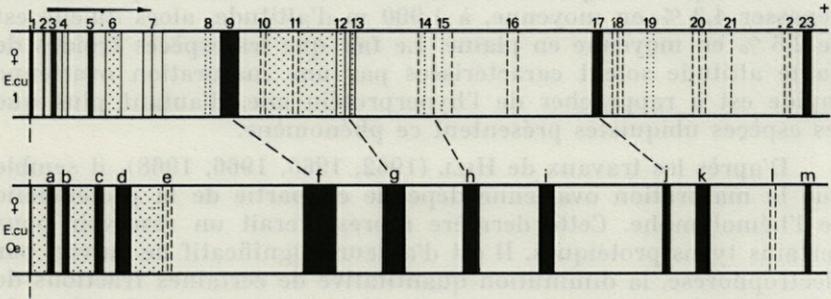


FIG. 14. — Electroprotéinogramme d'*Ehippiger cunii* (E.cu.I), femelle adulte et d'œufs (E.cu.Oe.) prélevés dans la femelle (I) avant la ponte.

Remarque sur les relations : protéines de l'hémolymphe protéines ovarienne (œufs).

Pour *Glyptobothrus binotatus* (Fig. 15) on retrouve des résultats voisins : les fractions 1, 2 et 15 diminuent quantitativement au cours de la maturation ovarienne, alors que des bandes électrophorétiques voisines (a, b et g) augmentent dans les œufs. Les mécanismes représentent, peut-être, une forme de passage de « l'information » au niveau de quelques générations (1). On notera l'intérêt de la fraction 12 (Fig. 15), qui n'apparaît qu'en fin de maturation

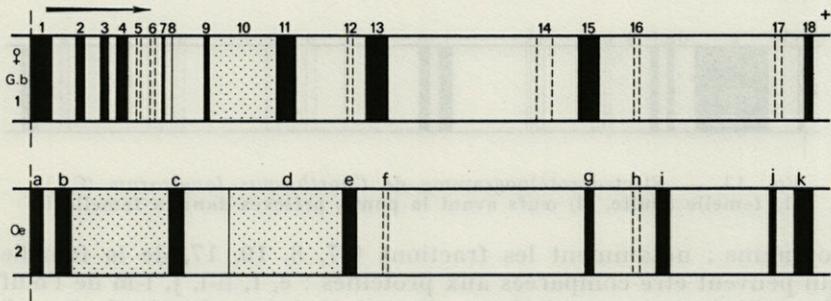


FIG. 15. — Electroprotéinogramme de *Glyptobothrus binotatus-saulcyi*, femelle adulte (G.b.I) et des œufs correspondants (Oe) prélevés dans la femelle I avant la ponte.

(1) Travaux en cours (S. FUZEAU-BRAESCH et MARTY) sur *Schistocerca gregaria*.

ovarienne alors qu'un type protéinique voisin est fortement représenté dans l'œuf (Fig. 15) (HILL, 1962; ADIYODI, 1966, 1967; MENON, 1963; COLES, 1965; AGRELL, 1964; LAUFER, 1960, 1964; BOYD, 1966; CHEN and LEVENBOOK, 1966).

Dans le cas d'*Ephippiger cunii* et d'*E. cruciger* (Fig. 14), l'analyse des protéines des œufs de la première espèce révèle une plus grande vitesse de migration des protéines comprises entre 9 et 17; lesquelles sont à comparer aux protéines situées entre (f) et (j) des œufs. La succession 9, 12-13, 14-15 (souvent fusionnées chez les jeunes imago), 16 et 17 pourrait se comparer à la séquence f, g, h, i, j. On peut également admettre qu'il s'agit de modèles protéiniques tout à fait différents, bien que la différence dans les vitesses de migration n'implique pas obligatoirement des architectures moléculaires très éloignées et inversement.

Il n'existe rien au niveau de l'œuf correspondant aux fractions à tendance sexuellement dimorphiques comme 9 et 17-18. Cela correspond peut-être, sous l'angle protéique, à un état sexuel moléculaire non différencié, conséquence éventuelle de la persistance du blocage des gènes sexuels.

Actuellement, pour les Orthoptères de montagne, parallèlement à la diminution écologique des cycles (espèces à cycle court), un fait semble se confirmer : c'est l'*hyperprotéinémie altitudinale* de l'adulte, en corrélation avec une maturation ovarienne accélérée.

Si l'on rapproche ces résultats de ceux de HILL (1962, 1965) et de ceux de PINAMONTI, PETRIS et COLOMBO (1966) concernant l'évolution des acides nucléiques du corps gras, au cours de la maturation ovarienne chez *Schistocerca gregaria*, il est possible de schématiser le déterminisme de la maturation ovarienne selon la figure 16.

Le corps gras participerait à la synthèse des protéines que l'on retrouverait dans l'hémolymphe, d'où elles passeraient dans l'ovaire.

Si l'on confronte nos résultats concernant les corrélations maturation ovarienne - protéines de l'hémolymphe, avec les résultats récemment acquis (JOLY P., 1966; HILL, 1965; PINAMONTI, 1966; CASSIER, 1967); il apparaît que les Orthoptères de montagne doivent se caractériser par une hyperactivité des *corpora allata*.

Les résultats de THOMSEN, 1948, 1959, cités par JOLY (1966) peuvent s'expliquer en considérant que les *corpora allata* ont une action positive sur le métabolisme (l'ablation des *c. allata*, diminue la consommation d'oxygène de 24 % selon THOMSEN).

En dernière analyse, en fonction des conditions écologiques externes, il existerait pour les Orthoptères de haute montagne, une hyperactivité des *corpora cardiaca* et des *corpora allata*. Ces der-

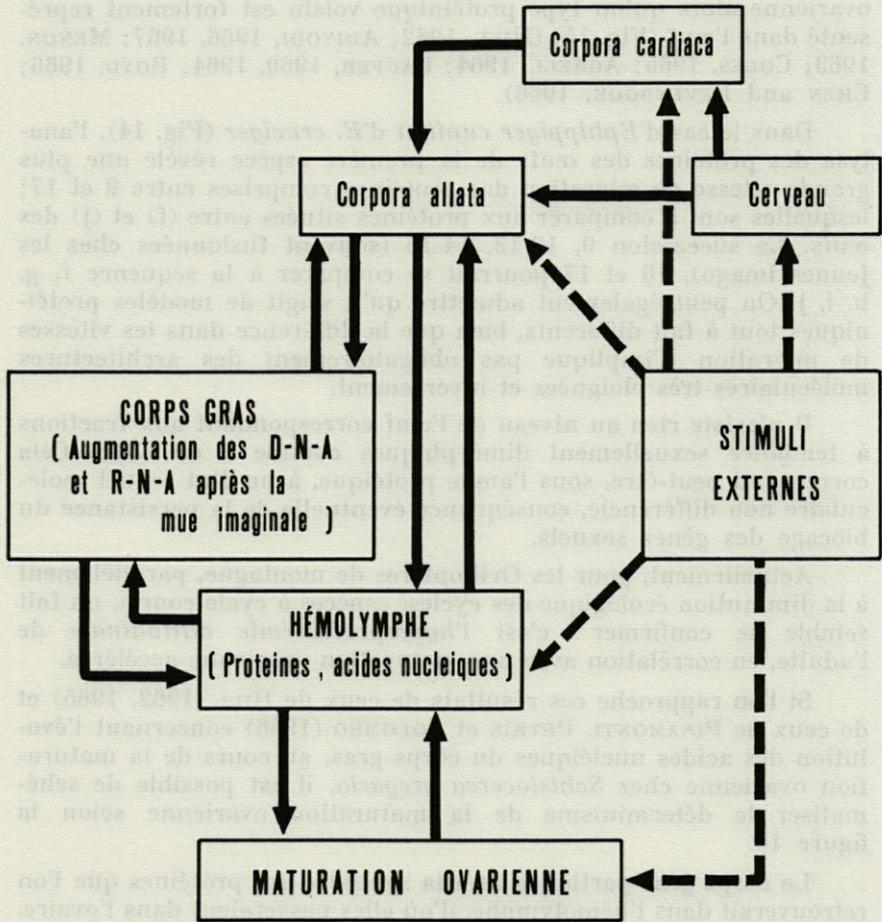


FIG. 16. — Interrelation entre les protéines de l'hémolymphe et la maturation ovarienne par rapport aux systèmes neurosécrétoires et aux stimuli externes.

niers auraient une action stimulante (JOLY L., 1960; CASSIER, 1967), sur le métabolisme des protéines, par l'intermédiaire du corps gras dont le fonctionnement en « feed-back » avec l'hémolymphe ne peut plus être écarté actuellement. De cette stimulation du métabolisme protéique imaginal, découlerait une accélération de la maturation imaginale et particulièrement de la maturation ovarienne. Cette dernière représente un *élément écologique fondamental*, comme l'étude des différents types de cycle chez les Orthoptères a pu le laisser entendre. La possibilité génétique, concernant cette accélé-

ration métabolique, établit la classification entre les espèces de plaine et celles de montagne.

Une incertitude demeure, il reste à préciser les « cellules cibles » des stimuli externes. Il serait intéressant de les rechercher au niveau du cerveau (CASSIER, 1966b; HILL, 1966, 1968; JOLY L., 1960; JOLY P., 1962a, 1966; CASSIER, 1966).

Remarque : Nous soulignerons l'intérêt physiologique des milieux extrêmes naturels : dans le cas présent, la haute montagne pour les Orthoptères.

Les individus se trouvent dans des conditions écologiques telles (températures basses, cycles courts), que les réactions mise en évidence (Hyperprotéïnémie, parallèlement à l'accélération de la maturation) permettent d'apporter des directions de recherches pour l'analyse des corrélations fonctionnelles internes et des corrélations moléculaires.

Variations qualitatives et quantitatives spécifiques.

Nous les examinerons chez les femelles des espèces où elles nous paraissent les plus significatives, et surtout chez celles pour lesquelles nous avons séparé, en partie, les facteurs responsables.

Decticus verrucivorus (Fig. 17).

Au-delà de 1 800 m, pour cette espèce, la séparation entre les fractions 3-4, 12-13, 15-16, 21-22 est nette (Fig. 17), alors qu'elle

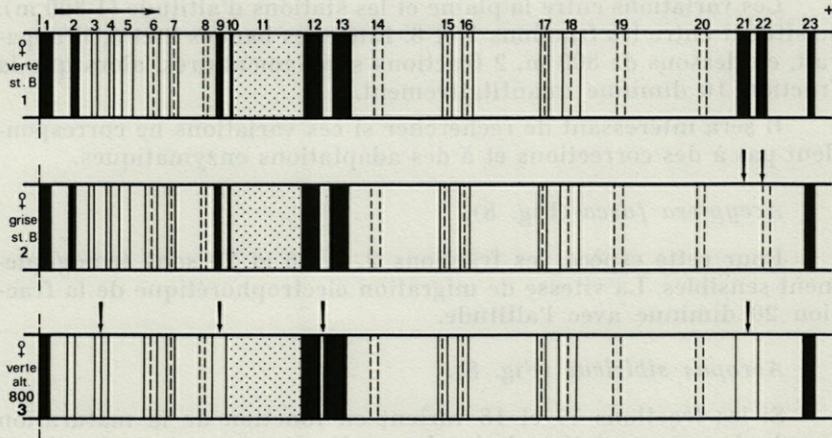


Fig. 17. — Electrophoréogrammes comparés de *Decticus verrucivorus* à tégument de teinte verte (1) et grise (2). Station B, altitude 2 000 m, Pyrénées centrales, et de la même espèce, teinte verte, à 800 m d'altitude (3).

disparaît, surtout pour 12-13 et 21-22 en dessous de 1 000 m. L'augmentation d'altitude entraîne une diversification protéique. Sans doute, les facteurs écologiques agissent-ils sur ces fractions.

Pour les fractions 12-13 (sexuellement dimorphiques, car fusionnées chez la femelle) 2 individus du dernier stade larvaire transportés en plaine, en condition naturelle, présentent un protéinogramme à bande 12 et 13 fusionnées.

Il semble que ce soit la température qui agisse, le facteur trophique est éliminé, car les individus ont conservé une nourriture identique et la saturation en eau de la pelouse a été maintenue. Plusieurs autres tentatives ayant échoué dans le transfert en plaine, nous ne disposons que de ce résultat, à interpréter avec prudence, mais que nous avons cru devoir signaler.

La nature du facteur (température, oxygénation, variation dans la vitesse de maturation, sollicitation différente des systèmes neuro-sécrétoires) reste à étayer. Néanmoins, ces observations sont à rapprocher des résultats obtenus par BERGERARD (1961, 1961a, 1967) et ses collaborateurs qui ont étudié l'action de la température sur l'expression génique sexuelle. Dans le cas de *Gryllus campestris* nos observations indiquent une atténuation du dimorphisme protéique avec l'altitude.

Une partie de l'expression des gènes sexuels serait donc très sensible à la température.

Omocestus viridulus (Fig. 7).

Les variations entre la plaine et les stations d'altitude (1 800 m), se situent entre les fractions 1 et 8. Entre les bandes 2 et 3, il apparaît, en dessous de 800 m, 2 fractions supplémentaires, alors que la fraction 10 diminue quantitativement.

Il sera intéressant de rechercher si ces variations ne correspondent pas à des corrections et à des adaptations enzymatiques.

Arcyptera fusca (Fig. 8).

Pour cette espèce, les fractions 2, 7, 16 et 20 sont écologiquement sensibles. La vitesse de migration électrophorétique de la fraction 20 diminue avec l'altitude.

Aeropus sibiricus (Fig. 8).

Si les fractions 17 et 18 varient en fonction de la maturation imaginale (augmentation de la vitesse de migration de la bande 17 et diminution quantitative de 18) la fraction 6 est écologiquement sensible. Cette fraction est plus intense dans les Pyrénées-Orientales

(Canigou) que dans les Pyrénées centrales (massif du Néouvielle) pour des situations physiologiques et écologiques voisines. Il est très difficile de considérer l'incidence génique directe sur cette fraction, car on trouve des intermédiaires dans l'espace, ce qui fait penser à un gradient Est-Ouest que nous ne pouvons préciser actuellement. Le problème est d'autant plus délicat à interpréter que la fraction 6 est sexuellement dimorphique (quantitativement moins intense chez le mâle). Autrement dit, le sexe sérologique est moins apparent dans les Pyrénées centrales que dans la zone orientale de la chaîne.

Les fractions 3, 4, 5 ont souvent des vitesses de migration différentes, mais aucune corrélation ne peut être fixée. D'autre part, il faut être très prudent sur les premières fractions, c'est-à-dire celles qui migrent le moins vers l'anode à pH 8,4. En effet, pour un même individu, des différences ont pu être relevées sur ces premières fractions, alors qu'au-delà, la reproductibilité pour un individu est très satisfaisante.

Cophopodisma pyrenaica (Fig. 9).

Nous avons déjà signalé pour cette espèce (MARTY et ZALTA, 1967, 1968b) des variations qui se rapprochent de mutations protéiniques. Il sera intéressant d'étudier ultérieurement les fractions des hybrides.

Pour cette espèce, des protéines écologiquement sensibles sont à signaler : diminution d'Est en Ouest de la fraction 13 (Station du Canigou, Puymorens-Envalira, Massif du Néouvielle, Haute-Vallée d'Aspe).

Nous proposons le terme d'ÉCOPROTÉINES pour ces fractions protéiques qui subissent l'influence des facteurs écologiques, nous conduisant ainsi vers une approche moléculaire de l'écologie.

3.1.2. Action du génome : PROTÉINES ÉCOSTABLES.

Toutes les protéines dépendent du génome; néanmoins, l'étude menée parallèlement sur le plan écologique et biochimique, nous oblige à distinguer deux niveaux dans l'expression génique des protéines circulantes de l'hémolymphe :

— un premier niveau, variable, qui marque à la fois l'hétérogénéité de l'expression génique, en même temps que l'incidence des stimuli externes sur cette expression;

— un deuxième niveau, plus stable, qui aboutit, quelles que soient les conditions externes, au même type moléculaire électrophorétique ou tout au moins, à un type très voisin.

L'utilisation des protéines sériques dans de nombreux groupes zoologiques y compris l'homme (BERNARD et RUFFIÉ, 1966), en vue de rechercher les variations interspécifiques et intraspécifiques, paraît actuellement se généraliser.

La difficulté réside dans la reconnaissance des *ÉCOPROTÉINES* et des protéines plus stables. La séparation entre les deux types est loin d'être absolue et l'on peut passer d'une protéine stable à une écoprotéine.

3.1.2.1. *Séparations interspécifiques et intraspécifiques.* *Variations interspécifiques.*

Entre les groupes d'espèces voisins, la sérologie permet de définir des types génétiques (BERNARD et RUFFIÉ, 1966) dont la validité est peut-être, dans certains cas, supérieure aux données morphologiques (MANWELL, 1966). C'est ainsi que dans le groupe des *G. bicolor-biguttulus-mollis*, dont nous poursuivons l'étude protéique, il semble que deux types génétiques de base doivent se dégager (voir chapitre II).

Sur le plan phylétique, il serait intéressant d'analyser comparativement les différents protéinogrammes (KRIEG, 1956) en considérant la vitesse de migration des différentes fractions ainsi que leur nature.

C'est au niveau de la génétique des populations et au niveau intraspécifique que la séparation protéinique des fractions de l'hémolymphe est peut-être la plus significative.

Variations intraspécifiques (Différences sexuelles).

Le dimorphisme sexuel protéique se retrouve pour la plupart des espèces. Nous signalerons à titre d'exemple :

Decticus verrucivorus (Fig. 4), souche des Pyrénées centrales (Pic du Midi de Bigorre). Les femelles présentent, dans la plupart des cas, une séparation nette entre les fractions 12-13 et 21-22. Cette séparation n'apparaît pas chez les mâles, bien que, dans une série d'analyses, nous ayons trouvé 2 mâles sur 14 qui présentaient 2 fractions 12-13 identiques à la femelle. L'interprétation est peut-être à rattacher à des phénomènes de parasitisme. L'incidence biochimique des parasites n'est pas connue chez les Orthoptères (CORBEL, 1967).

Les Dectiques sont d'une grande sensibilité aux parasites. Nous donnons à titre d'exemple (Fig. 4) le diagramme protéinique d'une femelle adulte de *D. verrucivorus* (alt. 2 000 m) adulte, tégument vert, parasitée par un *Mermis*. Les fractions 6, 7, 8 ont disparu; les fractions 21-22 sont appauvries et fusionnées comme chez le mâle normal. Une analyse pro-

téinique liée au cycle parasite, avec étude comparée des protéines de l'hôte et du parasite en immunoelectrophorèse, pourrait être positive.

Aeropus sibiricus (Fig. 18).

La fraction 6 est faiblement représentée chez le mâle. Entre les fractions 8 et 13, le comportement électrophorétique des bandes de cette zone est différent chez le mâle.

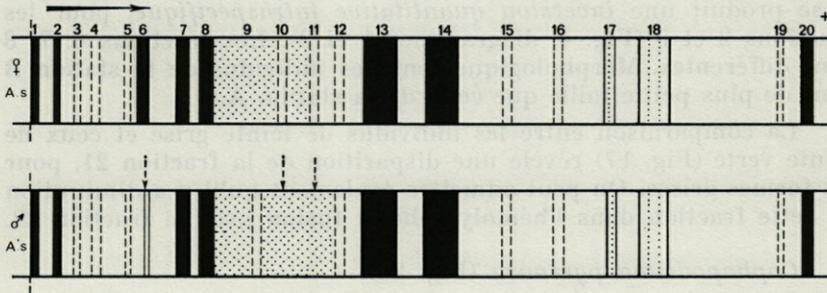


FIG. 18. — Analyse du dimorphisme sexuel protéique dans l'hémolymphe d'*Aeropus sibiricus* (A.s.).

Ephippiger cunii (Fig. 19).

Chez le mâle, les fractions 17 et 18 se rapprochent, fusionnent dans la moitié des cas, alors que, dans les autres cas, il se produit une *inversion quantitative*, entre les fractions 17 et 18. La fraction 18, faible chez la femelle, devient forte chez le mâle et inversement pour la bande 17. De ce fait, le mâle d'*E. cunii* ressemble à la femelle d'*E. cruciger* (Fig. 19).

Nous envisagerons, dans la deuxième partie de ce chapitre, la signification possible de cette *inversion quantitative interspé-*

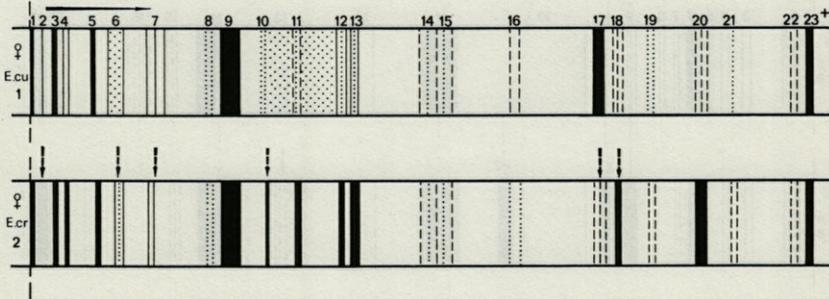


FIG. 19. — Comparaison des fractions protéiques d'*Ephippiger cunii* et d'*Ephippiger cruciger* adulte. Phénomène d'*inversion quantitative* pour les fractions 17 et 18.

fique de protéines sexuellement dimorphiques, pour des espèces affines et voisines dans la spéciation.

Variations intraspécifiques (sexes identiques).

Decticus verrucivorus (Fig. 4).

Si l'on compare les protéines d'individus venant de stations éloignées : station B (Tourmalet) et station A (Col du Puymorens), il se produit une *inversion quantitative intraspécifique*, pour les fractions 2 et 5 (Fig. 4, diagrammes 1 et 3). Les fractions 6, 7, 8 sont différentes. Morphologiquement, les individus de la station B sont de plus petite taille que ceux de la station A.

La comparaison entre les individus de teinte grise et ceux de teinte verte (Fig. 17) révèle une disparition de la fraction 21, pour les formes grises. On peut admettre également qu'il y a diminution de cette fraction dans l'hémolymph et fusion avec la fraction 22.

Cophopodisma pyrenaea (Fig. 20).

Variations antérieurement signalées (MARTY et ZALTA, 1967a). Des fractions supplémentaires S₁ et S₂ ont été mises en évidence

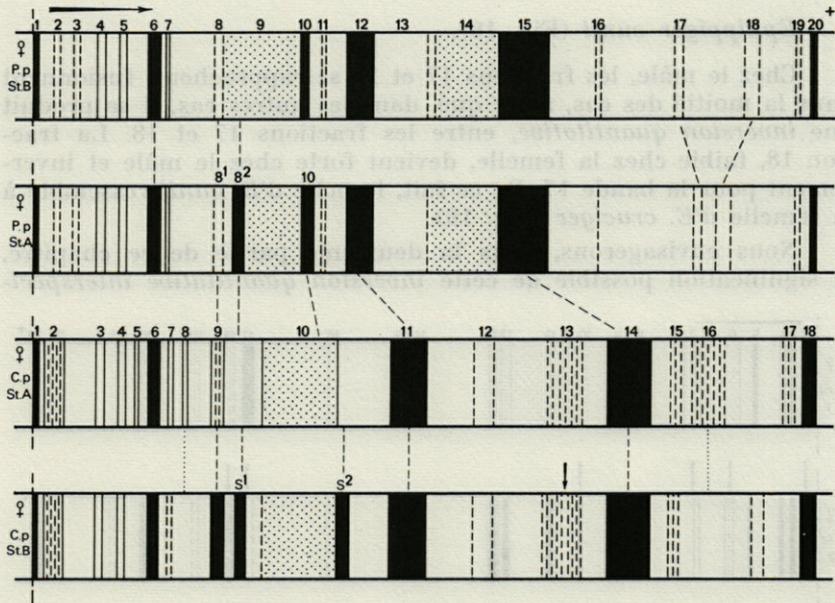


FIG. 20. — Comparaison des protéines de *Podisma pedestris* (P.p.) et *Cophopodisma pyrenaea*, Station A, limite Pyrénées-Orientales (Puymorens, alt. 2 000 m), Station B, Pyrénées centrales (Tourmalet, alt. 2 000 m).

pour les individus des stations B (Pyrénées centrales), par rapport à ceux de la zone orientale A.

Podisma pedestris (Fig. 20).

La comparaison des protéinogrammes, entre individus des 2 stations A et B, montre des vitesses de migrations différentes pour les fractions 17 et 18. La différence fondamentale réside dans la présence d'une protéine supplémentaire 8² (Fig. 20) pour les individus de la station A.

Stenobothrus lineatus. Relations évolutives avec *St. nigromaculatus* (Fig. 10, diagramme 2 et 3).

Présence, chez la femelle de station B, d'une fraction supplémentaire S, par rapport à la station A. Lors de nos premières études sur *St. lineatus* de la station A (MARTY et ZALTA, 1967a), nous ne disposions pas des résultats sur l'espèce voisine (identique sauf élytres plus courts) *Stenobothrus nigromaculatus* (Fig. 10, diagramme 1).

Les protéinogrammes sont très voisins et il apparaît parfois, chez *St. nigromaculatus*, une fraction identique à celle de *St. lineatus*. La parenté entre les deux espèces est remarquable sur le plan sérologique. Par leurs fractions (S), les *St. lineatus* de la station B (fig. 10, diagramme 3) ressemblent aux *St. nigromaculatus* (fig. 10, diagramme 1) de la station A. La fraction S de *St. lineatus* ne représente donc pas une *mutation isolée*, mais, peut-être, un reste phylétique dans la dérive spécifique entre ces trois formes dont le « pool génique » est voisin. Il serait intéressant de rechercher les corrélations qui peuvent exister entre la fraction S de *St. nigromaculatus* et la longueur des organes de vol. L'hybridation n'est pas signalée entre *St. nigromaculatus* et *St. lineatus*, mais elle ne paraît pas écologiquement impossible. *St. lineatus* est l'espèce la plus fréquente.

3.1.2.2. Conclusion : protéines écostables et écoprotéines.

Il est permis de penser que ce deuxième type de variations protéiniques intraspécifiques que nous venons d'examiner est lié à une *expression du génotype non dépendante du milieu*. Elles représentent des Protéines écostables *sensu stricto*, par opposition aux Ecoprotéines, labiles, sensibles aux stimuli externes. La figure 21, marque l'opposition entre ces deux groupes.

Dans le cas de la biosynthèse des écoprotéines, l'analogie avec les systèmes de biosynthèse des bactéries doit être menée avec prudence. Il est toutefois actuellement impossible d'admettre chez les êtres vivants une biosynthèse de fractions moléculaires sans le recours aux systèmes voisins de ceux découverts chez les bactéries (JACOB, MONOD, 1961). On doit remarquer que chez les

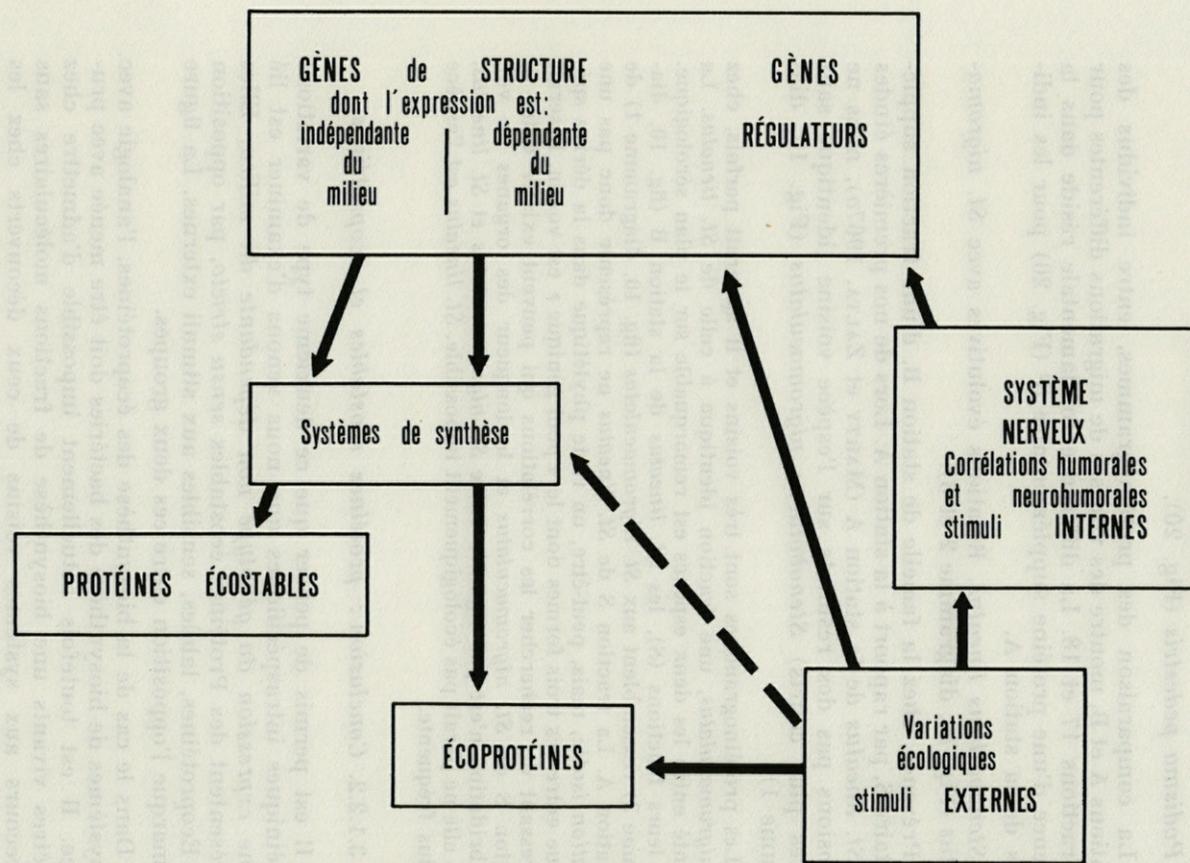


FIG. 21. — Position écologique, physiologique et moléculaire des protéines *Ecostables* et des *Ecoprotéines*.

êtres supérieurs ces systèmes ne sont pas isolés et sont intégrés dans un ensemble dont le *niveau d'organisation* est supérieur et où les corrélations nerveuses, humorales, éthologiques ont introduit une dimension nouvelle dans l'échelle évolutive (VANDEL, 1967).

Le dualisme de comportement des protéines de l'hémolymphé peut être interprété (Fig. 21) comme la résultante entre des mécanismes de base, dont le fonctionnement des êtres supérieurs nous donne une image, et des interrelations nerveuses et harmoniques avec de nombreuses rétroactions.

Les difficultés d'interprétation que nous avons rencontrées sont la conséquence des interrelations entre ces différents éléments, physiologiques, géniques, écologiques.

3.2. LE MILIEU INTÉRIEUR DES INSECTES - ASPECT ÉVOLUTIF.

3.2.1. Relations géniques entre les espèces.

La comparaison de deux couples d'espèces :

Stenobothrus lineatus *St nigromaculatus* (fig. 10)
Cophopodisma pyrenaica *P. pedestris* (fig. 20)

nous a montré des phénomènes analogues. Il apparaît, dans des populations isolées d'une espèce d'un couple, des fractions supplémentaires. Ces fractions se retrouvent de façon constante chez certaines populations de l'espèce affine du même couple. C'est ainsi que pour les *C. pyrenaica* de station B (fig. 20, diagramme 4) la fraction S₁ se retrouve en (8₂) dans les populations de *Podisma pedestris* (Station A).

Dans le cas de *St. lineatus* (Fig. 10, diagramme 3), la fraction S correspond à la fraction 91 souvent plus intense (Fig. 10, diagramme I) de *St. nigromaculatus*.

Ces fractions ne représentent pas des protéines mutantes nouvelles, pour l'histoire génétique de l'animal. Au contraire, il est possible d'interpréter leur présence comme la persistance de fractions disparues chez la plupart des individus de l'espèce affine, la spéciation ayant porté sur des systèmes géniques, commandant en partie ces protéines. *C. pyrenaica* ne se trouve que dans les Pyrénées; *Podisma pedestris*, espèce voisine, se retrouve dans les Pyrénées et dans les Alpes. La dispersion protéique est comparable (Fig. 20). Les diagrammes 2 et 4 (Fig. 20) figurent les deux types protéiniques les plus proches. *P. pedestris*, présente le « pool protéique » le plus complet, à 21 fractions (20 + 8²) (Fig. 20, dia-

gramme 2), on serait passé ensuite à *C. pyrenaea*, avec un type voisin de la Figure 20, diagramme 4, puis à *C. pyrenaea* (Fig. 20, diagramme 3), par perte des deux fractions S_1 et S_2 , lesquelles n'apparaissent plus que dans quelques populations isolées des Pyrénées centrales.

Cette hypothèse de la dérive génique (FORD, 1961; PETIT, 1951, 1967) de *P. pedestris* vers *C. pyrenaea* est en accord avec les résultats acquis sur le plan écologique et biogéographique.

De toute manière, la présence de ces protéines, existant seulement dans quelques populations, est délicate à interpréter. L'hypothèse de la possibilité d'un *blocage réversible, portant sur des gènes régulateurs ou des gènes de structure pourrait être envisagée.*

3.2.2. Les inversions protéiques quantitatives interspécifiques : problèmes posés.

La comparaison des protéinogrammes femelles de deux espèces d'*Ephippiger*, *E. cunii* et *E. cruciger*, la première étant surtout une forme de montagne, montre une similitude de dispersion électrophorétique des protéines (Fig. 19). Des différences, surtout d'intensité, sont relevées entre les fractions 10 et 13. Le fait peut-être le plus significatif est l'inversion entre les bandes 17 et 18, la fraction 17, quantitativement forte chez *E. cunii*, est faible chez *E. cruciger* et inversement pour la fraction 18. L'analyse des différents protéinogrammes nous a montré que l'on pouvait passer protéiniquement d'une espèce à l'autre.

P. pedestris *C. pyrenaea* (Fig. 20)

St. lineatus *St. nigromaculatus* (Fig. 10)

E. cunii *E. cruciger* (Fig. 19)

par des variations protéiques, qui sont le plus souvent des variations quantitatives.

Dans le dernier couple d'espèces cité, le passage porte sur une *inversion quantitative, située de plus, au niveau de protéines sexuelles dimorphique.* Le mâle d'*E. cunii* se rapproche de la femelle d'*E. cruciger*.

On peut envisager que, pour ces deux espèces, la spéciation a porté, soit sur une partie des gènes sexuels, soit sur des gènes qui leur sont liés. S'il y a eu simple dérive génétique, le déséquilibre du « *pool génique* » détruisant le « *polymorphisme génique balancé* » (FORD, 1961, 1964; PETIT, 1951, 1967; DOBZHANSKY, 1960), a agi sur le *système génique relié aux gènes sexuels*. Il serait intéressant dans ce cas d'analyser la part du phénomène « *d'isolement sexuel* ».

Etant donné les parentés morphologiques et protéiniques et le fait que *E. cunii* est une espèce localisée à l'Espagne, au Sud de la France et aux Pyrénées, il n'est pas impossible qu'elle dérive d'*E. cruciger*, espèce largement répartie dans le midi de la France. Si tel est le cas, la *dérive se serait effectuée*, en totalité ou en partie, sur des systèmes *géniques, liés directement ou indirectement aux gènes sexuels*. La question n'est pas entièrement résolue. Ce sont des problèmes de génétique moléculaire et de génétique de population qui se posent; il s'agit :

1°) de rendre compte de différences protéiques interspécifiques au niveau des protéines sexuellement dimorphiques.

2°) d'expliquer le passage entre espèces affines par « *inversion quantitative* » de *fractions protéiques* non obligatoirement liées au sexe.

3°) de préciser plus généralement, compte tenu du fait que les protéines de l'hémolymphe donnent une image du génome, les ressemblances sérologiques interspécifiques, portant surtout sur des variations quantitatives, localement qualitatives.

4°) d'approfondir la signification, dans une espèce, de fractions qui se rapportent par certaines propriétés à des protéines de l'espèce présumée origine, du moins fortement affine.

Le fait que des espèces très voisines montrent des différences protéiniques souvent de nature quantitative, le fait que ces protéines reflètent le génome et que l'on peut passer d'une espèce à l'autre par ce processus; tous ces éléments, ainsi que les remarques exposées dans ce chapitre, nous conduisent à ne pas rejeter l'hypothèse, selon laquelle la *spéciation* a pu se faire par modification des *systèmes géniques régulateurs*, beaucoup plus que par modification des gènes de structure.

CONCLUSION

Etant donné les problèmes soulevés par l'étude des Orthoptères d'altitudes élevées nous avons été conduits à envisager des particularités biologiques, physiologiques et génétiques résultant de l'action combinée dans l'espace et dans le temps de l'expression génique et des facteurs écologiques. Nous donnons dans le résumé qui fait suite les principaux résultats obtenus concernant les relations entre le *génome, le milieu intérieur et extérieur*.

Ces corrélations mettent en évidence la difficulté d'interprétation d'analyses biologiques, écologiques ou génétiques menées sépa-

rément et, inversement la nécessité d'intégrer à l'étude écologique l'analyse du génome et de son expression en relation avec les stimuli internes et externes. Elles montrent également l'intérêt prospectif de telles analyses écologiques pour la physiologie — corrélations endocrines, hyperprotéinémie altitudinale —, et la biologie générale — problèmes d'expression génique, action de la température qui ont été soulevés.

Il est évidemment nécessaire de ne pas oublier la relativité des techniques et le fait qu'une protéine, par exemple, n'est qu'un élément d'un tout, qu'elle se rattache à un ensemble cellulaire, tissulaire, morphogénétique, correspondant à différents niveaux d'organisation. En décomposant les phénomènes écologiques et en considérant à la fois un état interne en corrélation avec un état externe, l'approche biologique que nous tentons, nous paraît être relativement plus complète au niveau spécifique, biocénotique et évolutif.

RÉSUMÉ

Précédant l'étude biochimique, l'analyse de l'influence des facteurs écologiques sur le développement et la biologie des Orthoptères fait apparaître les points suivants :

1. Les Tétrigidés ne disposent pas de diapause embryonnaire. Il existe un arrêt de développement variable dans le cycle. Cet arrêt est situé au niveau des premiers, ou des derniers stades larvaires. L'influence des conditions thermiques est envisagée.

2. A l'exclusion des Tétrigidés, deux grands types d'espèces sont mis en évidence dans les Orthoptères de montagne :

1^{er} type biologique, espèces à cycle court, caractérisées par différents éléments :

— forte sensibilité embryonnaire aux variations thermiques lesquelles induisent la rupture de diapause;

— une rupture de diapause à déclenchement immédiat (6 à 8 jours) dès que la température dépasse 20 °C le jour;

— diminution de la durée des stades larvaires (mue imaginale atteinte en moins d'un mois chez *C. pyrenaëa*);

— accélération de la maturation imaginale en relation avec une protéinémie de l'hémolymphe en permanence élevée (L'origine endocrine est discutée);

— seuil thermique inférieur de déplacement voisin de 5 °C (cas de l'adulte de *C. pyrenaëa* et *Podisma pedestris*);

— en général, sténotopes et cryophiles, peu résistantes, à des thermopériodes élevées (résistance inférieure à 10 jours).

2^{me} type biologique : Espèces à cycle long, ayant des paramètres opposés aux précédents :

- faible sensibilité embryonnaire aux variations thermiques;
- déclenchement lent du phénomène de rupture de diapause.

Les cas particuliers sont envisagés.

La variation éventuelle du nombre de chromosomes en fonction des facteurs écologiques a été recherchée. Le nombre de chromosomes n'était pas connu pour les espèces suivantes : *P. pedestris*, $2n = 23$, *C. pyrenaea* $2n = 23$, *G. brevipennis* $2n = 17$. En dehors des espèces déjà connues comme présentant des chromosomes surnuméraires aucun résultat positif n'a été actuellement obtenu en ce domaine.

L'incidence des facteurs externes a été envisagée par l'étude biochimique du milieu inférieur, considéré comme *la résultante de facteurs génétiques physiologiques et écologiques*. Les protéines de l'hémolymphe séparées par électrophorèse présentent des fractions sensibles. Leur analyse est suivie en fonction de l'altitude. Leur signification est envisagée.

L'analyse écologique constituant une préhension intégrée de l'être vivant, l'étude des conditions externes et internes s'est imposée et nous a conduit aux problèmes et résultats suivants :

1. Mise en évidence d'un *dimorphisme sexuel protéique*, au niveau des protéines circulantes de l'hémolymphe d'un certain nombre d'espèces d'Orthoptères de montagne : *Decticus verrucivorus*, *Aeropus sibiricus*, *Ephippiger cunii*, *Ephippiger cruciger*. Ce phénomène peut varier en fonction des facteurs écologiques.

2. Les modifications pigmentaires sont considérées sous l'angle *écologique et génétique* pour *Mecostethus grossus*, *Pezotettix giornai*, *Chorthippus*, *Decticus*.

3. L'expression des gènes sexuels est envisagée en fonction des facteurs écologiques (cas de *Gryllus campestris*).

4. Une relation possible entre les gènes sexuels et la pigmentogénèse est évoquée (MARTY, ZALTA, 1967). Les relations éventuelles entre les gènes sexuels et les phénomènes phasaires chez les Acridiens sont discutées.

5. Une hyperprotéïnémie a été mise en évidence dans l'hémolymphe des Orthoptères adultes de montagne (Espèces à cycle court : 1^{er} type biologique). Elle paraît liée à une accélération de la maturation ovarienne dont elle représente peut-être un élément déterminant.

6. Les protéines des œufs sont considérées parallèlement aux protéines de l'hémolymphe pour les femelles de *Chorthippus longicornis*, *Glyptobothrus binotatus-saulcyi*, *Ephippiger cunii*. L'œuf d'*Ephippiger* ne présente pas de protéines sexuellement dimorphiques.

7. Dans l'analyse des isoenzymes, le polymorphisme de la lactidodeshydrogénase de l'hémolymphe est signalé chez *G. campestris*. Aucune différence pour cette espèce, entre les stations de plaines et les stations d'altitude, n'a été détectée. Les fractions lactidodeshydrogénasiques paraissent plus développées chez la larve de *Gryllus campestris* en deutostade que chez l'adulte. Ces problèmes sont actuellement à l'étude.

8. L'hémolymphe de *G. campestris* adulte, présente une réaction plus intense à la diphénylamine en montagne qu'en plaine. Le transfert en plaine entraîne en 8 jours une chute de l'intensité de la réaction. L'hémolymphe de la femelle de *G. campestris* adulte présente, par rapport au mâle à âge identique, une réaction supérieure à la diphénylamine.

9. Concernant les protéines basiques circulantes de l'hémolymphe, détectables par électrophorèse, déjà signalée (MARTY, ZALTA, 1966) une remarque est faite, sur les augmentations dans les 15 jours qui suivent la mue chez *C. pyrenaica* et *St. nigromaculatus*.

10. Les diagrammes protéiques électrophorétiques sont présentés et leurs variations écologiques signalées pour les espèces les plus caractéristiques.

11. Des résultats significatifs permettant d'établir des parentés géniques ont été obtenus pour les couples d'espèces suivants :

Stenobothrus lienatus

Podisma pedestris

Ephippiger cunii

St. nigromaculatus

C. pyrenaica

Ephippiger cruciger.

12. Les électroprotéinogrammes d'espèces affines révèlent surtout des différences quantitatives. Ce phénomène paraît traduire des intensités différentes dans l'expression génique, aboutissant à la biosynthèse de ces protéines.

13. Dans certains cas — notamment pour les espèces d'*Ephippiger* — il se produit entre fractions comparables des *inversions quantitatives* qui atteignent des protéines sexuellement dimorphiques. L'éventualité d'une spéciation ayant porté sur les systèmes géniques sexuels ou sur des gènes qui leur sont liés est envisagée.

Au niveau de l'hémolymphe, deux types protéiniques peuvent être distingués :

— un premier groupe susceptible de varier phénotypiquement, représenté par ce que nous appelons: les ECOPROTÉINES, permettant d'une part d'étudier certains aspects de la physiologie de l'insecte, et, d'autre part, d'apprécier l'influence des facteurs écologiques;

— enfin, un deuxième groupe, représentant des PROTÉINES ECOSTABLES qui permettent d'approcher une expression génétique indépendante du milieu extérieur, d'où leur grande valeur comparative, intraspécifique dans l'espace, au niveau de la génétique et de l'évolution des populations.

Ces résultats nous semblent donner la possibilité d'ouvrir une voie vers l'interprétation en termes moléculaires de problèmes d'écologie.

SUMMARY

Before the biochemical study, the analysis of the influence of ecological factors upon the development and the biology of the Orthoptera reveals the following points :

1. Tetrigidae have no embryonic diapause. There is a pause in their development which varies in their life-cycle. This pause is situated during the first or the last larval stages. The influence of thermic conditions is considered.

2. Besides the Tetrigidae, two important types of species are shown among mountain Orthoptera. *First biological type, species with a short life-cycle* characterized by different elements :

— strong embryonic sensibility to thermic variations, which induce the breaking of the diapause;

— breaking of diapause which starts almost immediately (6 or 8 days) after the temperature is more than 20 °C in the day;

— larval stage duration reduced (imaginal moulting in less than one month for *C. pyrenaica*);

— imaginal maturation accelerated in relation to permanently high protein concentration in the haemolymph (endocrinal origin is discussed in Chapter IV);

— inferior thermic threshold of activity at about 5 °C (adult *C. pyrenaica* and *Podisma pedestris*);

— Usually stenotopes and cryophiles, not much resisting when the thermoperiods are high (resistance inferior to 10 days).

Second biological type : species with a long life-cycle, having parameters opposed to the preceding ones :

— weak embryonic sensibility to thermic variations;

— slow starting of the breaking of diapause;

— particular cases are considered.

— The possible variation of the number of chromosomes in relation to ecological factors has been studied. The number of chromosomes was not known in the following species : *P. pedestris*, $2n = 23$, *C. pyrenaica* $2n = 23$, *G. brevipennis* $2n = 17$. Except for species already known as having supernumerary chromosomes, no positive results have been obtained in this field.

The influence of external factors has been considered thanks to the biochemical study of internal conditions regarded as resulting from genetic, physiological and ecological factors.

The haemolymph proteins separated by electrophoresis present sensible fractions.

Their analysis is done in relation to altitude. Their significance is considered.

The study of both external and internal conditions was necessary. It led us to the following problems and results :

1) Proteinal sexual dimorphism was shown in the circulating proteins of haemolymph for a certain number of mountain Orthoptera : *Decticus verrucivorus*, *Aeropus sibericus*, *Ephippiger cunii*, *Ephippiger cruciger*.

This phenomenon can vary in relation to ecological factors.

2) Pigmentary modifications are studied in the ecological and genetic light for *Mecostethus grossus*, *Pezotettix giornai*, *Chorthippus*, *Decticus*.

3) The sexual genes are studied in relation to ecological factors (*Gryllus campestris*).

4) A possible relation between sexual genes and pigmentogenesis — previously reported — is studied (MARTY, ZALTA, 1961). The possible relations between sexual genes and phases in the Acrididae are discussed.

5) A higher rate of proteins has been shown in the haemolymph of adult mountain Orthoptera, species with a short life-cycle : I st. biological type. It seems to be linked, to an acceleration of ovarian maturation for which it may be a determining element.

6) Egg proteins are considered in relation to haemolymph proteins for the females of *Chorthippus longicornis*, *Glyptobothrus binotatus saulcyi*, *Ephippiger cunii*. The egg of *Ephippiger* does not present sexually dimorphic proteins.

7) In the Analysis of isoenzymes, the polymorphism of haemolymph lacticodeshydrogenase is shown for *G. campestris*. No differences — for this species — between plain and altitude have been seen. Lacticodeshydrogenasical fractions seem to be more developed in the larvae of *Gryllus campestris* in the period of *deuto-stade* than in the adult. These problems are now being studied.

8) The haemolymph of adult *G. campestris* offers a more intense reaction to diphenylamine in the mountains than in plains. When transferred to plain, the intensity of the reaction drops in 8 days. The haemolymph of female adult *G. campestris* presents, in comparison with the male having the same age, a superior reaction to diphenylamine.

9) As for the basic circulating proteins of haemolymph which can be found by electrophoresis (already reported MARTY, ZALTA, 1966), a remark is made about their increase in the 15 days which follow the moulting for *C. pyrenaea* and *St. nigromaculatus*.

10) Proteinal electrophoretical diagrammes are presented. Their ecological variations are given for the characteristic species.

11) Significant results permitting to establish genic relationships have been obtained for the following couples of species :

Stenobothrus lineatus

Podisma pedestris

Ephippiger cunii

St. nigromaculatus

C. pyrenaea

Ephippiger cruciger

12) The electroproteinogrammes of closely connected species mainly reveal quantitative differences. This phenomenon seems to express different intensities in the genic expression, leading to the biosynthesis of there proteins.

13) In some cases, for instance for *Ephippiger* — there occurs — between comparable fractions — quantitative inversions which affect sexually dimorphic proteins. The possibility of a speciation, having touched the sexual genic system or the genes which are linked to them is considered.

In haemolymph, two proteinal types can be distinguished :

— One which is likely to vary phenotypically represented by what we call : the *Ecoproteins* permitting, on the one hand, to study some aspects of insect physiology and, on the other one, to appreciate the influence of ecological factors;

— Another representing *Ecostable proteins* which permit an approach to genic expression independant from the environment; so, their comparative, intraspecific value in space is important as far as genetics and the evolution of populations are concerned.

Such results appear to us as giving the possibility to open a way towards the interpretation of ecological problems in molecular terms.

ZUSAMMENFASSUNG

Vor der biochemischen Analyse lässt die Analyse des Einflusses der oekologischen Faktoren auf die Entwicklung und die Biologie der Orthopteren folgende Punkte deutlich werden :

1) Die T. besitzen keine embryonale Diapause. Es gibt eine variable Entwicklungspause im Zyklus. Diese Pause liegt im Bereich des ersten oder des letzten Larvenstadiums. Die Einwirkung thermischer Bedingungen wird in Betracht gezogen.

2) Mit Ausschluss der T. werden zwei grosse Typen von Arten unter den im Gebirge lebenden Orthopteren herausgestellt :

Erster biologischer Typ : Arten mit kurzem Zyklus, charakterisiert durch folgende Elemente :

— starke embryonale Empfindlichkeit gegenüber thermischen Veränderungen, die zur Unterbrechung der Diapause führen;

— eine plötzlich ausgelöste Unterbrechung der Diapause (in 6 bis 8 Tagen), sobald die Tagestemperatur 20 °C übersteigt;

— Verminderung der Dauer der Larvenstadien (imaginale Entpuppung in weniger als einem Monat erreicht bei *C. pyrenaica*);

— Akzeleration der imaginalen Reifung in Verbindung mit einer Proteinaemie der Haemolymphe, die dauernd aufgebaut wird. (Der endokrine Ursprung wird im 6. Kapitel besprochen);

— Untere thermische Schwelle für Fortbewegung bei 5 °C (Das ist der Fall beim vollentwickelten *C. pyrenaica*, *P. pedestris*;

— Im allgemeinen stenotop und kryophil, wenig widerstandsfähig gegenüber höheren Temperaturen (untere Widerstandsfähigkeit 10 Tage).

Zweiter biologischer Typ : Arten mit langem Zyklus, deren Parameter den vorangehenden entgegengesetzt sind :

— Geringe embryonale Empfindlichkeit gegenüber thermischen Veränderungen.

— Langsameres Auftreten der Erscheinung der Diapausen — unterbrechung. Die besonderen Fälle werden betrachtet.

— Die eventuelle Veränderung der Chromosomenzahl entsprechend den oekologischen Faktoren ist untersucht worden. Die Zahl der Chromosomen war für folgende Arten unbekannt (*P. pedestris* $2n = 23$, *C. pyrenaica* $2n = 23$, *G. brevipennis* $2n = 17$) :

Abgesehen von den Arten, von denen bekannt ist; dass sie überzählige Chromosomen aufweisen, ist bisher kein positives Ergebnis auf diesem Gebiet gewonnen worden.

— Die Einwirkung der Aussenfaktoren ist in der biochemischen Untersuchung der Innensphäre betrachtet worden, welche letztere als die Resultante genetischer, physiologischer und oekologischer Faktoren angesehen wird.

— Die Proteine der Haemolymphe, durch Elektrophorese getrennt, zeigen wahrnehmbare Teile, die wir "Oekoproteine" nennen. Ihre Untersuchung wird unter Berücksichtigung der Höhenlage durchgeführt. Ihre Bedeutung wird betrachtet.

Von der Tatsache her, dass die oekologische Untersuchung ein integriertes Erfassen des lebendigen Wesens begründet, drängte sich die Untersuchung der inneren und äusseren Bedingungen auf, die uns zu folgenden Problemen und Resultaten führte :

1) Klarstellung eines geschlechtlichen Dimorphismus des Proteins, in der Ebene der zirkulierenden Proteine der Haemolymphe, bei einer gewissen Zahl von Orthopterenarten im Gebirge. Dieses Phänomen kann sich entsprechend den oekologischen Faktoren verändern.

2) Die pigmentären Veränderungen werden unter oekologischen und genetischen Gesichtspunkten für *M. grossus*, *P. giornai*, *Chorthippus*, *Decticus*, betrachtet.

3) Die Formel der Geschlechtsgene wird in Beziehung zu oekologischen Faktoren betrachtet. (Fall des *Gryllus campestris*).

4) Eine mögliche Beziehung zwischen den Geschlechtsgenen und der Pigmentogenese, auf die früher schon hingewiesen wurde, wird vor Augen geführt (MARTY, ZALTA, 1967). Die eventuellen Beziehungen zwischen den Geschlechtsgenen und den Phasenphänomenen bei den Akridiern werden diskutiert.

5) Eine Hyperproteinaemie in der Haemolymphe der vollentwickelten O. im Gebirge wird herausgestellt. Arten mit kurzem Zyklus : erster biologischer Typ. Sie scheint verbunden zu sein mit einer Akzeleration der Reifung der Eierstöcke, für die sie vielleicht ein bestimmtes Element darstellt.

6) Die Proteine der Eier werden betrachtet parallel mit den Proteinen der Haemolymphe für die Weibchen der *C. longicornis*, *G. binotatus*, *E. cunii*. Das Ei des Ephippiger weist keine zweigeschlechtlichen Proteine auf.

7) In der Analyse der Is. wird beim *Gryllus campestris* auf die Vielgestaltigkeit der L. der Haemolymphe hingewiesen. Kein Unterschied zwischen Arten in der Ebene und denen im Gebirge ist für diese Art entdeckt worden. Die lacticodeshydrogenen Teile scheinen bei der Larve des *Gryllus* im zweiten Stadium weiter ent-

wickelt als bei den vollentwickelten. Diese Probleme werden gegenwärtig untersucht.

8) Die Haemolymphe des vollentwickelten *Gryllus campestris* zeigt im Gebirge eine intensivere Reaktion auf die Diphenylamine als in der Ebene. Die Überführung in die Ebene führt innerhalb von 8 Tagen zu einem Abfall in der Intensität der Reaktion. Die H. des Weibchens des *G. campestris* weist im Verhältnis zum Männchen gleichen Alters eine grössere Reaktion auf die D. auf.

9) Was die zirkulierenden basischen Proteine der Haemolymphe angeht, die man durch Electrophorese entdecken kann (MARTY, ZALTA, 1966), habenauf sie schon hingewiesen), so werden Feststellungen über ihre Vermehrung in den 15 Tagen nach der Entpuppung bei den *C. pyrenaea*, *St. nigromaculatus*, gemacht.

10) Die elektrophoretischen Diagramme der Proteine und ihre schon angezeigten oekologischen Veränderungen werden für die wichtigsten Arten vorgeführt :

Stenobothrus lineatus

Podisma pedestris

Ephippiger cunii

St. nigromaculatus

C. pyrenaea

Ephippiger cruciger

11) Bedeutende Resultate, die Genverwandtschaften aufzustellen erlauben, sind für die folgende Artenpaare gefunden worden.

12) Die Elektrophorenoogramme verwandter Arten enthüllen besonders die quantitativen Unterschiede. Dieses Phänomen überträgt deutlich die verschiedenen Intensitäten in die Formel der Gene, was zur Biosynthese dieser Proteine führt.

13) In gewissen Fällen, namentlich in den Arten des Ephippiger, zeigen sich zwischen vergleichbaren Teilen quantitative Umkehrungen, die zu zweigeschlechtlichen Proteinen führen. Die Möglichkeit einer Speziation, die sich hauptsächlich auf die geschlechtlichen Gensysteme oder auf die mit ihnen verbundenen Gene erstreckt, wird in Betracht gezogen.

Gleich mit der H. können zwei Proteintypen unterschieden werden :

— eine erste Gruppe, die phänotypisch variieren kann, dargestellt durch die von uns sogenannten "Oekoproteine"; damit lassen sich einerseits bestimmte Aspekte der Physiologie des Insekts untersuchen : andererseits lässt sich damit der Einfluss der oekologischen Faktoren einschätzen.

— schliesslich eine zweite Gruppe, die die oekostabile Proteine bilden, die es ermöglichen, zu einer genetischen Formel zu kommen, die unabhängig ist vom äusseren Milieu; von dorthier erklärt sich

ihr grosser intraspezifischer Vergleichwert, in gleicher Ebene mit der Genetik und der Entwicklung der Arten.

Diese Resultate scheinen uns die Möglichkeit zu geben, einen Weg zur Interpretation oekologischer Probleme mit molekularen Begriffen zu eröffnen.

BIBLIOGRAPHIE

- ADIYODI, K.G. and K.K. NAYAR, 1966a. Some neuroendocrine aspects of reproduction in the viviparous cockroach, *Trichoblatta sericea* (Saussure). *Zool. Jb. (Physiol.)*, 72 : 453-462.
- AGRELL, I., 1964. Physiological and biochemical changes during insect development. In *The Physiology of Insecta* (ROCKSTEIN, Ed.) : 91-148. Academic Press, New York.
- ALBRECHT, F.O., 1954. Etat hygrométrique, coloration et résistance chez l'imago de *Locusta migratoria migratorioides*. *Experientia*, 20 : 97-99.
- ALEXANDER, G., 1933. Some relations between altitude and the distribution of *Acrididae* in Colorado. *Ann. ent. Soc. Am.*, 26 : 586-590.
- ALEXANDER, G., 1951. The concurrence of Orthoptera at high altitudes, with special reference to Colorado *Acrididae*. *Ecology*, 32 : 104-112.
- ALEXANDER, G., 1960. Vertical movements of grasshoppers in the Rocky Mountains of Colorado (Abstract). *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 41 : 89.
- ALEXANDER, G., 1962. Ecology of High altitude insects. *Ecology*, 43/4 : 780-781.
- ANDREWARTHA, H.G., 1952. Diapause in relation to the ecology of insects. *Biol. Rev.*, 27 : 50-107.
- ANDREWARTHA, H.G. & L.C. BIRCH, 1954. The distribution and abundance of animals. The University of Chicago Press.
- ANDREWARTHA, H.G. & T.O. BROWNING, 1961. An analysis of the idea of "recourses" in animal ecology. *J. Theoret. Biol.*, 1 : 83-97.
- ASAHINA, E., 1966. Freezing and Frost resistance in Insects. *Cryobiology*, Academic Press. Lond. Chapt. 9 : 451-486.
- BARKER, J.-F., 1966. Climatological distribution of a Grasshopper supernumerary chromosome. *Evolution*, 20 (4) : 665-667.
- BEAMEN, J.W.L., J.E. TREHERNE and V.B. WIGGLESWORTH, 1967. *Advance in Insect Physiology*, (4) : 415 p. Academic press, edit. Lond.
- BERGERARD, J., 1961. Intersexualité expérimentale chez *Carausius morosus* Br. (Phasmidae). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 95 : 273-300.
- BERGERARD, J., 1961a. Analyse de la période sensible à la température pour la différenciation sexuelle de *Carausius morosus* Br. (Phasmidae). *C.R. Acad. Sc.*, 253 : 2149-2151.
- BERGERARD, J., 1967. Ambisexualité et intersexualité chez les insectes. *Ann. biol.*, 6 (5-6) : 259-269.

- BERNARD J. et J. RUFFIÉ, 1966. Hématologie géographique. Masson édit. Paris. 436 p.
- BLACKITH, R.E., 1962. L'identité des manifestations phasaires chez les acridiens migrants. *C.R. Colloques internat. C.N.R.S.*, Paris, 114 : 299-342.
- BOYD, J.-B. and H.-K. MITCHELL, 1966. Turnover of the Hemolymph Proteins of *Drosophila melanogaster*. *Arch. Biochem. Biophys.*, 117 : 310-319.
- BREZNER, I. and W.R. ENNS, 1958. Preliminary studies utilizing electrophoresis as a tool in insect systematics. *Jour. Kansas Entomol. Soc.*, 31 : 241-246.
- BUCK, J.B., 1953. Physical properties and chemical composition of insect blood. In *Insect Physiology* (Roeder K.D., Ed.) : 147-190. John Wiley, New York.
- BURTON, K., 1956. A study of the conditions and mechanism of the Diphenylamine reaction for the colorimetric estimation of deoxyribonucleic acid. *Biochem. J.*, 62 : 315-323.
- CASSIER, P., 1964b. La réactivité phototropique de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.), phase grégaire, après implantation abdominale de corps allates. *Insectes sociaux*, II : 131-140.
- CASSIER, P., 1964c. Effets immédiats et transmis des implantations de corps allates sur la fécondité et la descendance des femelles de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.), phase grégaire (Insecte Orthoptéroïde). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 259 : 2706-2708.
- CASSIER, P., 1965a. Déterminisme endocrine de quelques caractéristiques phasaire chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) (Insecte Orthoptéroïde, Acrididae). *Insectes sociaux*, 12 (1) : 71-79.
- CASSIER, P., 1965c. Comparaison de l'intensité des effets du groupement dans les générations de juin et de décembre du Criquet migrant (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) (Insecte Orthoptéroïde, Acrididae). *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 260 : 3480-3482.
- CASSIER, P., 1965d. Le comportement phototropique du Criquet migrant (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) : bases sensorielles et endocrines. Thèse. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12^e série, 7 : 213-358.
- CASSIER, P., 1966a. Variabilité des effets du groupement (effets immédiats et transmis) chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). I. Déterminisme des variations saisonnières; rôles de la température et de la photopériode. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 100 : 135-179.
- CASSIER, P., 1966b. Effets de l'ablation d'un corps allate sur la fécondité et la descendance des femelles isolées du Criquet migrant (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) (Insecte Orthoptéroïde, Acrididae). *Insectes sociaux*, 13 (1) : 17-28.
- CASSIER, P., 1967. La reproduction des insectes et la régulation de l'activité des corps allates. *Année biol.*, 6 : 595-670.
- CHANGEUX, J.P., 1961. The feedback control mechanism of biosynthetic L-threonine deaminase by L-iso-leucine *Cold Spring Harbor Symp. Quan. Biol.*, 26 : 313.

- CHAUVIN, R., 1965. Progrès récents de l'écologie des insectes spécialement dans ses rapports avec l'éthologie. *Ann. Biol.*, 4 (11-12) : 585-626.
- CHEN, P.S. and LEVENBOOK, 1966. Studies on the haemolymph protein of the blowfly *Phormia regina* — I. Changes in ontogenetic patterns. *J. Insect Physiol.*, 12 : 1595-1609.
- CHEN, P.S., and LEVENBOOK, 1966. Studies on the haemolymph proteins of the blow fly *Phormia regina* — II. Synthesis and breakdown as revealed by isotopic labelling. *J. Insect Physiol.*, 12 : 1611-1627.
- CHOPARD, L., 1951. Faune de France, tome 56 : *Orthoptéroïdes*. Lechevalier édit., Paris.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, I.F., 1953. The significance of fluctuating temperatures on the physiology and ecology of insects. *Entomologist*, London, 86 : 183-189.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1956b. The ecological significance of diurnal rhythms in terrestrial arthropods. *Proc. Intern. Congr. Zool.*, 14th, Copenhagen, 1953 : 415-17.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1959. Microclimate, diurnal rythms, and the conquest of the land by arthropods. *Intern. J. Bioclimatol. Biometeorol.*, 3 (3) B : 1-8.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L., 1961. Adaptative functions of circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol.*, 25 : 345-55.
- COLES, G.C., 1965. The haemolymph and moulting in *Rhodnius prolixus* Stal. *J. Insect Physiol.*, II : 1317-1323.
- CORBEL, P., 1967. La reproduction des insectes et la régulation de l'activité des corps allates. *Année biol.*, 6 : 595-670.
- COUSIN, G., 1940b. Le dimorphisme sexuel chez *Gryllus campestris* L. et *Gr. bimaculatus* de Geer et leurs hybrides réciproques. ♀ CX ♂ B et ♀ BX ♂ C. *C.R. Ac. Sc.*, 211 : 214-216.
- COUSIN, G., 1940c. Etude expérimentale et quantitative de l'hérédité interspécifique. Transmission de la forme et de ses potentialités évolutives. Croisement *Gryllus campestris* L. X *Gr. bimaculatus* de Geer. *Mém. Ac. Sc.*, 64 : 1-213.
- COUSIN, G., 1941. Importance du sexe et du sens des croisements dans la transmission de la stabilité des formes spécifiques aux hybrides réciproques F1 de deux espèces de Gryllons : *Gryllus campestris* L. et *Gryllus bimaculatus* de Geer. *C.R. Sol. Biol.*, 135 : 878-880.
- COUSIN, G., 1947a. Résultats d'une analyse quantitative de la transmission héréditaire d'un caractère partiellement lié au sexe. *C.R. Ac. Sc.*, 225 : 959-961.
- COUSIN, G., 1961. Analyse des équilibres morphogénétiques des types structuraux spécifiques et hybrides chez quelques Gryllides. *Bull. Soc. Zool. France*, 86 : 500-521.
- DAVIS, B.J., 1964. Disc electrophoresis — II. Method and application to human serum proteins. *Ann. N.Y. Acad. Sc.*, 121 : 404-427.
- DENUCE, J.M., 1958. Zonenelektrophoretische Untersuchungen der Hämolymphe Proteine von Insekten in verschiedenen Stadien der Larvenentwicklung. *Z. Naturf.*, 13 b : 215-218.

- DOBZHANSKY, Th. and O. PAVLOVSKY, 1960. How stable is Balanced polymorphism ? *Proc. nat. Acad. Sc. Wash.*, 46 : 41-7.
- DOWNES, J.A., 1962. What is an arctic insect ? *Can. Entomologist*, 94 : 143-62.
- DOWNES, J.A., 1964. Arctic insects and their environment. *Can. Entomologist*, 96 : 279-307.
- DOWNES, J.A., 1965. Adaptations of insects in the arctic. *Ann. Rev. Entomol.*, 10 : 257-274.
- DREUX, Ph., 1962. Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes Françaises. Thèses n° 4816. Masson édit., Paris : 323-766.
- ENGELMANN, F., 1965a. The mode of regulation of the corpus allatum in adult insects. *Arch. Anat. Microscop. Morphol. Exptl.*, 54 : 387-404.
- ENGELMANN, F., 1965b. Endocrine activation of protein metabolism during egg maturation in an insect. *An. Zool.*, 5 : 673.
- ENGELMANN, F. and D. PENNEY, 1966. Studies on the endocrine Control of Metabolism in *Leucophaea*. *Gen. Comp. Endocrin.*, 7 : 314-325.
- FLORKIN, M., 1965. Approches moléculaires de l'intégration écologique. Problèmes de terminologie. *Bull. Acad. Belg.*, 51 (3) : 239-256.
- FLORKIN, M., 1966. Aspects moléculaires de l'adaptation et de la phylogénie. Masson édit., Paris : 258 p.
- FORD, E.B., 1961. The Theory of Genetic Polymorphism, *Symposia R. ent. Soc. Lond.*, I : 11-19.
- FORD, E.B., 1964. Ecological Genetics, 335 p. Methuen and Co., Edit., London.
- FUZEAU-BRAESCH, S., 1960. Etude biologique et biochimique de la pigmentation d'un insecte : *Gryllus bimaculatus* de Geer. *Bull. Fr. Belg.* : 525-625.
- FUZEAU-BRAESCH, S., 1961. Le déterminisme de la diapause chez les insectes. *Année biol.*, 37 : 43-69.
- FUZEAU-BRAESCH, S., 1965. Analyse de la croissance d'un insecte à diapause obligatoire post-embryonnaire : influence de la photopériode et de la température sur les stades qui précèdent la diapause. *Proc. 12th int. Congr. Ent.* : 168-169.
- FUZEAU-BRAESCH, S., 1966. Etude de la diapause de *Gryllus campestris* (Orthoptera). *J. Insect Physiol.*, 12 : 449-455.
- GALVAGNI, A., 1959. Studio ecologico sistematico sugli Ortoteroidi dei Monti Sibillini (Apennino umbromarchigiano). *Mem. del Museo Civico di St. Nat. Verona*, 7 : 1-76.
- GASSER, F., 1964. Fractionnement des protéines sériques par électrophorèse sur acétate de cellulose chez quelques espèces de *Salamandridae*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 258 : 457-460.
- GASSER, F. et J. DURAND, 1965. Etude du sérum chez les Urodèles *Proteus anguinus* Laur. et *Ambystome mexicanum* Cope. Fractionnement par électrophorèse et relargage. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 261 : 2767-2770.
- GIRARDIE, A., 1965. Contribution à l'étude du contrôle de l'activité des *corpora allata* par la *pars intercerebralis* chez *Locusta migratoria* (L.). *C.R. Acad. Sc. (Paris)*, 261 : 4876-4878.

- GIRARDIE, A., 1967a. Contrôle de l'activité génitale chez *Locusta migratoria*. Mise en évidence d'un facteur gonadotrope et d'un facteur allatotrope dans la pars intercerebralis. *Soc. zool. Fr.* (sous presse).
- GIRARDIE, A., 1967b. Contrôle neuro-hormonal de la métamorphose et de la pigmentation chez *Locusta migratoria* L. (Orthoptère). *Ann. Sc. Nat.* (sous presse).
- GOLDBERG, E. and J.N. CATHER, 1963. Molecular heterogeneity of LDH during Development of the Snail. *J. cell. and Comp. Physiology*, 61 : 31-38.
- HENDERSON, S.A., 1961. The chromosomes of the British Tetrigidae (Orthoptera). *Chromosoma*, 12 : 553-572.
- HEWITT, G.M., 1963. A tetrasomic mosaic in the germ line of *Chorthippus parallelus*. *Heredity*, 18 (4) : 505-512.
- HEWITT, G.M., 1964. Population cytology of British Grasshoppers. I. Chiasma variation in *Chorthippus brunneus*, *Chorthippus parallelus* and *Omocestus viridulus*. *Chromosoma*, 15 : 212-230.
- HILL, L., 1962. Neurosecretory control of haemolymph protein concentration during ovarian development in the desert locust. *J. Insect Physiol.*, 8 : 609-619.
- HILL, L., 1965. The incorporation of C¹⁴-glycine into the proteins of the fat body of the desert locust during ovarian development. *J. Insect Physiol.*, II : 1605-1615.
- HILL, L., W. MORDUE and K.C. HIGHNAM, 1966. The endocrin system, frontal ganglion and feeding during maturation in the female desert locust. *J. Insect. Physiol.*, 12 : 1197-1208.
- HILL, L., A.J. LUNTZ and P.A. STEEPLE, 1968. The relationship between somatic Growth, ovarian growth, and feeding activity in the adult desert locust. *J. Insect Physiol.*, 14 : 1-20.
- HOGAN, T.W., 1959. A rapid method for examining diapause embryos of *Acheta commodus* W. *Nature*, Lond., 183 : 269.
- HOGAN, T.W., 1960. The onset and duration of diapause in eggs of *Acheta Commodus* (Walk.) (Orthoptera). *Aust. J. Biol. Sc.*, 13 : 14-29.
- HOGAN, T.W., 1964. Further data on the effect of ammonia on the termination of diapause in eggs of *Teleogryllus commodus* (Walk.) (Orthoptera : Gryllidae). *Aust. J. biol. Sc.*, 17 : 752-757.
- JACOB, F., J. MONOD, 1961. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. Mol. Biol.*, 3 : 318.
- JOHN, B. and G.M. HEWITT, 1963. A spontaneous interchange in *Chorthippus brunneus* with extensive chiasma formation in an interstitial segment. *Chromosoma*, 14 : 638-650.
- JOHN, B. and G.M. HEWITT, 1965. The B. Chromosome system of *Myrmeleotettix maculatus* (Thunb.) I. The mechanics. *Chromosoma*, 16 : 548-578. II. The statics. *Chromosoma*, 17 : 121-138.
- JOLY, P., 1945. La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les Dysticides. *Arch. Zool. exp. gen.*, 84 : 47-164.
- JOLY, P., 1958. Les corrélations humorales chez les Acridiens. *Ann. Biol.*, 34 : 97-118.

- JOLY, L., 1960. Fonctions des corpora allata chez *Locusta migratoria* L. Thèse, Strasbourg : 103 p.
- JOLY, P., 1962a. L'endocrinologie des Invertébrés. *Experientia*, 18 (II) : 481-496.
- JOLY, P., 1966. Corrélations existant entre la nutrition et les fonctions endocrines chez les Insectes. *Année Biol.*, 5 (3-4) : 173-192.
- KLOMP, H., 1960. The concepts "similar ecology" and "competition" in animal ecology. *Arch. Néerl. Zool.*, 14 : 90-102.
- KLOMP, H., 1962. The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations. *Arch. Néerl. Zool.*, 15 : 68-109.
- KLOMP, H., 1966. The interrelations of some approaches to the concept of Density dependence in animal populations.
- KOPANEVA, L.M., 1962. Orthoptere of the main caucasus mountain ridge in the upper streams of the river tiberda and their vertical distribution. 300 r. *HH-Ta A.H. CCCP*, 41 (3) : 378-382.
- KRIEG, A., 1956. Electrophoretische Untersuchungen an Hämolympheproteinen von Insekten und anderen Avertebraten. *Naturwissenschaften*, 43 : 60-61.
- KRISHNAHUMARAN, A., 1962. On some biochemical aspects of the moult cycle in *Gryllus*. *Biol. Zbl.*, 81 : 529-538.
- KULLENBERG, B., 1962. Some points of view on microclimatology as an integrative part of terrestrial ecology. *Zool. bidrag fran Uppsala*, 35 : 457-479.
- KULLENBERG, B., 1964. Pheromoner, kemiska retningsmedel och budbärare mellan individer, en nybenämnd grupp av biologiskt aktiva ämnen. *Zoologisk revy*, 2 : 60-68.
- KULLENBERG, B., 1965. Forskning över kemisk stimulation, en viktig sida av ekologin. *Zoologisk revy*, 1 : 15-23.
- LAMY, M., 1964. Electrophorèse en gel d'amidon des protéines de l'hémolymphe du Bombyx du Murier, normal ou privé de ses gonades. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 259 : 1905-1908.
- LAMY, M., J. LAHARGUE, J.J. BOUNHIOL, 1964 a. Electrophorèse sur papier de l'hémolymphe de vers à soie soumis à diverses expériences. Modifications des protéinogrammes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 258 : 3590-3593.
- LAUFER, H., 1960. Blood proteins in insect development. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 89 : 490-515.
- LAUGE, G., 1964. Féminisation des genitalia externes des intersexués tripodes de *Drosophila melanogaster* Meig. sous l'action d'une température élevée. Mise en évidence d'une phase sensible au cours du développement. *C.R. Acad. Sc.*, 159 : 4156-4159.
- LEA et ARDEN, O., 1963. Some relationships between environment, corpora allata, and egg maturation in cecine mosquitos. *J. Insect. Physiol.*, 9 : 793-809.
- LEES, A.D., 1954. The physiology of diapause in insects. Cambridge University Press.

- LEVITA, B., 1966 a. Mécanisme pigmentaire de l'homochromie chez *Oedipoda coerulescens* L. *C.R. Acad. Sc.*, 262 : 1763-1765.
- LEVITA, B., 1966 b. Pigmentation et photosensibilité chez *Oedipoda coerulescens* L. *C.R. Acad. Sc.*, 262 : 2496-2497.
- LOWRY, O.H., N.J. ROSEBROUGH, A.L. FARR and R.J. RANDALL, 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. biol. chem.*, 193 : 265-275.
- McCORMICK, F.W. and A. SCOTT, 1966 a. Changes in haemolymph proteins in first instar locusts. *Arch. Internat. Physiol. Biochim.*, 74 : 442-448.
- McCORMICK, F.W. and A. SCOTT, 1966 b. A Protein fraction in Locust hemolymph associated with the moulting cycle. *Experientia, Basel* : 229-288.
- MANWELL, C., 1966 a. Sea cucumber sibling species : polypeptide chain types and oxygen equilibrium of hemoglobin. *Science, N.Y.*, 152 : 1393-6.
- MANWELL, C. & C.V. SCHELSINGER, 1966. Polymorphism of turtle hemoglobin and geographical differences in the frequency of variants of *Chrysemys picta* 'slow' hemoglobin - an example of 'temperature anti-adaptation' ? *Comp. Biochem. Physiol.*, 18 : 627-38.
- MARTOJA, R., 1961. Signification anatomique et biologique du segment à villosités de l'intestin des Grylloidea (Orthoptères). *C.R. Acad. Sc.*, 253 : 2759-2761.
- MARTOJA, R., 1963. Caractères histopathologiques de la rickettsiose des Gryllidae (Orthoptères). *C.R. Acad. Sc.*, 256 : 5431-5434.
- MARTOJA, R., 1964. Sur l'infection expérimentale de quelques insectes Orthoptères par *Rickettsiella grylli*, agent de la rickettsiose des Gryllides. *C.R. Acad. Sc.*, 258 : 1318-1321.
- MARTOJA, R. & S. LAUVERJAT, 1965. Caractères histochimiques et dimorphisme sexuel du corps gras chez les Insectes Orthoptères. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 84 (4) : 339-383.
- MARTOJA, R., 1966. Sur quelques aspects de la biologie des orthoptères en relation avec la présence de concentrations microbiennes (Bactéries intestinales, Picheltsis). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 2 (4) : 733-940.
- MARTY, R., 1961. Les Orthoptères du Massif du Néouvielle étude systématique et écologique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 96 : 223-240.
- MARTY, R., 1968 a. Cycle biologique des Orthoptères Tetrigidae en altitude. *Bull. Soc. Zool. France*, 92 (3) : 579-582.
- MARTY, R., 1968 c. Les inversions protéiques quantitatives interspécifiques de l'hémolymphe des Orthoptères (en préparation).
- MARTY, R., 1968 e. Recherches écologiques et biochimiques sur les Orthoptères des Pyrénées. Thèse Doctorat, n° 326, Toulouse.
- MARTY, R., 1969. Ecologie et biocénologie des Orthoptères des Pyrénées. *Vie Milieu* (sous presse).
- MARTY, R., 1969 a. Biogéographie des Orthoptères des Pyrénées (en préparation).
- MARTY, R. et J.P. ZALTA, 1966. Analyse électrophorétique en gel d'acrylamide des protéines de *Gryllus campestris* L. (Orthoptera). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263 : 180-182.

- MARTY, R. et J.P. ZALTA, 1967 a. Variations intraspécifiques qualitatives et quantitatives des protéines de l'hémolymphe de *Cophopodisma pyrenaea* (Fisch), (Orthoptère, Catantopidae) en fonction des aires biogéographiques. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **264**: 643-646.
- MARTY, R. et J.P. ZALTA, 1967 b. Analyse électrophorétique comparée en gel de polyacrylamide des protéines de *Locusta migratoria* L. et du mutant albinos correspondant. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **264**: 2051-2054.
- MARTY, R. et J.P. ZALTA, 1968 b. Significations possibles des variations protéiniques de l'hémolymphe des Orthoptères, analysées par électrophorèse en gel de Polyacrylamide. *Insect physiol.*, **14**: 861-868.
- MATHUR, R.S., 1963. The effect of temperature on the enzyme activities during insect spermatogenesis. *Caryologia*, **16** (1) : 153-158.
- MENON, M., 1963. Endocrine influence on protein and fat in the haemolymph associated with the moulting cycle. *Experientia*, Basel : 229-288.
- NOLTE, D.J., 1967. Phase transformation and chiasma formation in Locusts. *Chromosoma* (Berl.), **21** : 123-139.
- NORRIS, M.J., 1952. Reproduction in the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in relation to density and phase. *Ibid.*, **13**: 49 pp.
- NORRIS, M.J., 1957. Factors affecting the rate of sexual maturation of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forskal) in the laboratory. *Ibid.*, **28**: 26 pp.
- NORRIS, M.J., 1959 b. The influence of day-length on imaginal diapause in the red locust (*Nomadacris septemfasciata* Serv.) *Ent. exp. appl.*, **2**: 154-68.
- NOWOLSIELSKI, J.W. and R.L. PATTON, 1965. Variation in the haemolymph protein, amino acid, and lipid levels in adult house crickets *Acheta domesticus* L., of different ages. *J. Insect physiol.*, **11**: 263-270.
- ORNSTEIN, L., 1964. Disc electrophoresis. I. Background and theory. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **121**: 321-349.
- ORTIZ, E., 1951. Los cariotipos de *Gryllotalpa gryllotalpa* (L.) de la Península Iberica. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **159**: 153-158.
- PASSAMA-VUILLAUME, M., 1967. Variations pigmentaires de *Mantis religiosa* (L.). Thèse Doctorat. Paris, 117 p.
- PENER, M.P., 1965. On the influence of *corpora allata* on maturation and sexual behaviour of *Schistocerca gregaria*. *J. Zool.*, **147**: 119-136.
- PETIT, C., 1951. Le rôle de l'isolement sexuel dans l'évolution des populations de *Drosophila melanogaster*. *C.R. Acad. Sci.*, **232**: 2482-2484.
- PETIT, C., 1967. L'isolement sexuel : déterminisme et rôle dans la spéciation. *Ann. Biol.*, **6** (5-6) : 271-285.
- PICKFORD, R., 1966 a. Development, survival and reproduction of *Camnula pellucida* (Scudder) (*Orthoptera* : *Acrididae*) in relation to climatic conditions. *Can. Ent.*, **98**: 158-169.
- PICKFORD, R., 1966 b. The influence of Date Ovi position and climatic conditions on hatching of *Camnula pellucida* (Scudder) (*Orthoptera* : *Acrididae*). *Can. Ent.*, **98** : 1145-1159.

- PINAMONTI, S., A. PETRIS and G. COLOMBO, 1966. Nucleic acids, proteins, and tryptophan pyrrolase activity of the fat body of *Schistocerca gregaria* Försk. (Orthoptera) during ovarian maturation. *J. Insect. Physiol.*, 12: 1403-1410.
- PROSER, G.L., 1964. Perspectives of adaptation: theoretical aspects. Handbock *Physiol. Environment*, 2: 11-25.
- RAABE, M., 1956. Les mécanismes de l'adaptation chromatique chez les Insectes. *Ann. Biol.*, 32: 247-282.
- RAABE, M., 1956 a. Rôle des différents éléments du système nerveux central dans la variation chromatique des phasmes. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 243: 1358-1360.
- RAABE, M., 1959. Neurohormones chez les Insectes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 84: 272-316.
- RAABE, M., 1957. Les mécanismes de l'adaptation chromatique chez les Insectes. *Arch. Zool. Exp.*, 94: 61-293.
- RICHARDS, O.W. and N. WALOFF, 1954. Studies on the biology and population dynamics of British grasshoppers. *Anti-locust Bull.*, 17: 1-182.
- RIEGERT, P.W., 1967. Association of Subzero temperatures, Snow cover, and Winter Mortality of grasshopper eggs in Saskatchewan. *Can. Ent.*, 99: 1000-1003.
- ROUSSEL, J.P., 1967. Fonction des *corpora allata* et contrôle de la pigmentation chez *Gryllus bimaculatus* de Geer. *J. Insect Physiol.*, 13: 113-130.
- SAEZ, F.A., 1955. Estudio microespectrofotometrico de la heterocromatina y euromatina. *Riv. Isotch. Norm. pat.*, 1: 486-502.
- SAEZ, F.A., 1956. Cytogenetics of South American Orthoptera. *Nature*, 117: 490.
- SAEZ, F.A., 1965. Gradient of the hétérochromatinization in the evolution of the sexual system "neo-X-neo-Y". *Portug. Acta Biol.*, 7/1-2: III-138.
- SALT, R.W., 1949. A key to the embryological development of *Melanoplus bivittatus* (Say), *M. mexicanus* (Sauss.), and *M. packardii* Scudder. *Can. J. Res.*, 27: 233-235.
- SALT, R.W., 1950. Time as a factor in the freezing of undercooled insects. *Can. J. Res.*, D, 28: 285-291.
- SALT, R.V., 1961. Principles of insect cold-hardiness. *Ann. Rev. Entomol.*, 6: 55-74.
- SALT, R.V., 1963. Delayed inoculative freezing of insects. *Can. Entomologist*, 95: 1190-1202.
- SALT, R.V., 1966 a. Factors influencing nucleation in supercooled insects. *Can. J. Zool.*, 44: 117-133.
- SALT, R.V., 1966 b. Effect of cooling rate on the freezing temperatures of supercooled insects. *Can. J. Zool.*, 44: 655-659.
- SCHMIDT, G.H. und A. SCHLAGBAUER, 1965. Die Orthopteren-fauna und pflanzengesellschaften der kahlschläge des arbergebietes im Bayerischen Wald, mit einem Beitrag um Problem der Makrophanie. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 54: 643-668.

- SELLIER, R., 1954. Recherches sur la morphogénèse et le polymorphisme alaire chez les Orthoptères gryllides. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **16** : 595-739.
- SOMME, L., 1964. Effects of glycerol on cold-hardiness in insects. *Can. I. Zool.*, **42** : 87-101.
- SOMME, L., 1965 a. Further observations on glycerol and cold-hardiness in insects. *Can. I. Zool.*, **43** : 765-770.
- SOMME, L., 1965 b. Changes in sorbitol content and supercooling points in overwintering eggs of the European red mite (*Panonychus ulmi* (Koch)). *Can. I. Zool.*, **43** : 881-884.
- STEPHEN, W.P. and A.L. STEINHAEUER, 1957. Sexual and developmental differences in insect blood proteins. *Physiol. Zool.*, **30** : 114-120.
- STEPHEN, W.P., 1958. Hemolymph proteins and their use in taxonomic studies. *Proc. 10th Internatl Congr. Entomol.* for 1956, **I** : 395-400.
- TELFER, W.H., 1953. Further studies on a sex-limited blood protein of saturniids silkworms. *Anat. Rec.*, **117** : 540.
- TELFER, W.H., C.M. WILLIAMS, 1953 a. Immunological studies of insect metamorphosis. I. Qualitative and quantitative changes in the blood proteins of cecropia moths. *J. Gen. Physiol.*, **36** : 389-413.
- TELFER, W.H., 1954. Immunological studies of insect metamorphosis. II. The role of a sex-limited female protein in egg formation by the cecropia silkworm. *J. Gen. Physiol.*, **37** : 539-558.
- TELFER, W.H., 1960. The selective accumulation of blood proteins by the oocytes of saturniids moths. *Biol. Bull.*, **118** : 338-351.
- TELFER, W.H., L.D. RUTBERG, 1960. The effects of blood proteins depletion on the growth of the oocytes in the cecropia moths. *Biol. Bull.*, **118** : 352-366.
- TELFER, H.W., 1961. The route of entry and localization of blood proteins in the oocytes of saturniids moths. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **9** : 747-749.
- TELFER, W.H., M.E. MELIUS, 1963. The mechanism of blood proteins uptake by insect oocytes. *Am. Zoologist*, **3** : 185-191.
- URSPRUNG, H. and J. LEONE, 1965. Alcoholdehydrogenase : A polymorphism in *Drosophila melanogaster*. *J. Exptl Zool.*, **160** : 147-154.
- URSPRUNG, H. and L. CARLIN, 1967. *Drosophila* alcohol dehydrogenases : *In vitro* changes of isozyme patterns. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* (in press).
- VANDEL, A., 1967. La genèse du vivant. *Année biol.*, **6** (9-10) : 579-588.
- VARLEY, G.C., 1958. Meaning of density-dependence and related terms in population dynamics. *Nature*, **181** : 1778-1791.
- VARLEY, G.C. & G.R. GRADWELL, 1960. Key factors in population studies. *J. Anim. Ecol.*, **29** : 399-401.
- VERDIER, M., 1962. Rôle annexe de la densité sur la transmission de la diapause embryonnaire chez *Locusta migratoria* (de Palavas). *Colloque Intern. C.N.R.S. Paris*, n° **114** : 1-9.
- VERDIER, M., 1964. Effet photopériodique sur la maturation et la fertilité de *Locusta* grégaires du Sud de la France. *Rev. Path. vég. et ent. agr. Fr.*, **43** (4) : 215-225.

- VERDIER, M., 1964a. Importance de la photométrie pendant la ponte de 3 races du criquet migrateur. *Reprint. from. Proc. XII Int. Congr. Ent. London.*
- WIGGLESWORTH, V.B., 1965. *The Principles of Insect Physiology* London Methuen Ed. : 741 p.
- WILKINSON, J.H., 1965. Isoenzyme, I-158. Spon's Biochemical monographs edit.
- WILLIAMS, C.M., 1952. Physiology of Insect diapause. IV. The brain and prothoracic glands as an endocrine system in the *Cecropia* silkworm. *Biol. Bull.*, 103: 120-138.
- WRIGHT, C.A. and G.C. Ross, 1965. Electrophoretic studies of some Planorbid egg proteins. *Bull. Org. Wond. Santé*, 32: 709-712.

Reçu le 17 mai 1968.

VARIABILITÉ, EXTENSION ET SYNÉCOLOGIE
DE L'ENTOMOCÉNOSE
À *ABAX ATER CONTRACTUS*
(*ABACETUM CONTRACTI*)
DANS LES ALPES-MARITIMES

par J.-L. AMIET

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Yaoundé

Le groupement à *Abax ater contractus* (*Abacetum contracti*) a été décrit à partir d'une quinzaine de relevés provenant de la haute vallée de la Vésubie (AMIET, 1967 a).

Des recherches effectuées en 1965, 1966 et 1967 ont permis de retrouver cette entomocénose dans la vallée de la Roya et aux environs de Peira-Cava (A.-Mmes). L'existence de l'*Abacetum contracti* en des points distants de plusieurs dizaines de kilomètres constitue, dans un territoire au relief si morcelé, un bon critère de la validité du groupement (carte, Fig. 1).

De plus, l'exécution de relevés supplémentaires permet d'en améliorer la définition, en faisant la part de certains phénomènes locaux.

Mais l'un des résultats les plus intéressants est apporté par la découverte de l'association dans une phytocénose forestière assez différente des châtaigneraies ou des corylaies qui en constituent le domaine classique en Vésubie : dans la région de La Brigue, l'*Abacetum contracti* occupe en effet, sous une forme légèrement différente du groupement typique, des formations pures d'*Abies pectinata* établies dans l'étage tempéré.

Le but de cette note sera donc de préciser les caractères généraux de l'*Abacetum contracti*, d'en délimiter les sous-associations,

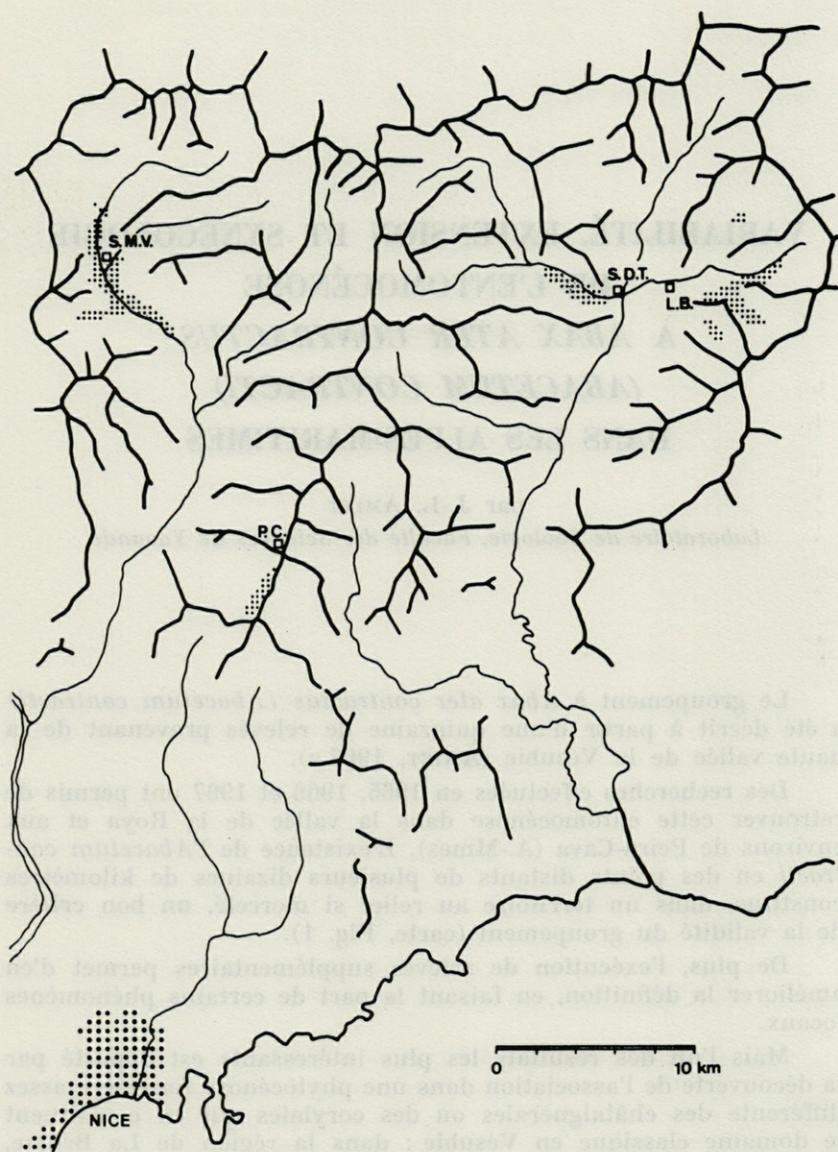


FIG. 1. — Carte des Alpes-Maritimes sud-orientales. En pointillé, territoires où a été observé l'*Abacetum contracti*. S.M.V. : St-Martin-Vésubie, P.C. : Peira-Cava, S.D.T. : St-Dalmas-de-Tende, L.B. : La Brigue. Seules ont été figurées les lignes de crête au-dessus de 1 000 m. Le Nord est en haut de la carte.

puis de dégager la signification écologique de la localisation du groupement.

On s'appuiera pour cela sur un ensemble de 28 relevés : 24 relevés standard de 50 individus (1) et 4 relevés quantitatifs non standard.

Certains de ces relevés ont déjà été publiés dans le mémoire cité, mais, ici, j'ai substitué aux tableaux numériques une représentation graphique, qui paraît plus parlante (Fig. 2).

L'*Abacetum contracti* s. lato.

COMPOSITION DE L'ENSEMBLE CARACTÉRISTIQUE

La définition de l'ensemble caractéristique du groupement, telle que je l'avais donnée auparavant (*op. cit.*), doit subir quelques retouches : si elle reste valable pour la sous-association type des forêts caducifoliées, elle ne s'applique pas entièrement aux deux autres sous-associations.

Il reste néanmoins facile de citer un complexe d'espèces caractéristiques de l'*Abacetum contracti* sensu lato.

Le fait le plus remarquable est la coexistence, dans tout le domaine de l'association, de deux Carabiques largement dominants, *Abax ater contractus* et *Pterostichus moestus*. Cette coexistence est d'autant plus significative que les deux espèces n'ont pas tout à fait la même écologie :

— *Pterostichus moestus*, relativement euryécique, participe à plusieurs entomocénoses forestières (*Pterostichetum moestotruncati*, *Platynetum silvaticum*) ou semi-forestières (*Oreophiletum dendaretum*, faciès prairial de l'*Oreophiletum bicoloris*); son maximum d'abondance paraît bien, toutefois, se situer dans l'*Abacetum contracti* (cf. tab. 1).

— *Abax ater contractus* est beaucoup moins éclectique : dans la région considérée, il est pratiquement lié au groupement. De ce fait, son extension altitudinale est plus restreinte que celle de *Pterostichus moestus* (tab. 1).

TABLEAU 1

Abondance (en pourcentage du nombre de Coléoptères terricoles récoltés dans chaque groupement) de *Pterostichus moestus* et *Abax ater contractus* dans l'*Abacetum contracti*, le *Pterostichetum moestotruncati* et l'*Oreophiletum bicoloris*.

	<i>Abacetum contracti</i> 750 - 1300 m	<i>Pterostichetum m.-truncati</i> 1200 - 1600 m	<i>Oreophiletum bicoloris</i> 1600 - 1850 m
<i>Pterostichus moestus</i>	46,59	37,46	1,93
<i>Abax ater contractus</i>	20,31	ε	

(1) Pour la technique d'exécution de ces relevés, voir AMIET, 1967a.

Trichotichnus nitens — dont j'ai évoqué ailleurs l'écologie si particulière dans les Alpes méridionales (1967b) — a un indice de présence plus faible que les deux espèces précédentes (20/28); ses populations ne sont jamais aussi abondantes : rarement plus d'une demi-douzaine par relevé de 50 individus.

Tr. nitens existe dans d'autres entomocénoses des étages tempéré et montagnard, mais ne pénètre guère dans le subalpin.

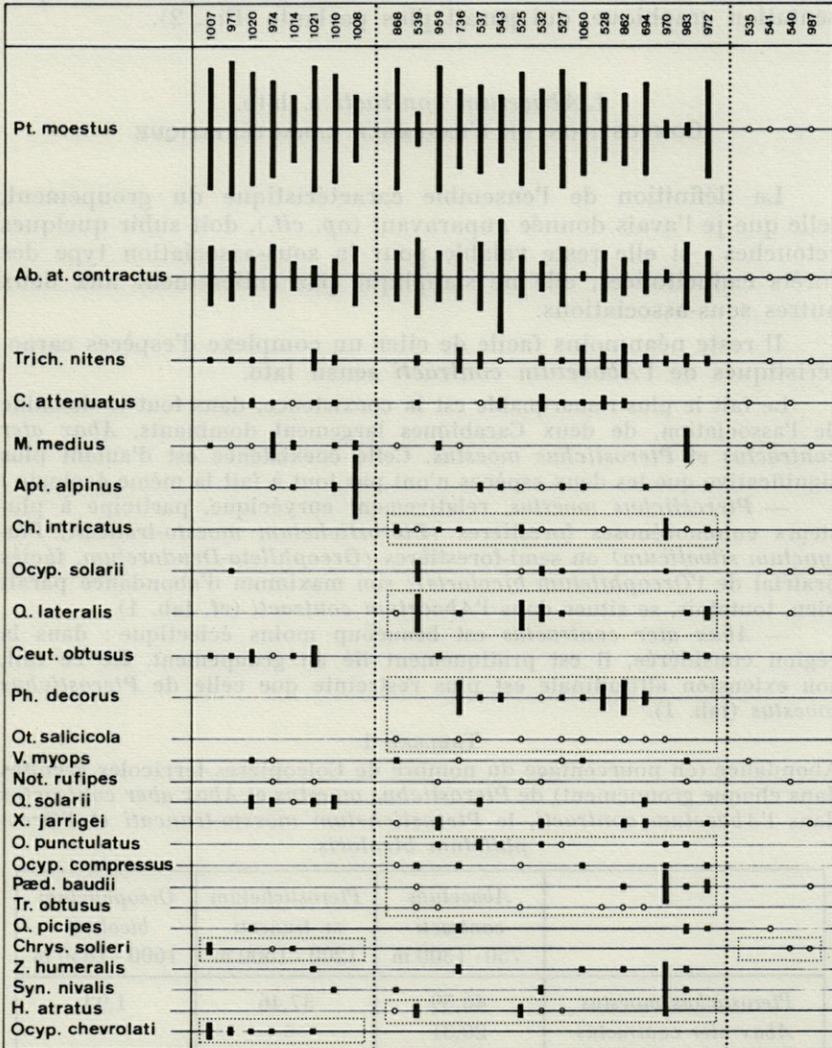


FIG. 2. — Suite et légende page suivante.

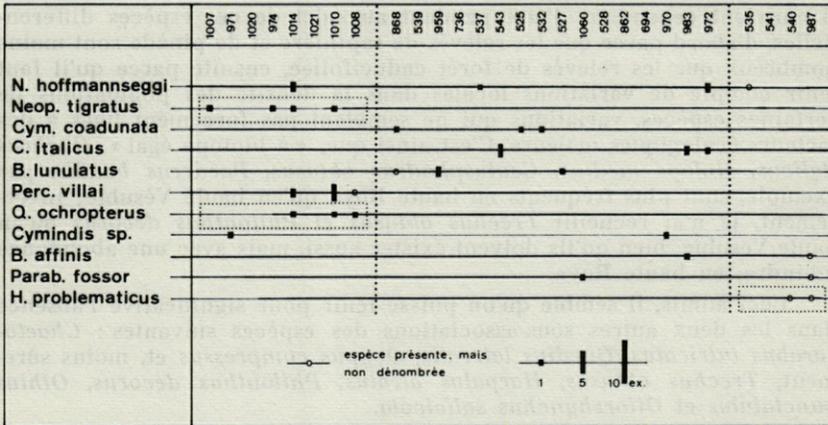


FIG. 2. — Tableau des relevés de l'*Abacetum contracti*. Le nombre d'individus récoltés dans chaque relevé est figuré par un trait vertical (voir échelle), la présence seule — pour les espèces non dénombrées — par un cercle. 1^{re} colonne : ss.-ass. *abieticum*, 2^e colonne : ss.-ass. typique, 3^e colonne : ss.-ass. *pineticolum*. Les espèces de présence 1/28 n'ont pas été mentionnées.

On doit inclure aussi dans l'ensemble caractéristique *Cychnus attenuatus liguricus*, largement répandu en altitude mais assez fréquent dans l'*Abacetum contracti* (15/28), et *Molops medius* qui, lui, est au contraire étroitement lié à l'association.

Enfin, la cohabitation des espèces suivantes, plus sporadiques, est encore susceptible de caractériser le groupement : *Ceutosphodrus obtusus*, *Neorescius hoffmannseggii*, *Ocypus solarii*, *Quedius picipes*, *Vulda myops*.

LA SOUS-ASSOCIATION TYPIQUE DES FORÊTS CADUCIFOLIÉES MÉSOPILES

Quelques différences dans la composition du peuplement permettent de reconnaître 3 sous-associations à l'intérieur de l'*Abacetum contracti*.

On considérera comme typique la sous-association des châtaigneraies et des corylaies fraîches, décrite dans mon travail sur la haute Vésubie.

Sur les 16 relevés qui en sont rapportés ici, 13 proviennent des environs de St Martin-Vésubie, et 3 de la basse vallée de la Minière, près de St Dalmas-de-Tende, donc de stations distantes d'une trentaine de kilomètres et séparées par la haute ligne de crête qui relie le Mt Clapier au massif de Peira-Cava.

Plusieurs Coléoptères, si l'on en juge par les relevés des autres sous-associations, paraissent ne fréquenter que l'*Abacetum contracti* s. str.

Il convient cependant d'être prudent au sujet de ces espèces différentielles, d'abord parce que les relevés de sapinière et de pinède sont moins nombreux que les relevés de forêt caducifoliée, ensuite parce qu'il faut tenir compte de variations locales dans la densité des populations de certaines espèces, variations qui ne semblent pas forcément liées à des facteurs écologiques majeurs. C'est ainsi que, « à biotope égal », *Cychnus italicus*, *Molops medius*, *Ceutosphodrus obtusus*, *Paederus baudii*, par exemple, sont plus fréquents en haute Roya qu'en haute Vésubie; inversement, je n'ai recueilli *Trechus obtusus* et *Philonthus decorus* qu'en haute Vésubie, bien qu'ils doivent exister aussi, mais avec une abondance moindre, en haute Roya.

Ceci admis, il semble qu'on puisse tenir pour significative l'absence dans les deux autres sous-associations des espèces suivantes : *Chaetocarabus intricatus*, *Quedius lateralis*, *Ocypus compressus* et, moins sûrement, *Trechus obtusus*, *Harpalus atratus*, *Philonthus decorus*, *Othius punctatulus* et *Otiorrhynchus salicicola*.

De plus, par rapport à la sous-ass. *abieticum*, la sous-ass. typique présente quelques caractères négatifs : je n'y ai trouvé ni *Neoplinthus tigratus*, ni les Staphylinides orophiles *Quedius ochropterus* et *Ocypus chevrolati*, ni, surtout, *Chrysocarabus solieri*. L'absence de cette dernière espèce, pourtant très eurycène, dans les châtaigneraies de la Vésubie — auxquelles on peut ajouter celles de la Roya — a d'ailleurs été soulignée plusieurs fois (OCHS, 1965; AMIET, 1967b) et reste difficilement explicable.

L'*Abacetum contracti* s. str. occupe des châtaigneraies et des corylaies sur sol frais, généralement en ubac, entre 750 et 1 300 m environ. Ces formations, dont la description a déjà été donnée (AMIET, 1967a), sont écologiquement intermédiaires entre les sapinières ou les pessières tempérées, un peu plus froides et humides, et les pinèdes mésophiles, sujettes à de plus fortes variations de température et d'humidité.

Le groupement est connu pour le moment des vallées du Riou de Venanson, de la Vésubie et du Boréon inférieur, ainsi que de la basse vallée de la Minière. Des châtaigneraies peu étendues existent aussi à l'Est de La Brigue, dans la vallée de Bens : elles mériteraient plus que la prospection très sommaire que j'y ai faite car elles ont le grand intérêt d'être proches de sapinières tempérées, donc d'être susceptibles de montrer la juxtaposition de deux sous-associations du même groupement.

LA SOUS-ASSOCIATION DES SAPINIÈRES DE LA RÉGION DE LA BRIGUE :

Abacetum contracti, ss-ass. *abieticum*

Le Sapin (*Abies pectinata*), absent dans la région de Tende, rare sur l'ubac de la vallée de La Minière, est au contraire assez répandu dans divers vallons situés au Sud et à l'Est de La Brigue.

Sur des versants exposés au Nord, il peut apparaître à des altitudes relativement basses, dès 900 m parfois. Dans une zone où

l'ensemble de la végétation témoigne de conditions tempérées, il forme alors des bois serrés et obscurs, à tapis herbacé très clairsemé. Ces sapinières sont établies sur des sols argilo-calcaires. De toute évidence, elles occupent la place de la châtaigneraie, exclue par des conditions édaphiques défavorables. Le Châtaignier apparaît d'ailleurs, par individus isolés, dans les endroits décalcifiés.

En dehors de la limite géographique du Sapin, dans la vallée de Morignole par exemple, la sapinière est remplacée par une pinède mésophile surmontant un tapis graminéen très fourni.

Vers le haut (1 200 - 1 250 m) ces sapinières « tempérées » passent à des sapinières montagnardes, puis subalpines, dont la physionomie est bien différente : au Bois de Sanson, dans le sub-alpin inférieur, le Sapin donne de hautes fûtaies, au sous-bois riche en herbacées diverses et surtout en *Vaccinium*.

Le peuplement entomologique terricole des sapinières tempérées de la région brigasque est, pour l'essentiel, identique à celui des formations caducifoliées. On y relève, en particulier, la même codominance de *Pterostichus moestus* et *Abax ater contractus*. Les différences portent sur les points suivants :

1. — Quelques espèces recueillies assez fréquemment dans la sous-association *abieticum* paraissent manquer dans la sous-association typique.

Deux sont des espèces orophiles descendant dans les sapinières tempérées grâce, peut-être, à un écoclimat un peu plus froid que celui des forêts caducifoliées : *Ocytus chevrolati* et *Quedius ochropterus*.

Deux autres ont une large extension altitudinale, débutant localement dans l'étage méditerranéen, le Curculionide *Neoplinthus tigratus* et le Carabique *Chrysocarabus solieri*, qui remplace *Chaetocarabus intricatus* dans les sapinières (et aussi les pinèdes).

De même, *Notiophilus rufipes* laisse ici la place à *Notiophilus biguttatus* (contrairement à ce qui a été indiqué dans la fig. 2, où des deux espèces ont été réunies par erreur sous le nom de *rufipes*).

2. — D'autres espèces existent dans la sous-ass. typique et la sous-ass. *abieticum*, tout en étant plus abondantes dans la seconde.

C'est le cas de *Quedius solarii* et aussi, peut-être, de *Ceutosphodrus obtusus*.

Quant à *Molops medius*, recueilli dans 7 relevés sur 8, c'est une espèce fouisseuse, manifestement favorisée par le sol argileux des sapinières et qui, de toute façon, est plus commune en Roya qu'en Vésubie.

3. — Des caractères négatifs sont enfin fournis par l'absence des espèces citées plus haut comme différentielles de la sous-association typique.

Dans l'état actuel des connaissances la sous-association *abieticum* est localisée dans les vallons qui rayonnent à l'Est et au Sud de La Brigue, donc dans une partie très restreinte des Alpes-Maritimes.

Il est toutefois possible que le groupement se retrouve en Vésubie, près de Venanson. J'ai en effet signalé (1967 a) l'existence dans cette région de quelques petites pessières situées dans la zone de la châtaigneraie, sur des affleurements de schistes argilo-calcaires, et qui pourraient abriter la même entomocénose que les sapinières brigasques.

LA SOUS-ASSOCIATION DES PINÈDES TEMPÉRÉES :

Abacetum contracti, ss-ass. *pineticolum*

J'avais décrit cette sous-association à partir de 4 relevés provenant de pinèdes proches de St Martin-Vésubie (1967 a). L'un d'eux (n° 391), effectué entre 1 400 et 1 450 m, donc à une altitude supérieure aux autres, ne montre pas d'espèces propres à l'étage tempéré — pas plus d'ailleurs que d'orobiontes — et j'ai jugé préférable de l'écarter ici (1).

En revanche, je peux ajouter un relevé réalisé à environ 35 km des précédents, dans le bassin de La Brigue (Morignole). Il dénote l'existence d'un peuplement identique à celui des pinèdes vésubiennes.

Je me contenterai donc de rappeler les caractères les plus marquants du groupement, caractères surtout négatifs :

1. — Très faible densité du peuplement, constitué d'individus disséminés.

2. — Pauvreté faunistique due à l'absence de diverses espèces des châtaigneraies, des corylaies ou des sapinières (*Chaetocarabus intricatus*, *Philonthus decorus*, *Ocypus compressus*, *Trechus obtusus*, *Aptinus alpinus*, *Ceutosphodrus obtusus*, *Quedius solarii*, etc.).

3. — Caractère sporadique de certaines espèces de l'ensemble caractéristique (*Quedius lateralis*, *Xantholinus jarrigei*, *Quedius picipes* par exemple).

4. — Présence d'espèces à tendances thermophiles, absentes dans les deux autres sous-associations : *Hadrocarabus problematicus*, *Orino-carabus monticola*.

5. — Présence enfin de *Chrysocarabus solieri*, aussi bien en Roya qu'en Vésubie.

Malgré ces caractères assez particuliers la sous-association se rattache nettement à l'*Abacetum contracti* : le fond de la faune est semblable, comme le montre la coexistence de *Pterostichus moestrus* (espèce domi-

(1) Quelques indices me laissent à penser qu'il existe, dans l'étage montagnard, une entomocénose de pinède à faune encore appauvrie par rapport à celle de l'*Abacetum contracti*, ss-ass. *pineticolum*, et dépourvue d'espèces orophiles : ce relevé pourrait s'y rattacher.

nante), *Abax ater contractus* (assez disséminé), *Cychnus attenuatus*, *Molops medius*, *Trichotichnus nitens*, *Ocypus solarii*, etc...

La diminution du nombre des espèces est probablement le résultat d'une sélection opérée par les conditions écoclimatiques propres aux pinèdes : leur couvert amortit moins les variations de température et d'humidité que celui des autres formations forestières. Ceci expliquerait que certaines espèces silvicoles exigent des conditions écologiques particulièrement stables soient éliminées, tandis que des espèces plutôt thermophiles participent au groupement. Quant aux espèces fouisseuses comme *Molops medius*, ou endogées comme *Vulda myops*, elles doivent être peu handicapées par ces variations, auxquelles elles peuvent échapper par des déplacements verticaux.

EXISTENCE DE L'*Abacetum contracti* DANS LA HÊTRAIE DE PEIRA-CAVA

Le Hêtre est très rare dans les Alpes-Maritimes, surtout aux abords de la chaîne axiale. OZENDA a cependant découvert et décrit (1954) une très belle hêtraie située dans le massif de Peira-Cava.

J'ai pu effectuer un relevé dans cette hêtraie, au lieudit La Cabanette, entre 1 250 et 1 350 m d'altitude, en exposition W, sous un couvert de *Fagus sylvatica* mêlé de quelques *Abies pectinata* et *Pinus silvestris*. En voici la composition (50 individus) :

+ *Chrysocarabus solieri* (larve), 3 *Cychnus attenuatus*, 3 *Cychnus italicus*, 1 *Trichotichnus nitens*, 1 *Molops medius*, 4 *Abax ater contractus*, 26 *Pterostichus moestus*, 5 *Xantholinus jarrigei*, 7 *Quedius lateralis*, 1 *Quedius collaris italicus*, 1 *Quedius xanthopus*, 2 *Baptolinus affinis*.

Comme on le voit, il s'agit d'un peuplement qui se rattache sans conteste à l'*Abacetum contracti*. Une légère nuance montagnarde est apportée par la présence de deux orobiontes, *Q. collaris italicus* et *Q. xanthopus*. Dans le tapis herbacé, OZENDA (*op. cit.*) indique de nombreuses plantes montagnardes, dont plusieurs se rencontrent en fait dans les plaines et collines du Nord de la France, et les orophytes stricts sont en minorité.

A en juger par sa faune, la hêtraie de Peira-Cava s'intègre à l'étage tempéré, dont elle représenterait un horizon supérieur.

REMARQUES SUR L'ÉCOLOGIE DE L'*Abacetum contracti*

J'ai déjà (AMIET, 1967 a) envisagé la signification climatique de l'*Abacetum contracti*, autrement dit la place à lui attribuer dans la succession des étages biocénétiques habituellement admise pour les montagnes françaises.

TABLEAU 2

Indice de présence (P) et pourcentage d'abondance (Ab) des espèces participant aux diverses sous-associations de l'*Abacetus contracti*. Colonne I : ss.-ass. *abieticum*, colonne II : ss.-ass. typique, colonne III : ss. ass. *pineticolum*, colonne IV : présence pour l'ensemble des relevés de l'*Abacetus contracti*.

	I		II		III	IV
	P/8	Ab%	P/16	Ab%	P/4	P/28
<i>Pterostichus moestus</i> Rey	8	51,55	16	40,56	4	28
<i>Abax ater contractus</i> Heer	8	21,16	16	25,16	4	28
<i>Trichotichnus nitens</i> Heer	5	2,59	13	5,90	2	20
<i>Cychnus attenuatus</i> F.	5	1,29	8	1,87	2	15
<i>Molops medius</i> Chaud.	7	2,59	4	1,33	3	14
<i>Aptinus alpinus</i> Dej. & Boisd.	4	4,66	8	0,93		12
<i>Chaetocarabus intricatus</i> L.			10	1,60		10
<i>Ocypus solarii</i> G. Mull.	1	0,25	5	1,07	3	9
<i>Quedius lateralis</i> Grav.			8	3,34	1	9
<i>Ceutosphodrus obtusus</i> Chaud.	6	2,84	3	0,40		9
<i>Philonthus decorus</i> Grav.			9	3,88		9
<i>Otiorrhynchus salicicola</i> Heyd.			9			9
<i>Vulda myops</i> Fauv.	2	0,25	5	0,40	1	8
<i>Quedius solarii</i> Grid.	5	2,59	2	0,53		7
<i>Xantholinus jarrigei</i> Coiff.			6	1,33	1	7
<i>Othius punctulatus</i> Goeze			7	0,93		7
<i>Ocypus compressus</i> Marsh			7	0,66		7
<i>Paederus baudii</i> Fairm.			5	1,87	1	6
<i>Trechus obtusus</i> Er.			6			6
<i>Quedius picipes</i> Mannh.	1	0,25	3	0,66	1	5
<i>Chrysocarabus solieri</i> Dej.	3	1,03			2	5
<i>Zyras humeralis</i> Grav.	1	0,25	4	0,66		5
<i>Synuchus nivalis</i> Panz.	1	0,25	4	2,27		5
<i>Notiophilus rufipes</i> Curt.			4		1	5
<i>Harpalus atratus</i> Lat.			5	0,80		5
<i>Ocypus chevrolati</i> Baudi	5	2,33				5
<i>Neorescius hoffmannseggii</i> Panz.	1	0,50	2	0,40	1	4
<i>Neoplinthus tigratus</i> Rossi	4	1,03				4
<i>Cymindis coadunata</i> Dej.			3	0,40		3
<i>Cychnus italicus</i> Bon.			3	0,80		3
<i>Bolitobius lunulatus</i> L.			3	0,40		3
<i>Percus villai</i> Kraatz	3	1,55				3
<i>Quedius ochropterus</i> Er.	3	0,77				3
<i>Cymindis</i> sp.	1	0,25	1	0,13		2
<i>Baptolinus affinis</i> Payk.			1	0,13	1	2
<i>Parabemus fossor</i> Scop.			1	0,13	1	2
<i>Notiophilus biguttatus</i> F.	2					2
<i>Hadrocarabus problematicus</i> Hbst					2	2
<i>Baptolinus longiceps</i> Fauv.			1	0,13		1
<i>Zyras haworthi</i> Steph.			1	0,13		1
<i>Xantholinus linearis</i> 01.			1	0,13		1
<i>Quedius fuliginosus</i> Grav.			1	0,13		1
<i>Ocypus similis</i> F.			1	0,40		1
<i>Ityobates mech</i> Baudi	1	0,25				1
<i>Pterostichus truncatus</i> Dej.	1	0,25				1
<i>Oreophilus bicolor</i> Arag.	1	0,25				1
<i>Oriocarabus monticola</i> Dej.	1	0,25				1

Un récent travail de OZENDA (1966) sur la phytogéographie des Alpes du Sud apporte des éléments nouveaux qui me conduisent à revenir sur cette question.

Il faut rappeler d'abord que l'analyse faunistique de notre groupement permet de constater les faits suivants :

1. — Il n'y a pas d'espèces orophiles proprement dites (hormis quelques infiltrations dans la sous-association *abieticum*).

2. — Une fraction notable du groupement est constituée par des Coléoptères largement répandus dans les forêts des plaines et collines tempérées d'Europe occidentale : *Chaetocarabus intricatus*, *Notiophilus rufipes*, *Harpalus atratus*, *Trechus obtusus*, *Synuchus nivalis*, *Neorescius hoffmannseggii*, *Quedius lateralis* et *picipes*, *Xantholinus jarrigei*, *Othius punctatulus*, etc...

3. — Une autre fraction comprend des formes (espèces ou sous-espèces) vicariantes d'espèces à vaste répartition planétaire mais manquant dans les Alpes méridionales : *Pterostichus moestus*, *Abax ater contractus*, *Cychrus attenuatus liguricus*, *Chrysocarabus solieri*, *Molops medius*, *Ocypus solarii*. Ces espèces ont leur optimum au-dessus de l'étage méditerranéen, sans pour autant être des orobiontes. Il faut leur adjoindre *Ceutosphodrus obtusus* et *Aptinus alpinus*, vicariants d'espèces pyrénéennes d'écologie semblable.

On peut ainsi considérer l'*Abacetum contracti* comme « une association écologiquement équivalente aux entomocénoses des forêts caducifoliées des régions tempérées » (AMIET, 1967a) et j'ai proposé, pour cette raison, d'intercaler entre les étages méditerranéen et montagnard un étage tempéré, dont les châtaigneraies et les corylaies représenteraient le faciès mésophile. Cet étage n'était pas reconnu dans le dernier travail d'ensemble de OZENDA dont je disposais à l'époque (OZENDA, 1954).

On notera donc avec intérêt que le même auteur, dans une étude ultérieure sur la végétation des Alpes du Sud (1966), distingue un « étage collinéen », synonyme de mon étage « tempéré ». Il y a place (*op. cit.*, fig. 15 a, p. 44) :

— la série subméditerranéenne et la série interne du Chêne pubescent (végétation calcicole et xérophile);

— la série septentrionale du Chêne pubescent, la série du Chêne sesile avec ses faciès soit à Charme, soit à Hêtre, soit à Châtaignier, et le type à Pin sylvestre de l'ostryaie (végétation mésophile);

— la série acidophile du Chêne pédonculé et la série de l'Aune blanc (végétation calcifuge ou hygrophile).

Dans l'ensemble, l'accent est mis surtout sur les chênaies, en particulier de *Quercus pubescens*, ce qui se conçoit très bien à l'échelle des Alpes méridionales (comprises de la région grenobloise à la Méditerranée).

A l'échelle du territoire plus restreint qui nous occupe on relèvera plutôt l'importance, dans la végétation mésophile, des châtaigneraies et aussi des corylaies. Il faut de plus insister sur la diversité des faciès forestiers dans cet étage collinéen : de façon certes très locale, mais incontestable, des pinèdes, des hêtraies, des sapinières, et peut-être des pessières, méritent, par leur entomofaune typiquement « tempérée », d'y être incluses.

L'existence de l'*Abacetum contracti* dans des groupements forestiers assez différents — au moins en ce qui concerne les essences dominantes et la physionomie — revêt d'autre part un intérêt écologique général.

Les différences entre les sous-associations de l'*Abacetum contracti* sont, au fond, minimes : il y a surtout une grande association, propre aux forêts mésophiles de l'étage tempéré, et parfaitement individualisée par rapport aux entomocénoses montagnardes et, très probablement, méditerranéennes.

Pourvu que le couvert forestier soit assez « fermé », la nature des essences importe donc peu : Hêtre, Châtaignier, Coudrier et, dans certains cas, Sapin, Epicéa et Pin sylvestre sont en quelque sorte interchangeables. L'*Abacetum contracti* est beaucoup plus le groupement d'un étage que d'une phytocénose forestière déterminée.

Cette conclusion nous ramène à deux opinions que j'ai déjà eu l'occasion d'exprimer (AMIET, 1961-62, 1963).

1) En montagne, la différenciation des entomocénoses — compte tenu de la dissemblance fondamentale entre les peuplements praticoles et silvicoles — dépend surtout des conditions climatiques générales (macroclimat), ce qui détermine le phénomène d'étagement. La répartition des groupements de Coléoptères terricoles devrait donc pouvoir être reliée à des indices climatiques relativement simples.

2) Contrairement à ce qui a été plusieurs fois écrit, les groupements d'Insectes ne se superposent pas toujours à des associations végétales. Cette coïncidence peut se présenter lorsque les facteurs édaphiques ont un rôle déterminant (milieux salés par exemple) mais n'a rien d'obligatoire. Ce qui importe, c'est surtout le type de formation, et la distinction entre végétation herbacée et forestière est ici essentielle.

RÉSUMÉ

Caractères généraux de l'entomocénose à *Abax ater contractus* (= *Abacetum contracti*) et caractères distinctifs de ses trois sous-associations. Le groupement est propre aux forêts mésophiles de l'étage tempéré (= étage collinéen de OZENDA) des Alpes-Maritimes. La nature des essences forestières a peu de répercussions sur sa composition, le rôle essentiel revenant aux conditions climatiques.

SUMMARY

General features of entomocenosis with *Abax ater contractus* (= *Abacetum contracti*) and distinctive features of the 3 sub-associations.

This association is proper to the mesophile forests of temperate zones in Alpes-Maritimes (= "étage collinéen" of OZENDA).

The nature of forests varieties has little incidence on its composition, the climatic conditions playing the essential role.

ZUSAMMENFASSUNG

Allgemeine Merkmale der *Abax ater contractus* (= *Abacetum contracti*) Entomocoenose und trennende Merkmale ihrer drei Unter-Assoziationen.

Die Assoziation ist den mesophilen Wäldern der temperierten Zone (OZENDA's « étage collinéen ») der Alpes-Maritimes eigen.

Die Art des Baumbestandes scheint wenig Einfluss auf ihre Zusammensetzung zu haben, die wichtigste Rolle spielen die klimatischen Bedingungen.

TRAVAUX CITÉS

- AMIET, J.-L., 1961-1962. Le peuplement carabologique des forêts du Jura salinois. Recherches sur le rôle du climat et du tapis végétal dans la distribution de certains Carabiques. *Mém. Soc. nationale Sc. Nat. et Math. Cherbourg*, 1961-62, 5^e série, X: 54 p.

- AMIET, J.-L., 1963. Recherches sur le peuplement entomologique de l'Étage montagnard guinéo-équatorial du Mont Nimba (Guinée). Thèse Lille, Imprimerie Centrale du Nord, 1963 : 188 p., 10 pl. h.-t.
- AMIET, J.-L., 1967a. Les groupements de Coléoptères terricoles de la haute vallée de la Vésubie (Alpes-Maritimes). *Mém. Muséum Nation. Hist. Nat.*, n. s., 46 (2), 1967 : 125-214, pl. h.-t.
- AMIET, J.-L., 1967b. Notes écologiques sur les Coléoptères terricoles de la haute vallée de la Vésubie (Alpes-Maritimes). *Cahiers Natur., Bull. N.P.*, n.s., 23 (3), 1967 : 53-91.
- OCHS, J., 1965. Note sur le *Chrysocarabus solieri* Dejean et ses sous-espèces. *Entomops*, 1965, 3 : 67-69.
- OZENDA, P., 1954. Les groupements végétaux de moyenne montagne dans les Alpes Maritimes et Ligures. *Documents pour la Carte des Productions Végétales, Série Alpes*, article I, 1954 : 40 p.
- OZENDA, P., 1966. Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. *Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes*, IV, 1966 : 198 p.

Reçu le 13 février 1968.

UNE NOUVELLE SOUS-ESPÈCE
D'*ENALLAGMA* SELYS, 1876
(*ODONATA*; *ZYGOPTERA*) DES PYRÉNÉES,
ENALLAGMA CYATHIGERUM POSSOMPESI
NOV. SUBSP.

par Armin HEYMER
Laboratoire d'Ecologie Générale, 91-Brunoy
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

I. — INTRODUCTION

Il y a quelque temps (HEYMER, 1963), j'ai attiré l'attention sur le fait que les populations d'*Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840) des lacs de montagne situés entre 1 800 et plus de 2 000 m d'altitude dans les Pyrénées-Orientales se distinguent des individus de plaine et de ceux des lacs situés entre 960 et 1 000 m d'altitude dans la partie nord du Massif Central. On aurait pu penser tout d'abord qu'il ne s'agissait là que d'un dimorphisme de populations. Cependant, au cours d'un séjour dans la région lacustre du Néouvielle dans les Pyrénées-Centrales (HEYMER, 1967 a), ce phénomène a de nouveau retenu mon attention. Les animaux de la région lacustre du Massif du Néouvielle (Réserve Naturelle de l'Estibère) ne sont pas différents de ceux de la région lacustre du Massif du Carlitte (Les Bouillouses). Il m'a donc paru intéressant d'étudier de plus près les populations pyrénéennes. Le matériel des Pyrénées, composé de 29 ♂♂ et de 6 ♀♀, a été comparé avec 28 ♂♂ et 16 ♀♀ provenant des populations du Massif Central et des environs de Karlshure, Gifhorn, Kiel et Einbeck/Harz (Alle-

magne). Je tiens à remercier le Dr. G. JURZITZA, Ettlingen, et le Dr. Eb. SCHMIDT, Kiel, qui ont eu l'amabilité de mettre à ma disposition le matériel de comparaison.

II. — DESCRIPTION COMPARÉE DES DEUX SOUS-ESPÈCES

a) ♂ - couleur de base gris clair chez les individus subadultes, bleu ciel clair chez les adultes; partie supérieure de la tête noire, munie de grandes taches postoculaires, pointues à l'intérieur, largement arrondies à l'extérieur; bord occipital généralement clair. Partie latérale et antérieure du postclypeus claire. Yeux bleus, pourvus d'une petite tache marginale noire au bord supérieur et d'une bande transversale bleu foncé peu nette au milieu. Thorax muni d'une large bande médiane noire et d'un listeau médian plus ou moins clair. Abdomen avec des taches noires; face dorsale des 8^e et 9^e segments abdominaux entièrement bleu clair sans aucun dessin noir. Ptérostigma noir.

Mensurations : abdomen : 24-27 mm, ailes antérieures : 20-22 mm, 10-13 Pnt, 6-9 CIRS, 6-8 CIRI; ailes postérieures : 19-21 mm, 8-12 Pnt, 5-8 CIRS, 5-8 CIRI.

ssp. *cyathigerum* (Charpentier, 1840).

b) ♂ - couleur de base gris bleu chez les individus subadultes, bleu ciel foncé chez les adultes; partie supérieure de la tête noire, munie de deux grandes taches postoculaires allongées en ovale; bord occipital généralement foncé. Yeux bleus, pourvus d'une petite tache marginale châtain au bord supérieur; partie centrale sans bande transversale. Abdomen avec des taches noires plus étendues; 8^e et 9^e segments abdominaux avec deux grandes taches rondes et noires au milieu et deux taches noires plus petites sur les côtés (Fig. 1 a et b). Ptérostigma noir.

Mensurations : Abdomen : 26-29,5 mm, ailes antérieures : 21-25 mm, 12-16 Pnt, 8-11 CIRS, 8-11 CIRI; ailes postérieures : 20-24 mm, 11-14 Pnt, 6-9 CIRS, 6-9 CIRI; taille considérablement plus grande que la forme nominale.

n. ssp. *possompesi*.

c) Les ♀ ♀ sont très difficiles à distinguer. C'est surtout leur taille qui est différente. Les mensurations sont indiquées sur les Tableaux 1 à 6. Les ♀ ♀ d'*Enallagma c. possompesi* se caractérisent par une « *spina vulvare* » fortement allongée avec une pointe très fine (Fig. 1 c).

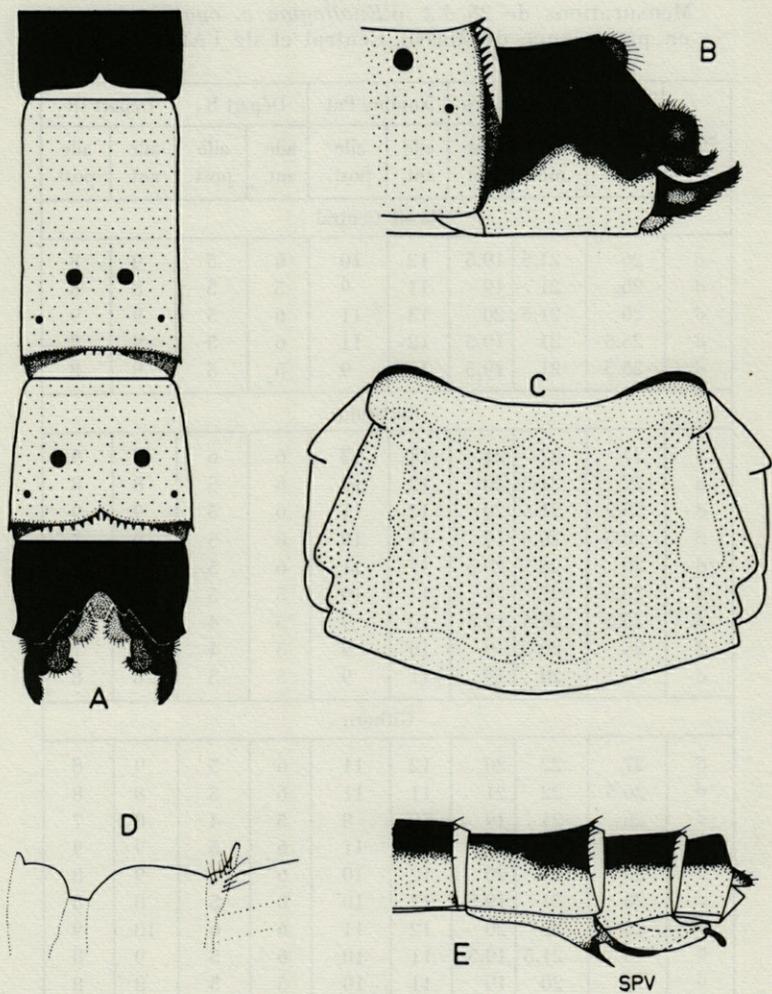


FIG. 1. — *Enallagma cyathigerum possompsi* n. ssp.

A, Segments 8, 9 et 10 du ♂, vue dorsale.

B, Segments 9 et 10 du ♂, vue latérale.

C, Prothorax de la ♀, vue dorsale.

D, Prothorax de la ♀, vue latérale.

E, Segments abdominaux 8, 9 et 10 de la ♀, vue latérale (SPV = *spina vulvare*).

TABLEAU 1

Mensurations de 28 ♂♂ d'*Enallagma c. cyathigerum*
en provenance du Massif Central et de l'Allemagne.

Sexe	Long. abd. mm	Long. ailes		Nombre Pnt		Départ R ₃		Départ IR ₂	
		ant. mm	post. mm	aile ant.	aile post.	aile ant.	aile post.	aile ant.	aile post.
Massif Central									
♂	26	21.5	19.5	12	10	6	5	9	8
♂	26	21	19	11	9	5	5	8	8
♂	26	21.5	20	13	11	6	5	9	9
♂	25.5	21	19.5	12	11	6	5	9	8
♂	25.5	21	19.5	11	9	5	5	8	8
Karlsruhe									
♂	27	22	21	13	12	6	6	9	9
♂	27	21.5	20	12	10	6	5	8	8
♂	26.5	21.5	20	12	11	6	5	9	9
♂	26.5	20.5	19	11	10	6	5	9	7
♂	26	22	20.5	13	11	6	5	9	8
♂	25.5	22	20	11	10	5	5	9	8
♂	25.5	20.5	19.5	10	9	5	4	8	7
♂	25	20.5	19	10	9	5	4	8	7
♂	24	20	19	11	9	5	5	8	8
Gifhorn									
♂	27	22	20	12	11	6	5	9	8
♂	26.5	22	21	11	11	6	5	8	8
♂	26	21	19	10	8	5	4	8	7
♂	26	22	20	13	11	6	5	9	9
♂	26	21	20	12	10	6	5	9	8
♂	26	21	19.5	12	10	6	5	8	8
♂	25	22	20	12	11	6	6	10	9
♂	25	21.5	19.5	11	10	6	5	9	8
♂	25	20	19	11	10	5	5	8	8
♂	25	21	19.5	11	9	5	5	8	7
Kiel									
♂	25.5	21	19.5	12	11	6	5	9	9
♂	25	20.5	19	12	10	5	5	8	8
Einbeck/Harz									
♂	27	22	20.5	12	11	6	5	8	8
♂	25	20.5	19	11	10	6	5	8	8

TABLEAU 2

Mensurations de 16 ♀ ♀ d'*Enallagma c. cyathigerum*
en provenance du Massif Central et de l'Allemagne.

Sexe	Long. abd. mm	Long. ailes		Nombre Pnt		Départ R ₃		Départ IR ₂	
		ant. mm	post. mm	aile ant.	aile post.	aile ant.	aile post.	aile ant.	aile post.
Massif Central									
♀	26	22.5	20.5	12	11	6	6	9	8
♀	26	21	19.5	11	10	6	5	8	7
♀	25.5	21.5	20	12	11	6	5	9	8
♀	25.5	21	20	12	11	5	5	8	8
Karlsruhe									
♀	24	21	20	12	10	5	5	9	8
♀	23.5	20	18.5	10	10	5	5	8	8
♀	23	20	18.5	10	9	5	4	8	8
Kiel									
♀	25.5	21.5	20	11	10	5	5	8	8
♀	25	22	21	12	11	6	5	9	9
Gifhorn									
♀	27	22	20.5	11	10	6	5	9	8
♀	26	21	20	11	10	6	5	8	8
♀	25.5	22	21	13	11	6	5	9	8
♀	25.5	22	21.5	12	11	6	5	9	9
♀	25	20	19	11	9	5	5	9	8
♀	25	22	21	13	11	6	5	9	8
♀	25	21	20	11	11	5	5	8	8

TABLEAU 3

Mensurations de 29 ♂ d'*Enallagma c. possompesi* des Pyrénées.

Sexe	Long. abd. mm	Long. ailes		Nombre Pnt		Départ R ₃		Départ IR ₂	
		ant. mm	post. mm	aile ant.	aile post.	aile ant.	aile post.	aile ant.	aile post.
Bouillouses									
♂	29.5	24	23	15	13	7	6	9	10
♂	29	24	22.5	14	12	6	6	10	9
♂	29	25	23	15	13	7	6	11	10
♂	28.5	25	24	14	12	7	6	10	9
♂	28.5	24	23	15	13	8	7	10	11
♂	28.5	25	23.5	15	13	7	6	10	9
♂	28.5	25	23	13	12	6	6	9	10
♂	28	24.5	23	15	13	6	6	10	10
♂	28	23.5	21.5	14	11	6	5	9	8
♂	27.5	23.5	22	13	12	6	5	9	9
♂	27.5	24	22	13	11	7	6	10	9
♂	27.5	24	22.5	13	12	6	6	9	9
♂	27.5	25	23.5	15	13	6	5	10	9
♂	27.5	22.5	21	14	12	6	6	10	10
♂	27.5	24.5	23	15	14	7	6	11	10
♂	27	23.5	22.5	13	11	6	6	9	10
♂	27	22.5	21	13	12	7	6	10	9
♂	27	24.5	22.5	13	11	7	5	10	9
♂	27	24	22.5	15	12	6	5	10	9
Néouvielle									
♂	27.5	24	22	12	11	6	6	8	8
♂	27	23.5	22	14	12	6	6	8	8
♂	27	24	22.5	13	12	6	5	9	8
♂	27	23	21.5	14	12	6	5	9	8
♂	27	24	22	16	13	7	6	10	9
♂	26.5	23	22	13	11	5	5	8	8
♂	26	22.5	21.5	13	10	6	4	9	7
♂	26	23.5	22	12	11	6	6	8	8
♂	26	23	21	13	12	7	6	9	9
♂	26	21	20	12	10	6	5	9	8

TABLEAU 4

Mensurations de 6 ♀ ♀ d'*Enallagma c. possompesi* des Pyrénées.

Sexe	Long. abd. mm	Long. ailes		Nombre Pnt		Départ R ₃		Départ IR ₂	
		ant. mm	post. mm	aile ant.	aile post.	aile ant.	aile post.	aile ant.	aile post.
Bouillouses									
♀	28	24.5	23	14	12	7	6	10	9
♀	26	23.5	22	14	12	6	5	8	8
♀	26	24	22	14	12	6	6	9	9
Néouvielle									
♀	26.5	23.5	22	11	11	6	5	8	8
♀	25	22	21	11	9	5	5	8	7
♀	25	23	21.5	13	11	6	5	8	8

TABLEAU 5

Nombre de cellules interradianales supérieures (CIRS) et inférieures (CIRI)
dans les ailes d'*Enallagma c. cyathigerum*.

Sexe	Aile antérieure		Aile postérieure	
	CIRS	CIRI	CIRS	CIRI
♂	8	8	7	7
♂	7	7	6	6
♂	8	8	7	7
♂	8	8	6	6
♂	9	8	7	6
♂	6	7	6	6
♂	8	8	8	6
♂	8	7	6	6
♂	7	7	6	6
♂	8	7	6	6
♂	8	6	8	7
♂	7	7	7	7
♂	6	7	6	6
♂	8	8	6	5
♂	6	6	7	6
♂	9	8	7	6
♂	7	7	5	5
♂	9	7	8	7
♂	7	7	6	6
♂	7	7	7	7
♂	7	8	6	7
♂	8	7	8	6
♂	8	8	8	7
♂	8	7	6	7
♂	8	8	7	6
♂	7	6	6	5
♂	7	6	7	7
♂	8	7	7	7
♀	7	6	8	7
♀	8	8	7	7
♀	7	7	8	7
♀	7	6	8	7
♀	8	7	7	7
♀	7	7	5	6
♀	6	6	7	6
♀	9	9	8	8
♀	7	7	6	6
♀	8	8	7	6
♀	7	7	6	6
♀	8	8	7	7
♀	7	8	6	6
♀	8	7	6	6
♀	7	7	7	7
♀	8	7	7	7

TABLEAU 6

Nombre de cellules interradianales supérieures (CIRS) et inférieures (CIRI)
dans les ailes d'*Enallagma c. possompesi*.

Sexe	Aile antérieure		Aile postérieure	
	CIRS	CIRI	CIRS	CIRI
♂	11	10	9	8
♂	10	9	9	8
♂	9	9	9	8
♂	10	9	8	8
♂	9	8	8	6
♂	9	8	9	9
♂	10	9	8	8
♂	10	8	8	7
♂	10	10	8	8
♂	10	10	8	9
♂	10	10	9	7
♂	11	10	8	7
♂	9	8	8	7
♂	10	9	7	7
♂	9	9	7	7
♂	9	9	7	6
♂	10	10	7	7
♂	9	8	7	7
♂	9	8	8	8
♂	9	8	8	7
♂	12	11	9	9
♂	9	9	6	7
♂	9	9	8	7
♂	10	10	8	8
♂	9	9	9	8
♂	9	9	9	9
♂	9	9	7	6
♂	8	8	7	6
♀	9	8	8	6
♀	9	10	9	8
♀	10	10	9	8
♀	10	10	9	9
♀	11	10	9	9
♀	11	11	8	8

III. — ANALYSE

Depuis un certain nombre d'années, les recherches approfondies des systématiciens sur la variabilité des organismes ont particulièrement mis en évidence le lien étroit qui existe entre les caractères de race héréditaires, et certains facteurs du milieu. On est arrivé à la conclusion que le milieu constitue un facteur important, directement responsable de certains phénomènes d'évolution et de transformation. Les systématiciens ont essayé d'é luder la contradiction avec les lois génétiques qui résulte de cette constatation en considérant les modifications des organismes dues au milieu et non héréditaires comme une phase préliminaire des transformations héréditaires. Certes, le systématicien dispose actuellement d'une méthode qui résout en partie les problèmes qui lui sont posés, mais elle est insuffisante pour déterminer la parenté naturelle entre les plus petites unités systématiques. Il s'agit du prin-

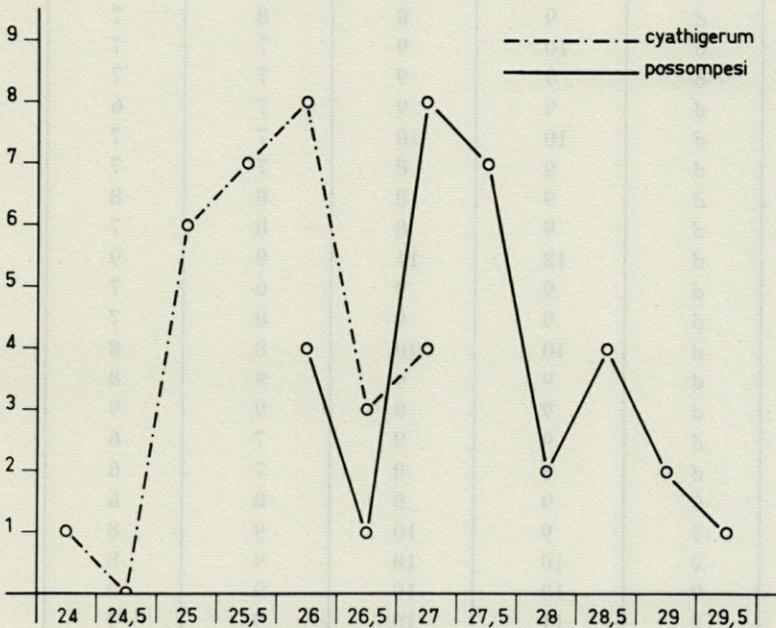


FIG. 2. — Longueurs des abdomens d'*Enallagma cyathigerum cyathigerum* et d'*Enallagma cyathigerum possompesi* n. ssp.
Ordonnée : nombre des ♂♂, Abscisse : longueur de l'abdomen en mm.

cipe des « *Rassenkreise* » géographiques qui a été développé par RENSCH (1929). La question de savoir si une catégorie représente une unité phylogénétique sera d'autant plus difficile à résoudre que cette unité est importante et ancienne. Il est donc nécessaire de se limiter, pour l'instant, aux unités systématiques relativement jeunes (récentes) et petites.

Les petites populations de haute montagne d'*Enallagma cyathigerum* dans les Pyrénées Orientales et Centrales ont, à mon avis, une position isolée par rapport aux populations des plaines de France et d'Allemagne. A l'intérieur du vaste réseau lacustre des Pyrénées, une relation intrasubspécifique est très probable. Toutefois, c'est non seulement l'isolement par rapport aux populations des plaines, mais surtout les facteurs du milieu local qui sont à l'origine des variations observées chez les populations de haute montagne. Il est évident que les facteurs climatiques dans la haute montagne entre 1800 et 2200 m d'altitude ne restent pas sans influence. Il suffit de regarder de plus près les chiffres donnés dans les tableaux 1 à 4 (Fig. 2 et 3) pour se rendre compte des différences qui existent entre les deux types de populations.

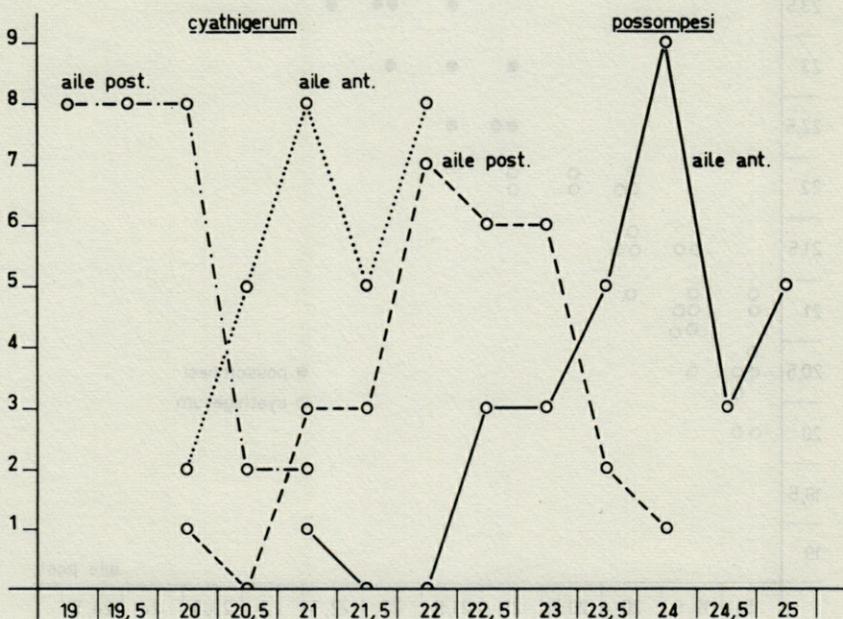


FIG. 3. — Longueurs des ailes d'*Enallagma cyathigerum cyathigerum* et d'*Enallagma cyathigerum possompesi* n. ssp.

Ordonnée : nombre des ♂♂ ; Abscisse : longueur des ailes en mm.

L'abdomen et les ailes de *possompesi* sont, en moyenne, considérablement plus longs et les chevauchements sont peu importants. Ces caractères sont, à mon avis, plus significatifs que les différences de la coloration abdominale ou l'augmentation du dessin noir sur l'abdomen bien que ceux-ci soient relativement constants chez les deux populations. L'étude biométrique du rapport entre les ailes antérieures et les ailes postérieures fait ressortir les différences avec encore plus de netteté (Fig. 4). Ces arguments à eux seuls suffiraient pour justifier une séparation subsppécifique. Avec un matériel de comparaison relativement important à notre disposition, il serait cependant imprudent de ne pas étudier tous

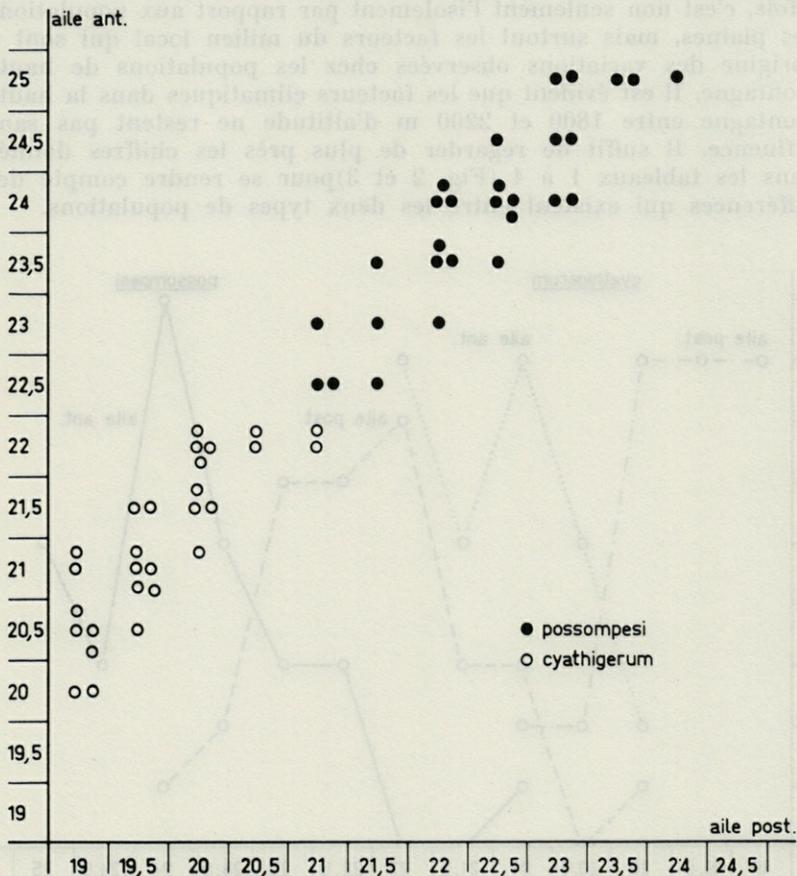


FIG. 4. — Rapport entre les longueurs des ailes d'*Enallagma c. cyathigerum* et d'*Enallagma c. possompesi* n. ssp.

Ordonnée : longueur des ailes antérieures en mm, Abscisse : longueur des ailes postérieures en mm.

les caractères distinctifs. L'allongement des ailes est naturellement accompagné d'une augmentation du nombre des nervures transverses postnodales (Pnt) auxquelles on a souvent fait appel dans les distinctions subsécifiques. Dans notre cas, nous trouvons un léger chevauchement (Fig. 5). Si les nervures transverses postnodales et leurs cellules sont plus nombreuses chez *possompesi*, les ailes montrent aussi, en général, une tendance très nette à l'augmentation et au rétrécissement des cellules. Ce phénomène

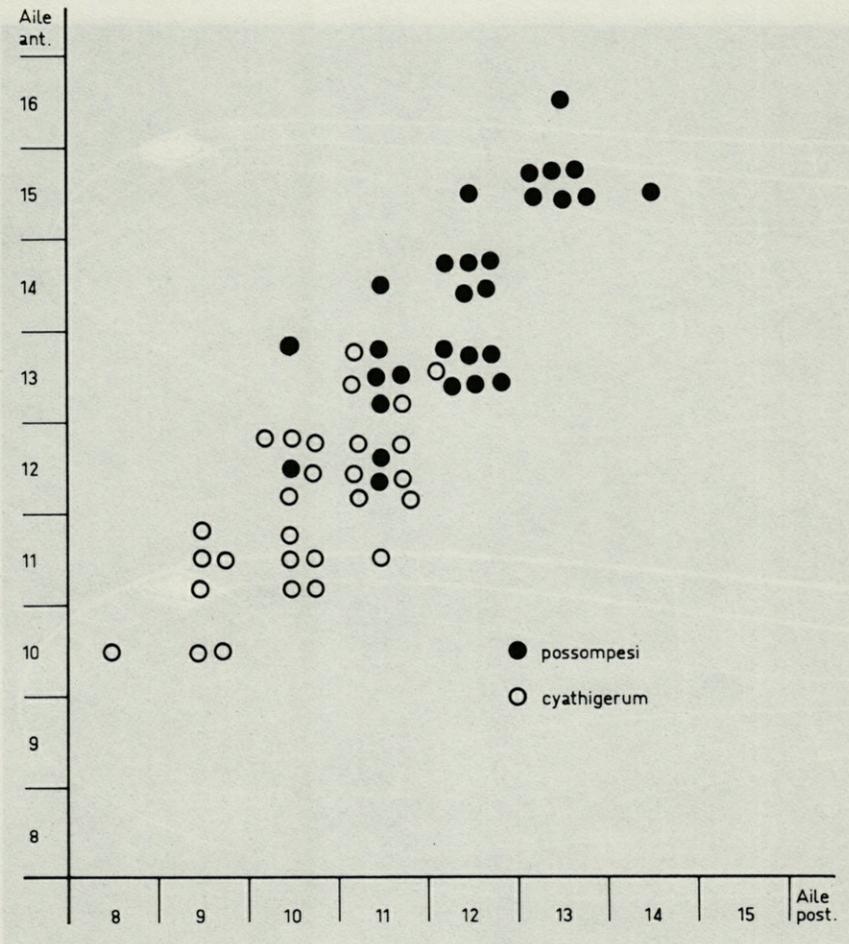


FIG. 5. — Rapport entre les nombres des Pnt d'*Enallagma c. cyathigerum* et d'*Enallagma c. possompesi* n. ssp.
 Ordonnée : nombre des Pnt dans l'aile antérieure, Abscisse : nombre des Pnt dans l'aile postérieure.

apparaît encore plus clairement dans les figures 8 et 9. Ces figures montrent aussi la fréquence différente des épines sur les nervures longitudinales et transverses. Dans l'aile antérieure de *cyathigerum*, elles manquent presque complètement et dans l'aile postérieure, on les trouve surtout, bien qu'en petit nombre, sur les nervures longitudinales. Chez *possompesi*, les nervures transverses de l'aile antérieure portent déjà plus d'épines que chez *cyathigerum*. Dans l'aile postérieure de *possompesi* enfin, nous remarquons un grand nombre d'épines longues et fortes sur les nervures longitudinales

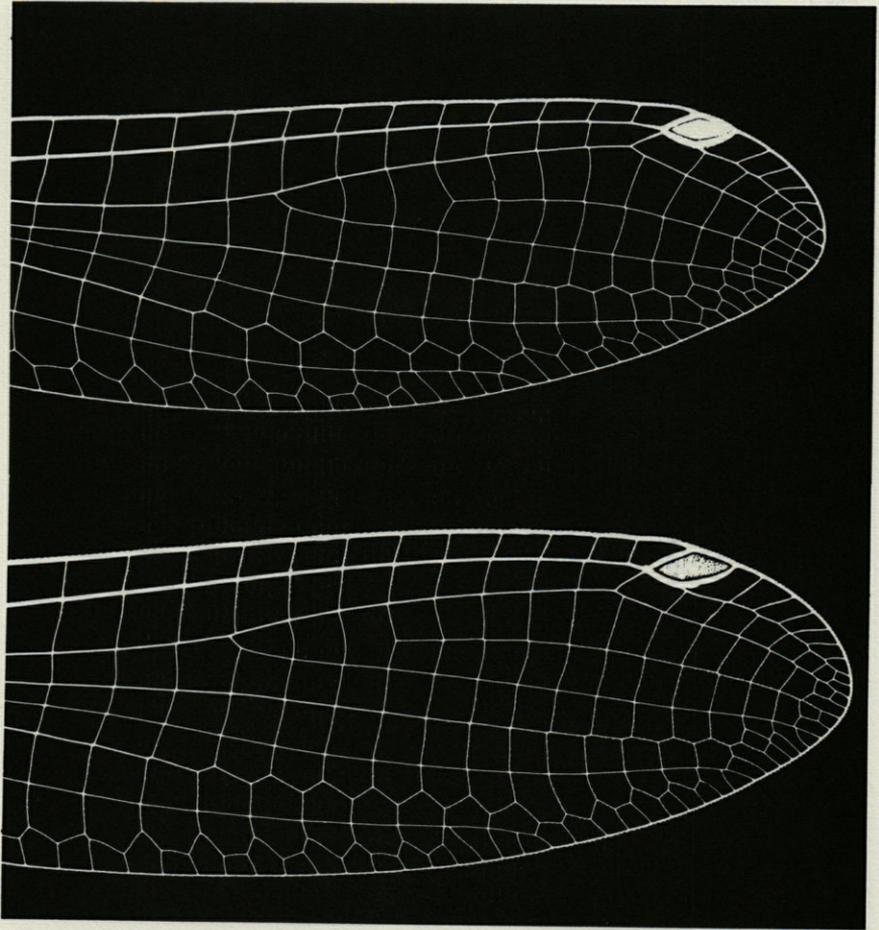


FIG. 6. — Partie de l'aile antérieure d'*Enallagma cyathigerum* ssp.
En haut : *cyathigerum* (Charpentier, 1840); en bas : *possompesi* n. ssp.
Photo : A. HEYMER.

et transverses, en particulier sur les nervures longitudinales IR_2 , IR_3 , M et A. En outre, la dentelure du bord postérieur des ailes est plus profonde et plus serrée chez *possompesi* que chez *cyathigerum*.

Il m'a paru utile d'inclure dans la diagnose subsppécifique un caractère qui, jusqu'à présent, n'a guère retenu l'attention des systématiciens. Dans les deux ailes, le triangle situé entre R_2 et R_3 renferme, en général, trois cellules interradiales (CIR). La

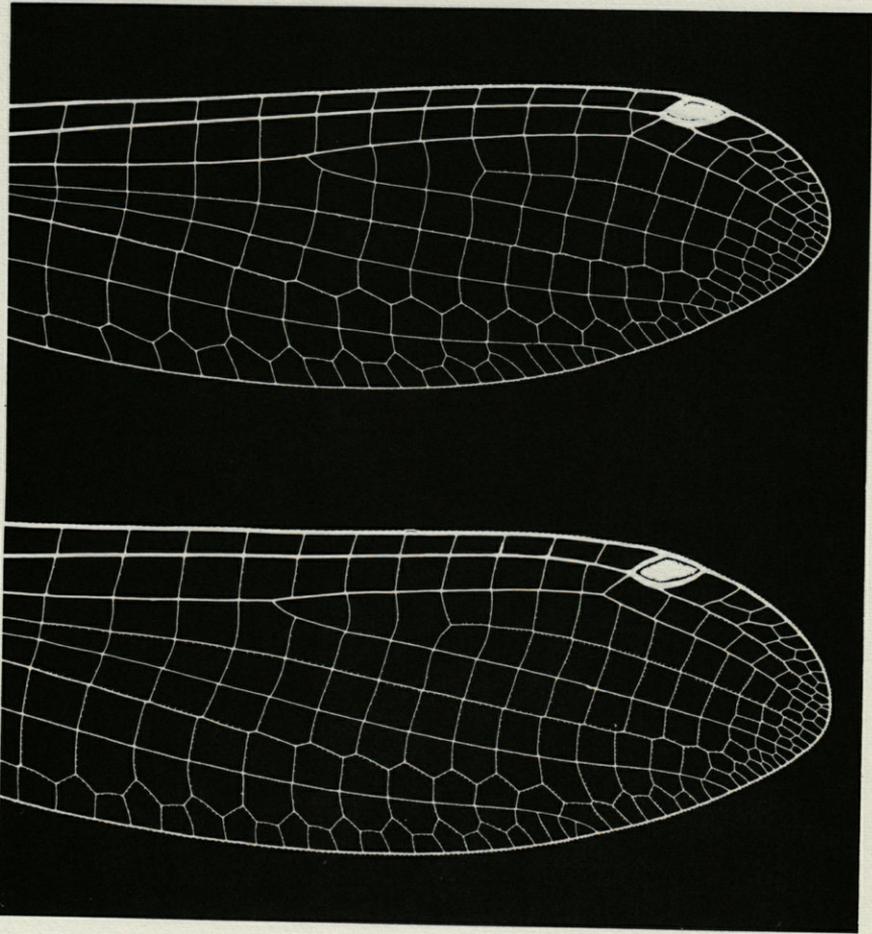


FIG. 7. — Partie de l'aile postérieure d'*Enallagma cyathigerum* ssp.
En haut : *cyathigerum* (Charpentier, 1840); en bas : *possompesi* n. ssp.
A remarquer les épines chez *possompesi*.

Photo : A. HEYMER.

présence de quatre cellules à ce niveau est extrêmement rare. En son prolongement jusqu'à l'extrémité alaire, la nervure longitudinale IR_2 partage les cellules interradiales en « cellules interradiales supérieures » (CIRS) et en « cellules interradiales inférieures » (CIRI). Ces cellules interradiales supérieures et inférieures sont soumises à une variabilité intraspécifique qui peut très bien servir à la définition subsppécifique (Fig. 8).

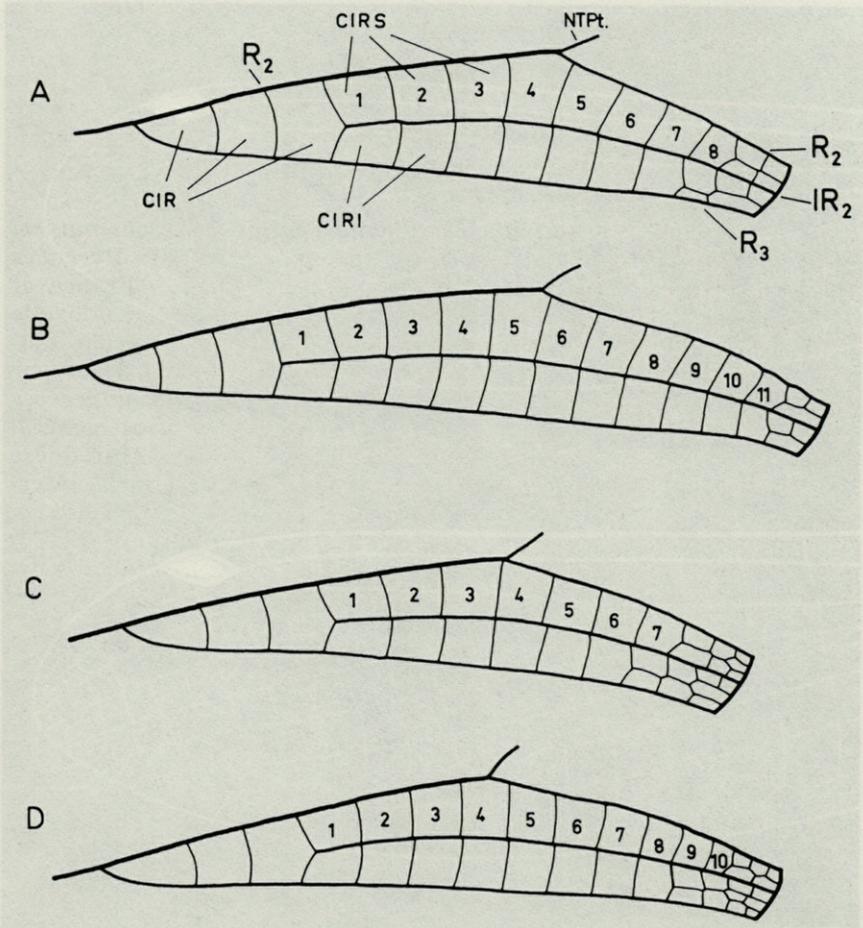


FIG. 8. — Les cellules interradiales dans les ailes d'*Enallagma cyathigerum* ssp. Aile antérieure : A, *cyathigerum* (Charpentier, 1840), B, *possompesi* n. ssp. Aile postérieure : C, *cyathigerum* (Charpentier, 1840), D, *possompesi* n. ssp.

Nous ne savons pas actuellement si les deux populations pyrénéennes d'*Enallagma cyathigerum possompesi* étudiées sont en communication l'une avec l'autre. Chacune des deux populations vit dans une région lacustre entourée de chaînes de montagne qui culminent à plus de 3 000 m d'altitude. La distance à vol d'oiseau est de plus de 180 km. Jusqu'à présent, la sous-espèce n'a pas encore été trouvée dans les départements de l'Ariège et de la Haute-Garonne, qui se situent entre les deux stations. Il est d'autant plus surprenant que nous n'ayons trouvé aucun dimorphisme de populations, comme il en existe par exemple chez *Agrion lindeni* (HEYMER, 1967 b).

RÉSUMÉ

Une nouvelle sous-espèce, *Enallagma cyathigerum possompesi* n. ssp., est décrite. Un matériel de 29 ♂♂ et de 6 ♀♀ des Pyrénées a été comparé avec 28 ♂♂ et 16 ♀♀ du centre de la France et de l'Allemagne. Exceptées des différences de coloration, la nouvelle sous-espèce se distingue surtout de la forme nominative par l'allongement de l'abdomen (Fig. 2) et des ailes (Fig. 3 et 4) et par un nombre plus élevé de Pnt (Fig. 5). De plus, *possompesi* se caractérise par une augmentation et un rétrécissement général des cellules vers l'extrémité alaire (Fig. 6 et 7). Pour la première fois dans l'étude systématique des Libellules, les cellules interradiales supérieures et inférieures (CIRS et CIRI) ont servi à la définition subspécifique (Fig. 8). Les deux populations isolées d'*Enallagma cyathigerum possompesi* ne montrent pas de dimorphisme de populations et sont homogènes entre elles.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine neue Unterart, *Enallagma cyathigerum possompesi* n. ssp., wird eingehend beschrieben. Ein Material von 29 ♂♂ und 6 ♀♀ aus den Pyrenäen konnte mit 28 ♂♂ und 16 ♀♀ aus Zentralfrankreich und aus Deutschland verglichen werden. Abgesehen von Farbabweichungen unterscheidet sich die neue Unterart von der Nominatform insbesondere durch ein längeres Abdomen (Fig. 2) aus den Pyrenäen konnte mit 28 ♂♂ und 16 ♀♀ aus Zentral- und bedeutend längere Flügel (Fig. 3 und 4), sowie eine größere Anzahl von Pnq (Fig. 5). Außerdem konnte bei *possompesi* eine

allgemeine Zellenzunahme und Zellenverkleinerung zur Flügelspitze hin festgestellt werden (Fig. 6 und 7). Erstmals in der systematischen Forschung bei Libellen wurden die oberen und unteren Interradialzellen für eine subspezifische Definition mit herangezogen (Fig. 8). Die beiden untersuchten und isoliert liegenden Populationen von *Enallagma cyathigerum possompesi* zeigen keinen Populationsdimorphismus und sind untereinander homogen.

SUMMARY

An extensive description is given of the new subspecies *Enallagma cyathigerum possomposi* n. ssp. 29 ♂♂ and 6 ♀♀ from the Pyrénées were compared with 28 ♂♂ and 16 ♀♀ from Central France and Germany. In addition to differences in colour, the new subspecies differs from the nominate form in possessing a longer abdomen (Fig. 2), markedly longer wings (Fig. 3 and 4) and a larger number of postnodal cross-veins (Fig. 5). General increase in cell density and diminution of cell-size towards the wing-tip (Fig. 6 and 7) was also determined. For the first time in systematic studies of Odonata, the upper and lower interrarial cells were taken into account for a subspecific definition (Fig. 8). The two isolated populations of *Enallagma cyathigerum possompesi* investigated showed no signs of population dimorphism and were homogenous.

BIBLIOGRAPHIE

- HEYMER, A., 1963. Bitte um Mitarbeit zur Klärung der subspezifischen Gliederung der Libelle *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840). *Beitr. z. Entom.*, **XIII** : 927.
- HEYMER, A., 1967a. Contribution à la connaissance des Odonates de la région lacustre du Massif du Néouvielle dans les Pyrénées centrales. *Ann. Limnologie*, **III** : 75-89.
- HEYMER, A., 1967b. Discussion morphologique, systématique et biométrique sur *Agrion (Cercion) lindeni* Selys, 1840 (*Odonata; Zygoptera*). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **XXXIX** : 879-897.
- RENSCH, B., 1929. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Springer, Berlin.

Reçu le 2 mai 1968.

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DU COMPORTEMENT NATUREL ET À L'ÉCOLOGIE DE *MEGACYTTARUS CRASSIROSTRIS* Fallen, 1816

par Paul TREHEN

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences,
avenue du Général Leclerc, Rennes

SOMMAIRE

L'influence du milieu extérieur sur le comportement naturel des Diptères a été prouvée chez un certain nombre d'espèces de Nématocères. En particulier des expériences ont montré le rôle des repères, « swarm-markers », et des conditions microclimatiques dans la localisation des essaims et les période de vol.

Les Diptères Empidides, en raison de l'originalité et la diversité de leur comportement naturel, forment un matériel très favorable à une étude comparative. *Megacyttarus crassirostris* Fallen, 1816, à cause de son abondance en Bretagne, est un Insecte qui permet de raisonner sur un grand nombre d'exemples. En outre, ces Diptères prédateurs à l'état larvaire et à l'état d'imagos, jouent un rôle important dans l'équilibre des populations des autres Insectes.

INTRODUCTION

Les premières observations de la pariaide des *Empidinae* se rapportent à des espèces du genre *Hilara* : dans le filet à mailles fines utilisé pour capturer les Insectes rassemblés au-dessus d'étendues d'eau, OSTEN SACKEN (1877) remarqua la présence, parmi les individus recueillis, de petits objets blancs soyeux dans lesquels il crut reconnaître leurs proies.

Ultérieurement, TURLEY précisa que ces structures soyeuses sont produites par l'Insecte, mais ne put préciser les organes responsables de leur élaboration. HAMM (1909-1927) crut observer que ces objets sont offerts par le mâle et la femelle, et à la même époque ELTHRINGHAM (1928) mit en évidence dans le premier article des tarsi antérieurs des mâles d'*Hilara maura* Fab. des glandes séricigènes monocellulaires aboutissant à l'extrémité des chètes modifiées et dont il considéra la sécrétion comme à l'origine du réseau de fils très fins tissé autour de la proie.

Un comportement semblable a été signalé chez de nombreuses espèces de la même sous-famille (CRANE, 1961; KESSEL, 1959; SMITH, 1948; KESSEL L.L., KESSEL B.; LINDER, 1957; POWELL, 1964; TUOMIKOSKI, 1939). L'ensemble de ces séquences est souvent désigné sous le vocable d'offrande nuptiale et les proies apportées par le mâle peuvent être consommées ou non par la femelle. Dans une précédente publication (TRENH, 1965), nous avons déjà rappelé que le fait de se nourrir pendant l'accouplement existe aussi chez d'autres Insectes, tels les *Asilides* (Diptères, Orthorrhaphes) (SÉGUY, 1951), le Mécoptère *Panorpa communis* L. (MERCIER, 1951) et l'Hétéroptère Lygéide *Stilbocoris natalensis* Dist. (CARAYON, 1965). De telles mœurs sont néanmoins exceptionnelles et la sous-famille des *Empidinae* demeure la seule où elles sont retrouvées chez chaque espèce étudiée avec toutefois des variations intergénériques et interspécifiques considérées par certains comme des indications phylogénétiques. Trois auteurs ont cherché à classer les diverses variantes ainsi observées, mais ils se sont basés sur des critères différents et ont par suite abouti à des résultats non identiques. POULTRON (1913) a distingué trois cas : dans le premier, la proie est indispensable à la réalisation de la parade; le deuxième est celui où elle peut être remplacée par un leurre; dans le dernier cas, elle est facultative. TUOMIKOSKI (1939) a basé son classement sur l'adaptation alimentaire, il sépare les prédateurs, les floricoles et les espèces mixtes. KESSEL (1955) a distingué sept degrés dans la manière dont se déroule le processus même de l'offrande; il considère comme plus archaïque le cas où la proie est dévorée par le couple et comme plus élaboré celui où l'objet offert se présente sous la forme d'un ballonnet constitué de bulles agglomérées dues à une sécrétion glandulaire; dans ce dernier cas, le comportement de capture disparaît.

Il n'est pas possible de porter un jugement sur l'une ou l'autre de ces trois méthodes de classement sans envisager l'étude plus précise de la biologie et de l'écologie des Empidides. Les observations citées concernent une part trop réduite d'un ensemble de manifestations variées et souvent difficiles à interpréter. Certains auteurs ont montré l'intérêt d'une étude orientée vers l'écologie de ces comportements et qui permettrait de comprendre les homologies entre les phases de la vie imaginaire de plusieurs espèces (GRUHL, 1963; POWELL, 1964).

MÉTHODES ET TECHNIQUES

Les travaux de POWELL (1964) ont prouvé que les comportements de *Rhamphomyia curvipes* Coquillet sont en relation directe avec les conditions du milieu ainsi qu'avec la disposition de la station où ils se manifestent; ils nous ont amené à choisir des méthodes appropriées d'observation, de mesure de facteurs microclimatiques et de capture.

L'observation directe a permis d'établir les phases de la pariaide et leur succession au cours de la journée. L'importance de l'aire de vol de *Megacyttarus* ne permet pas les enregistrements de déplacements mis au point pour de petits Insectes.

Plusieurs types d'appareils de mesure ont été employés : le thermo-hygrographe, le psychomètre et le luxmètre. La superposition des enregistrements de température et d'hygrométrie dans différents biotopes nous a été précieuse, les mesures immédiates au psychomètre fournissant un étalonnage de ces derniers. L'appréciation de la luminosité fournie par le luxmètre n'est malheureusement valable que dans le spectre visible.

Une seule technique de capture a été utilisée : celle au filet fin, genre filet à papillons. Cet outil bien que paraissant périmé a été préféré pour deux raisons à d'autres méthodes plus modernes, en particulier, les pièges lumineux; ces derniers ne permettent pas la capture des Insectes diurnes de manière très efficace, et l'échantillonnage des prises n'est pas forcément homogène car des Insectes, dans un état biologique différent, ne présentent pas le même phototropisme. Quant aux pièges à suction, ils ne permettent pas de connaître la position exacte des Insectes capturés. C'est pourquoi, nous avons choisi d'opérer de la manière suivante : le rassemblement est d'abord localisé, la nature des comportements notée; c'est alors que nous balayons horizontalement l'aire de vol. Quatre allers et retours suffisent car l'essaim se disperse très rapidement. Les *Empidinae* localisés dans ces stations sont tous relativement petits, et la vitesse de vol varie peu d'un individu à l'autre, aussi les chances de capturer une espèce ou une autre, au niveau de notre prélèvement, sont égales si elles sont en nombre équivalent. La hauteur à laquelle nous opérons est notée dans chaque cas.

STATIONS PROSPECTÉES

Megacyttarus crassirostris est abondant dans les environs de Rennes, et nous avons pu suivre le comportement de ses imagos dans un grand nombre de stations à partir du mois d'avril jusqu'au mois de juin (Fig. 1 A). Nous limitons nos descriptions à quelques-unes de ces stations qui s'opposent par leur topographie et par la

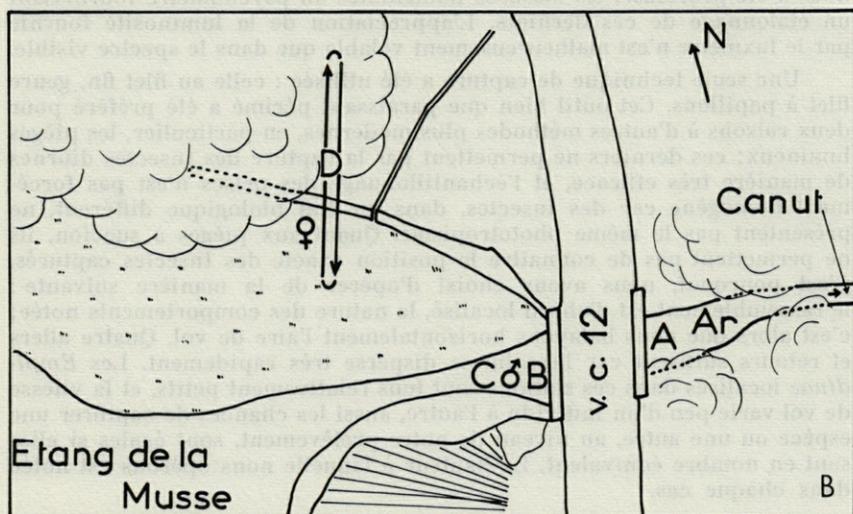
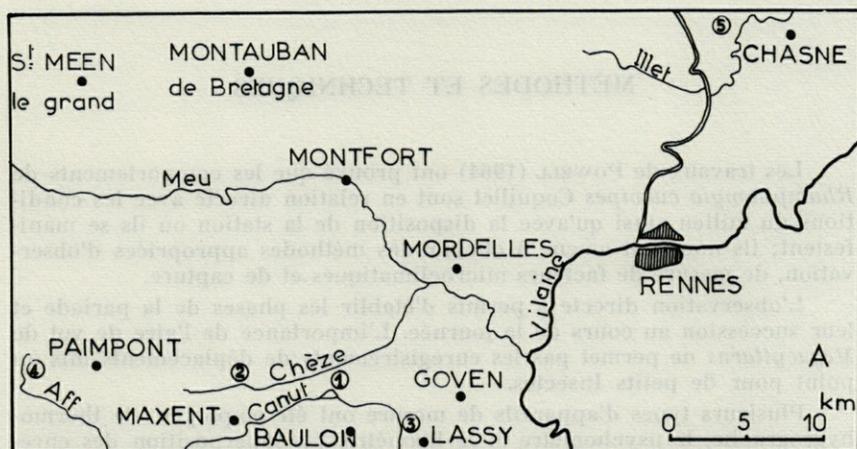


FIG. 1. — A : carte de l'ensemble des stations étudiées. B : plan détaillé de la station de l'étang de la Musse.

nature des comportements observés; pour des raisons de commodité, nous rassemblons dans différents tableaux l'ensemble de nos observations effectuées sur le terrain.

Trois stations ont retenu plus particulièrement notre attention :

- 1) *Déversoir de l'étang de la Musse* (fig. 1 B).

Nos observations ont été effectuées à l'endroit où cet étang se déverse dans la rivière « Le Canut ». Un pont y enjambe le cours d'eau et c'est

dans la zone située juste en amont que se sont déroulées les différentes phases décrites ultérieurement. De grands chênes, dont les branches les plus basses sont à quatre mètres environ, limitent cette station au Nord et à l'Est.

2) *La Chèze, près de Maxent.*

La Chèze est un affluent du Meu, et la station choisie sur son cours présente de nombreuses analogies avec la précédente; elle est très encaissée, bien limitée et par conséquent les vols y sont plus faciles à suivre. C'est à l'abri d'un pont que les Insectes ont été observés et là aussi de très grands arbres arrêtent les rayons directs du soleil.

3) *Le Canut, près de Gowen.*

Le comportement de nos sujets n'a pas donné lieu à des observations particulières dans cette station, bien que nous y ayons observé comme dans les autres lieux, toutes les séquences, mais c'est dans les prairies environnantes qu'ont été recherchées et observées leurs larves. La connaissance de la répartition des adultes nous a semblé être une condition préalable nécessaire avant la recherche des larves.

ANALYSE DES PHASES DU COMPORTEMENT NATUREL DES IMAGOS

L'ensemble des manifestations visibles du comportement des imagos n'est pas immuable. Il varie avec la station, ainsi qu'au cours de la journée. Plusieurs phases successives ont pu être distinguées, mais elles n'ont pas la même importance et il est possible de dégager une hiérarchie en séparant celles qui sont nécessaires au déroulement du comportement d'accouplement de celles qui ne se manifestent que dans certaines conditions liées à des facteurs écologiques particuliers.

1) DESCRIPTION DES PHASES OBLIGATOIRES.

Les mâles de *Megacyttarus* volent à une dizaine de centimètres au-dessus de la surface d'un ruisseau, à la recherche de petits Insectes, en particulier d'espèces du genre *Hilara primula*. Ils n'effleurent jamais l'eau comme le font les mâles d'*Hilara*. Lorsqu'un mâle a réussi la capture d'une proie, son vol devient beaucoup plus régulier. Il s'élève lentement à une hauteur variable.

Pour que le comportement se poursuive, la présence d'une femelle est nécessaire, cette dernière vient se placer au-dessus du mâle et l'accouplement se produit à la fin d'une figure extrêmement

rapide au cours de laquelle la femelle s'empare de la proie. Le couple continue à voler et le plus souvent quitte la station et disparaît à notre vue.

Cette séquence est immuable et comprend donc quatre phases; c'est l'observation de ces quatre phases sur un territoire qui nous permet de le définir comme « station à *Megacyttarus crassirostris* ».

2) DESCRIPTION DES PHASES ACCESSOIRES.

Les autres manifestations du comportement sont plus directement liées aux facteurs externes et différentes pour chaque sexe. Le vol des femelles peut se manifester de deux manières :

— Elles peuvent ne pas former de rassemblements denses, mais restent dispersées au-dessus de la zone où évoluent les mâles, en particulier quand il s'agit d'un Etang (ex. La Musse), leur altitude varie au cours de la journée et leurs déplacements sont désordonnés.

— Elles peuvent former aussi des rassemblements beaucoup mieux structurés, ce qui s'observe dans certaines stations privilégiées : les femelles se groupent, à certains moments, en essaims particuliers dans lesquels leur déplacements sont orientés horizontalement et parallèlement à une seule direction. Dans ce cas, les limites des trajets sont nettes à chaque extrémité de la zone de vol, au niveau de laquelle l'Insecte repart en sens opposé.

Plusieurs essaims orientés de ce genre ont été localisés et observés; on a pu en tirer un certain nombre de caractéristiques; dans les diverses stations, ils ne se forment pas forcément au même moment, et leur disparition n'est pas forcément simultanée mais leur localisation et leur orientation sont invariables dans une station donnée. La localisation et les limites des essaims paraissent liées à des caractéristiques topographiques, alors que leur déterminisme semble dépendre plus directement des conditions microclimatiques.

— Les mâles cessent parfois de chasser, ils s'élèvent alors à des hauteurs très variables, mais à aucun moment l'essaim qu'ils forment n'est orienté comme chez les femelles. Leurs déplacements y sont à dominante verticale et leur ampleur varie d'un individu à l'autre. Nous nommons ces essaims dont la localisation est beaucoup plus fluctuante dans chacune des stations où ils se manifestent « *essaims de dispersion des mâles* ».

— Les couples peuvent, dans certains cas, suivre les allées et venues d'un essaim de femelles et former, quelques dizaines de centimètres au-dessous, un autre essaim orienté, beaucoup plus rare et fugace.

En conclusion, en plus des phases obligatoires, on peut distinguer quatre types de rassemblements ou types de vols : *la dispersion des femelles, les essaims orientés de femelles, les essaims de dispersion de mâles, les essaims de couples.*

Le plus souvent *Megacyttarus crassirostris* forme des rassemblements de l'un ou l'autre des types décrits, le nombre des participants y dépasse la centaine, et les espèces étrangères, exception faite de *Hilara maura*, y sont en général très rares. Par contre, il arrive pourtant que des individus de *Megacyttarus* soient capturés en très petit nombre dans les essaims d'autres Diptères (Tableau 1).

TABLEAU 1

Composition de quelques essaims dans lesquels *Megacyttarus* se trouve associé en petit nombre à diverses espèces d'*Hilara*.

<i>M. crassirostris</i>	12 ♂	0	0	0
<i>H. primula</i>	3 ♂			
<i>M. crassirostris</i>	11 ♂	4 ♂	20 ♀	4 ♀
<i>H. maura</i>	17 ♂	6 ♀	32 ♂	10 ♀
<i>M. crassirostris</i>	0	0	7 ♀	0
<i>H. monedula</i>			1 ♂	
<i>M. crassirostris</i>	0	0	7 ♀	0
<i>H. beckeri</i>			3 ♂	
<i>M. crassirostris</i>	7 ♂	7 ♂	0	0
<i>H. interstinca</i>	7 ♂	15 ♀		

RAPPORT ENTRE LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES ET LE COMPORTEMENT

Les plus importants de ces facteurs semblent être la température, l'hygrométrie et la luminosité.

1) INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE.

Les températures les plus basses auxquelles s'observent les comportements de chasse des mâles sont voisines de 11°; ils volent alors à un niveau inférieur à 1 mètre au-dessus de l'eau. Lorsque la température s'élève au cours de la journée, les autres phases

décrites précédemment apparaissent, mais les mâles et les femelles réagissent différemment à la variation des conditions du milieu et constituent très souvent des rassemblements localisés de manière distincte. Nous avons réuni en un tableau nos observations et les conditions microclimatiques auxquelles elles correspondent.

Dates	Heure	T°	Hygrom.	Hauteur	Nombre ♂ ♀	Autres espèces	Observations
11/5/66	10 h 30	16°8	76 %	0-1 m	18 0	<i>H. maura</i>	Chasse
	10 h 45	15°5	70 %	0-1 m	5 0	<i>H. maura</i>	"
	11 h 15	16°5	70 %	2, 3, 50 m	15 0	0	Sans signification
	11 h 30	17°	65 %	4,50 m	0 4	0	Essaim orienté
12/5/66	10 h 30	14°5	82 %	0,50 m	6 0	<i>H. maura</i>	Chasse
	10 h 45	14°5	82 %	2 m	3 1	<i>H. pilosa</i>	Accouplements
						<i>H. maura</i> <i>H. pilosa</i>	
13/5/66	11 h	21°5	48 %	0-4 m	10 1	0	Non orienté
13/5/66	11 h	21°5	48 %	4-5 m	1 5	0	Essaim orienté

Les mâles peuvent chasser au niveau de l'eau à des températures très variables; cependant à partir de 14°, ils tendent à se disperser verticalement en relation avec l'augmentation de la température. La dispersion verticale la plus importante, atteignant 4 à 5 m, a été observée à plus de 21 °C; il s'agit alors des « vols de dispersion ».

Les femelles ne constituent pas d'essaim au-dessous de 13°5, valeur pour laquelle s'observent le plus grand nombre d'accouplements.

La localisation et la hauteur à laquelle se forme un essaim orienté étant déterminées par la station elle-même, il apparaît que si l'essaim est situé à une faible hauteur, entre 1,50 m et 3 m, il se formera vers 13°5 ou 14°, alors que s'il est situé plus haut, à 4 à 6 m, il n'existera que pour des températures voisines et supérieures à 16° (Fig. 1 B, D). Le premier cas est réalisé dans les stations de Lassy et Paimpont, alors que le deuxième cas est réalisé à la Musse.

Quand les essais orientés ne sont pas constitués au sens défini ci-dessus, alors que la température dépasse 13°, les femelles sont alors dispersées et les comportements d'accouplements n'ont la possibilité de s'accomplir que s'il y a un rassemblement de mâles.

En conclusion, le plus grand nombre des accouplements chez *Megacyttarus crassirostris* se produit à des températures voisines de 13° ou 14° et selon deux processus différents, soit avec des femelles en dispersion dans les stations où la localisation de l'essaim orienté serait trop élevée, soit avec des femelles en essais orientés

quand cet essaim est situé entre 1 m et 3,50 m. Les accouplements sont beaucoup plus rares entre 15° et 18° quand les mâles sont en essaims de dispersion et les femelles en essaims orientés éloignés les uns des autres. Enfin, il peut se produire quelques rares accouplements aux températures plus fortes car la dispersion des mâles est maximale et ils atteignent alors les essaims de femelles les plus élevés (Fig. 2 A).

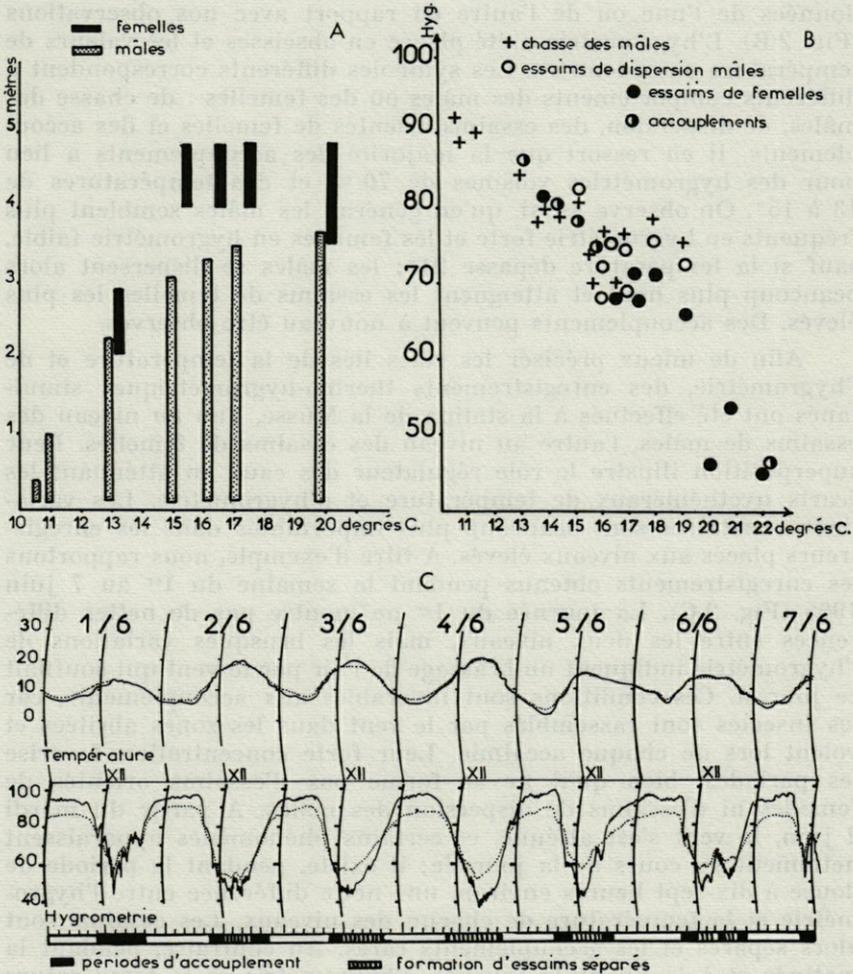


FIG. 2. — A : répartition verticale des mâles et des femelles en fonction de la température. B : influence de la température et de l'hygrométrie sur le comportement. C : variations de température et d'hygrométrie au niveau des essaims de mâles (traits pleins) et de femelles (traits pointillés) pendant une semaine.

2) RELATIONS ENTRE LA TEMPÉRATURE ET L'HYGROMÉTRIE.

L'hygrométrie a été mesurée de deux façons; immédiatement, au moment même de l'observation, grâce à un psychomètre et par enregistrements hebdomadaires au moyen d'un thermohygraphe.

Il n'est pas possible de dissocier les mesures d'hygrométrie des mesures de température. Nous avons rassemblé en un tableau les données de l'une ou de l'autre en rapport avec nos observations (Fig. 2 B). L'hygrométrie a été placée en abscisses et les valeurs de température en ordonnées. Les symboles différents correspondent à différents comportements des mâles ou des femelles : de chasse des mâles, de dispersion, des essaims orientés de femelles et des accouplements. Il en ressort que la majorité des accouplements a lieu pour des hygrométries voisines de 70 % et des températures de 13 à 15°. On observe aussi, qu'en général, les mâles semblent plus fréquents en hygrométrie forte et les femelles en hygrométrie faible, sauf si la température dépasse 21°; les mâles se dispersent alors beaucoup plus haut et atteignent les essaims de femelles les plus élevés. Des accouplements peuvent à nouveau être observés.

Afin de mieux préciser les rôles liés de la température et de l'hygrométrie, des enregistrements thermo-hygrométriques simultanés ont été effectués à la station de la Musse, l'un au niveau des essaims de mâles, l'autre au niveau des essaims de femelles. Leur superposition illustre le rôle régulateur des eaux en atténuant les écarts nycthémeraux de température et d'hygrométrie. Les variations constatées sont beaucoup plus importantes dans les enregistreurs placés aux niveaux élevés. A titre d'exemple, nous rapportons les enregistrements obtenus pendant la semaine du 1^{er} au 7 juin 1965 (Fig. 2 C). La journée du 1^{er} ne montre pas de nettes différences entre les deux niveaux, mais les brusques variations de l'hygrométrie indiquent un brassage de l'air par le vent qui soufflait ce jour-là. Ces conditions sont favorables aux accouplements, car les Insectes sont rassemblés par le vent dans les zones abritées et volent lors de chaque accalmie. Leur forte concentration favorise les pariades, bien qu'il ne se forme pas d'essaims orientés de femelles ni d'essaims de dispersion des mâles. A partir du mardi 2 juin, le vent s'est atténué, et certains phénomènes apparaissent nettement au cours de la journée; il existe, pendant la période de douze à dix-sept heures environ, une nette différence entre l'hygrométrie et la température de chacun des niveaux. Les essaims sont alors séparés et les accouplements rares. Au contraire, pendant la matinée et à la fin de la journée, l'hygrométrie et la température sont modérés (t° : 13°, H. 70 %) et égales à tous les niveaux; c'est à cette heure-là que se produisent la plupart des accouplements même si les différentes formes d'essaims ne sont pas constituées.

Nous interprétons ces résultats comme des argument en faveur de la distinction faite ci-dessus entre les comportements obligatoires et les autres manifestations du comportement plus directement liées aux facteurs externes, mais non indispensables à la perpétuation de l'espèce.

3) INFLUENCE DE LA LUMINOSITÉ.

La luminosité a été mesurée en un ou plusieurs points de chaque essaim, Il nous a paru intéressant de connaître la répartition des intensités suivant la direction de l'espace. Pour cela à partir d'un centre, nous faisons pivoter la cellule du luxmètre et relevons les valeurs indiquées par le galvanomètre suivant l'orientation prise. Dans les graphiques illustrant nos résultats, le centre correspond à la place de la cellule, les vecteurs partant de ce point indiquent la direction et, par leur longueur, la valeur de l'intensité lumineuse. En réunissant leurs extrémités, nous obtenons une figure caractéristique de la luminosité de la station au moment de l'observation (Fig. 3).

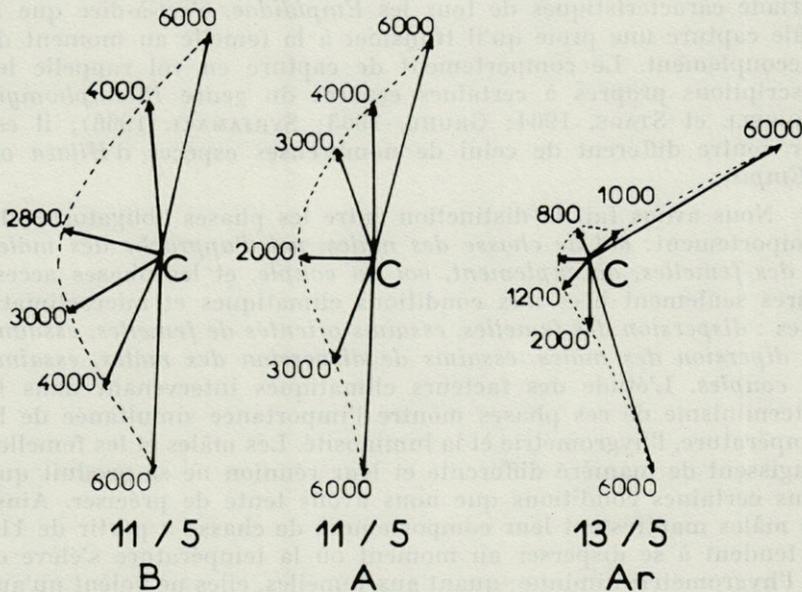


FIG. 3. — Mesures de luminosité au niveau des « *essaims de dispersion* » à la station de la Musse. A. B. Ar. : localisation des essaims, voir fig. 2.
Conditions de température et d'hygrométrie : B : T° 15°5, hyg. 70 % ;
A : T° 15°5, hyg. 70 % ; Ar : T° 21°5, hyg. 50 %.

Les valeurs maximales sont dans la direction du soleil, et dépassent 6 000 lux, mais l'intensité réfléchie par les nombreux écrans, arbres, talus, buissons paraît la plus significative. Au niveau où sont observés les accouplements, le minimum est le plus souvent voisin de 2 600 lux, mais il peut s'abaisser à 600 et même 400 lux. L'influence paraît accentuée ou diminuée suivant les conditions de température et d'hygrométrie. C'est, en effet, lorsque l'hygrométrie est faible et la température élevée que les essais sont localisés aux zones abritées des rayons solaires directs, alors qu'ils envahissent les zones plus exposées en cas d'hygrométrie plus forte et de température moyenne; c'est le cas des femelles dispersées ou des essais de dispersion des mâles.

CONCLUSION

Megacyttarus crassirostris présente les comportements de pariade caractéristiques de tous les *Empididae*, c'est-à-dire que le mâle capture une proie qu'il transmet à la femelle au moment de l'accouplement. Le comportement de capture en vol rappelle les descriptions propres à certaines espèces du genre *Rhamphomyia* (POWELL et STAGE, 1964; GRUHL, 1963; SYRJAMAKI, 1966); il est par contre différent de celui de nombreuses espèces d'*Hilara* ou d'*Empis*.

Nous avons fait la distinction entre les phases obligatoires du comportement: *vol de chasse des mâles*, *vol d'approche des mâles et des femelles*, *accouplement*, *vol du couple*, et les phases accessoires seulement liées aux conditions climatiques et microclimatiques: *dispersion des femelles*, *essais orientés de femelles*, *essais de dispersion des mâles*, *essais de dispersion des mâles*, *essais de couples*. L'étude des facteurs climatiques intervenant dans le déterminisme de ces phases montre l'importance simultanée de la température, l'hygrométrie et la luminosité. Les mâles et les femelles réagissent de manière différente et leur réunion ne se produit que dans certaines conditions que nous avons tenté de préciser. Ainsi les mâles manifestent leur comportement de chasse à partir de 11° et tendent à se disperser au moment où la température s'élève et où l'hygrométrie diminue; quant aux femelles, elles ne volent qu'au-dessus de 13° et la hauteur à laquelle elles se trouvent est fonction de la température; la nature de leurs rassemblements dépend alors des caractéristiques topographiques de la station dans laquelle la localisation des essais orientés est en outre définie et immuable.

La figure 4 réunit et met en parallèle les formes de comportements observées dans chacune des deux stations de la Musse et de Lassy. La différence tient au fait que l'essaim orienté de femelles est situé à 3 m environ à Lassy et à 5 m à la Musse.

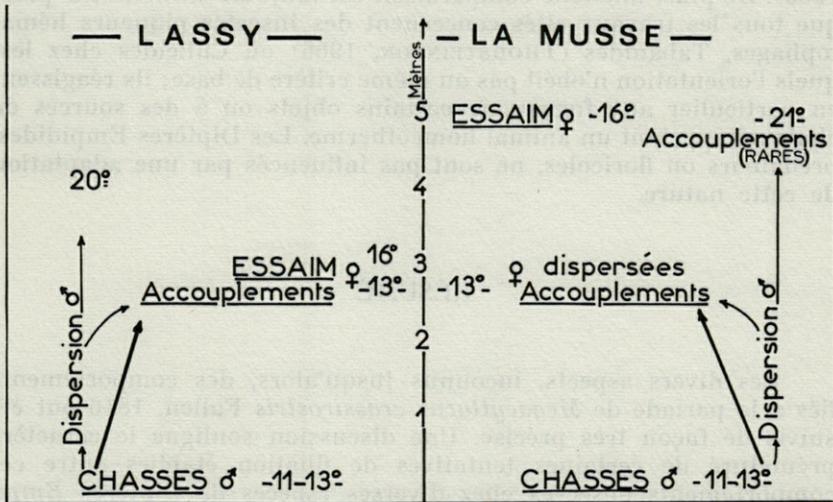


FIG. 4. — Comparaison des phénomènes observés dans les deux stations de Lassy et de la Musse.

Nous avons montré que les pariades se produisent dans toutes les circonstances qui amènent les mâles au contact des femelles. Ces circonstances peuvent être classées en deux types principaux : le premier correspond à la réponse active des mâles et des femelles à certains facteurs du milieu, température, hygrométrie, luminosité; le deuxième est passif puisqu'il s'agit de la concentration des Insectes en un biotope par une cause mécanique, en particulier le vent. Cette manière d'interpréter nos observations nous entraîne à exclure du comportement de pariade les différents types d'essaims décrits, en particulier les essaims de dispersion des mâles, les vols dispersés ou orientés de femelles qui ne sont que des réponses des Insectes à une somme de stimuli du milieu externe.

Nous avons tenté de montrer l'influence de facteurs topographiques et microclimatiques sur les diverses phases du comportement naturel de *Megacyttarus crassirostris*. Des travaux menés de façon analogue chez d'autres Diptères ont également montré l'importance d'une étude écologique de ce type. Cependant les facteurs dominants sont parfois d'ordre différent; ainsi les « Swarming-flights » des mâles de nombreux Diptères Nématocères sont comparables aux « essaims de dispersion » des mâles de *M. crassirostris*

par leur sex-ratio et l'orientation du vol de chaque individu; toutefois, ces derniers ne semblent pas exiger un repère particulier au sol, alors qu'un « Swarm-marker » est nécessaire à la formation de ce genre d'essaim chez les Nématocères (DOWN, 1964; SYRJAMAKI, 1966). De plus, une telle comparaison est toujours difficile car presque tous les travaux cités concernent des Insectes piqueurs hématophages, Tabanides (THORSTEINTON, 1966) ou Culicides chez lesquels l'orientation n'obéit pas au même critère de base; ils réagissent en particulier aux formes de certains objets ou à des sources de chaleur rappelant un animal homéotherme. Les Diptères Empidides, prédateurs ou floricoles, ne sont pas influencés par une adaptation de cette nature.

RÉSUMÉ

Les divers aspects, inconnus jusqu'alors, des comportements liés à la pariade de *Megacyttarus crassirostris* Fallen, 1816 ont été suivis de façon très précise. Une discussion souligne le caractère prématuré de certaines tentatives de filiation établies entre ces comportements observés chez diverses espèces de Diptères *Empidinae*.

La suite du travail prouve l'influence des conditions topographiques et microclimatiques sur les phases décrites. A la suite de nos observations ces phases peuvent être distinguées par leur importance : certaines sont « obligatoires », d'autres sont « accessoires » et disparaissent quand certaines conditions ne sont pas réunies.

Un tableau récapitulatif résume l'influence des différents facteurs définis de façon comparative dans deux stations très différentes.

SUMMARY

The up to now unknown aspects of *Megacyttarus crassirostris* Fallen, 1816 behaviour connected to pairing have been followed in a very precise way. The premature character of some attempt of filiation established between the behaviour observed in different species of Diptere *Empidinae* has been emphasized in a discussion.

The influence of microclimatic and topographic conditions of the described phases is shown in the pursuit of the work. After our observations these phases may be characterized according to

their importance : some are "obligatory" others are "accessory" and disappear when certain conditions are not brought together.

The influence of the different factors determined in a comparative way in two very different stations has been summarized in a recapitulative table.

ZUSAMMENFASSUNG

Mit der Balz von *Megacyttarus crassirostris* Fallen, 1816 in Verbindung stehende Verhaltensformen werden genau untersucht.

Die verfrühte Auslegung der Abstammung einiger diever Verhaltensformen bei verschiedenen Empidinen Zweiflügler wird unterstrichen.

Der Einfluss der topografischen- und mikroklimatischen Verhältnissen auf die Phasen dieses Verhaltens wird bewiesen. Es können « obligatorische » und « untergeordnete » Phasen unterschieden werden.

Die Letzten unterbleiben wenn die notwendigen Bedingungen nicht eintreffen.

Eine zusammenfassende Tabelle unterstreicht den Einfluss der verschiedenen Faktoren in zwei grundverschiedenen Stationen.

BIBLIOGRAPHIE

- ALDRICH, J.M. et L.A. TURLEY, 1899. A balloon making fly. *American Naturalist*, 33 : 809-812.
- CARAYON, M.J., 1964. Un cas d'offrande nuptiale chez les Hétéroptères. *C.R. Acad. Sc.*, 259 : 4815.
- CHAUVIN, R., 1965. Progrès récents de l'écologie des Insectes, spécialement dans ses rapports avec l'éthologie. *Ann. Biol.*, 4 : 585-626.
- COLLIN, J.E., 1961. British flies *Empididae*. *University Press Cambridge*, 6 : 1-782.
- CRANE, A.E., 1961. A study of the habits of *Rhamphomyia scutellaris* Coquillet (*Diptera* : *Empididae*). *Wasmann J. Biol., U.S.A.*, 19 : 247-263.
- DOWNES, J.A., 1955. Observations on the swarming flight and mating of *Culicoides* (*Diptera* *Ceratopogonidae*). *Trans. r. Ent. Soc. London*, 106 : 213-236.
- ELTRINGHAM, H., 1927. On the production of silk by species of the genus *Hilara* Meig. (*Diptera*). *Proc. roy. Soc. (B)*, 102 : 327-334.

- ENGEL, E.O. et R. FREY, 1956. 28 *Empididae*. In : LINDNER : Die Fliegen der palaearktischen Region, Bd IV. Stuttgart : 1-639.
- GRUHL, H., 1963. Sind Tänze von Weibchen bei *Empis* und *Rhamphomyia* (*Diptera*) an gewisse Sonder-merkmale gebunden. *Mitt. Deutsch. Ent. Ges.* Berlin, 22 : 88-96.
- HAMM, A.H., 1927. On the epigamic behaviour of *Hilara maura* Fab. and two allied species. *Proc. Roy. Soc. (B)*, 102 : 334-338.
- HAMM, A.H., 1928. Further observations on the *Empidinae*. *Ent. Mon. Mag.*, 45 : 157-162.
- KESSEL, E.L., 1955. The mating activities of balloon flies. *Systematic Zoology*, 4 : 97-104.
- MERCIER, L., 1915. Caractère sexuel secondaire chez les Panorpes. Le rôle des glandes salivaires des mâles. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 55 : 1-15.
- OSTEN-SACKEN, C.R., 1877. A singular habit of *Hilara*. *Ent. Mon. Mag.*, 14 : 126-127.
- POULTON, E.B., 1906. *Empididae* and their prey in relation to courtship. *Ent. Mon. Mag.*, 49 : 177-180.
- POWELL, J.A. et G.I. STAGE, 1962. Prey selection by robberflies of the genus *Stenopogon*, with particular observations on *S. engelhardti* Bromley (*Diptera* : *Asilidae*).
- SÉGUY, E., 1958. Ordre des Diptères. In *Traité de Zoologie*, P.P. GRASSÉ, 10 : 449-745.
- SYRJAMAKI, J., 1966. Dusk swarming of *Chironomus pseudothummi* Strenzke (Dipt. : *Chironomidae*). *Ann. Zool. fenn.*, 3 : 20-28.
- THORSTEINSON, A.J., G.K. BRACKEN et W. TOSTSWARK, 1966. The orientation behaviour of horse flies and deer flies (*Tabanidae* : *Diptera*). *Canad. J. Zool.*, 44 : 275-79.
- TUOMIKOSKI, R., 1939. Beobachtungen über das Schwärmen und die Kopulation einiger *Empididen* (Dipt.). *Ann. Ent. fenn.*, 5 : 1-30.
- TREHEN, P., 1965. A propos de l'offrande nuptiale chez *Hilara maura* Fab. et *Hilara pilosa* Zett. (Insectes Diptères *Empididae*). *C.R. Acad. Sc.*, 260 : 2603.
- TREHEN, P., 1966. Diptères Empidides de l'Ouest de la France. *Cah. Nat.*, *Bull. N.P.*, 22.

Reçu le 6 février 1968.

**EUPROCTUS MONTANUS (SAVI, 1838),
AMPHIBIEN URODÈLE ENDÉMIQUE DE CORSE,
HÔTE NOUVEAU POUR UN ACANTHOCÉPHALE
ET UN TRÉMATODE DIGÈNE**

par Claude COMBES et Louis-Philippe KNOEPFFLER
Collège Scientifique Universitaire, 66-Perpignan
Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer

L'Amphibien Urodèle *Euproctus montanus* (SAVI, 1838) est abondant dans les ruisseaux de l'île de Corse, dont il est une espèce endémique (voir Goux, 1953, 1955). Nous avons examiné, au point de vue parasitologique, 60 exemplaires provenant de la forêt d'Aitone (N-O de l'île). Ces animaux abritaient, outre le Monogène *Euzetrema knoepffleri* (voir COMBES, 1965, 1966), un Acanthocéphale et un Trématode Digène.

Les Acanthocéphales recueillis appartiennent, par l'ensemble de leurs caractères, au genre *Acanthocephalus* Koelreuther, 1771. Ils peuvent être rapprochés des espèces *Acanthocephalus ranae* (SCHRANK, 1788) et *Acanthocephalus falcatus* (FRÖHLICH, 1789) qui ont été bien distingués morphologiquement par GRABDA-KAZUBSKA (1962).

GRABDA-KAZUBSKA, d'après une série de statistiques portant sur 95 mâles et 108 femelles d'*A. ranae* et sur 47 mâles et 49 femelles d'*A. falcatus*, tous recueillis en Pologne, a mis en évidence chez chacune des espèces la variation de la longueur du corps, du nombre de rangées longitudinales de crochets, du nombre de crochets par rangée et de la longueur des crochets. De cette étude, étayée par une série de diagrammes, il résulte que les deux espèces ne peuvent être confondues à l'échelle de la population. Des caractères accessoires (forme des crochets, angle formé par les crochets et la sur-

face du proboscis, présence d'un cou à la base du proboscis, taille et forme des œufs) permettent de séparer clairement les individus. Expérimentalement, l'auteur démontre en outre que les caractères d'*A. falcatus* (parasite habituel d'Urodèles) ne résultent pas d'une écomorphose d'*A. ranae* (parasite d'Anoures) due au changement d'hôte : une infestation expérimentale de l'Urodèle *Triturus vulgaris* par *A. ranae* a montré que ce parasite y conserve toutes ses caractéristiques morphologiques.

L'examen des caractères discriminatifs envisagés par GRABDA-KAZUBSKA permet d'attribuer sans ambiguïté les parasites de l'Euprocte de Corse à l'espèce *A. falcatus*. Ils présentent notamment les caractères suivants (d'après 8 exemplaires) :

Nombre de rangées longitudinales de crochets :

♂ : 12-13 ♀ : 12-14

Nombre de crochets par rangée longitudinale :

♂ : 6-(7) ♀ : 7-(8)

Si on reporte ces données sur le diagramme de dispersion établi par GRABDA-KAZUBSKA, on constate que tous nos exemplaires se trouvent dans la zone du diagramme correspondant à *A. falcatus* (Fig. 1).

Nous ajouterons que nos exemplaires mesurent de 3,5 à 4,1 mm (mâles) et de 5,7 à 7,6 mm (femelles). Ils ne présentent pas de cou à la base du proboscis, la pointe des crochets est sub-parallèle à la surface du proboscis et la longueur maximale des crochets varie de 52 à 61 μ chez les mâles, de 60 à 65 μ chez les femelles. Tous ces caractères sont en accord avec l'attribution à *A. falcatus*.

Le parasite est présent avec une fréquence de 13 % (8 Euproctes parasités sur 60); chaque hôte livre de 1 à 5 individus, qui habitent la région moyenne de l'intestin.

La découverte d'*A. falcatus* chez *Euproctus montanus* nous paraît intéressante à trois points de vue :

D'une part, elle confirme la vocation de l'espèce comme parasite d'Urodèles : *A. falcatus* était connu jusqu'ici de *Salamandra atra* Laur., de *Triturus alpestris* (Laur.), de *Triturus montandoni* (Boulenger) et très accidentellement (un exemplaire cité par GRABDA-KAZUBSKA) de *Bufo viridis* Laur.

D'autre part, le biotope montagnard des Euproctes que nous avons examinés est tout à fait en accord avec les considérations d'ordre écologique exposées par GRABDA-KAZUBSKA. Cet auteur remarque que *A. falcatus* a été rencontré uniquement dans les

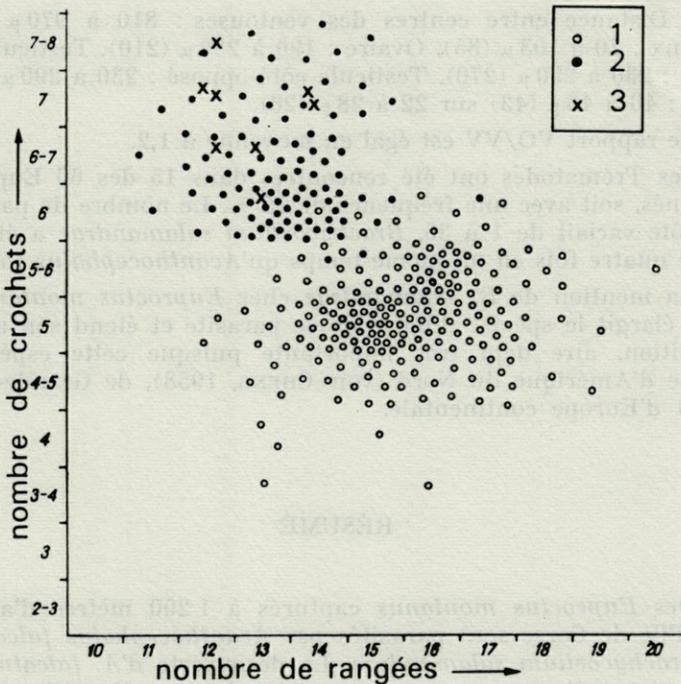


FIG. 1. — Corrélation entre le nombre de rangées longitudinales et le nombre de crochets par rangées chez *A. falcatus* et *A. ranae* (imité de GRABDA-KAZUBSKA, modifié).

- 1 : *A. ranae* (exemplaires de Pologne)
- 2 : *A. falcatus* (exemplaires de Pologne)
- 3 : *A. falcatus* (exemplaires de Corse).

régions montagneuses : Alpes, Carpathes, Alpes dinariques. Or, la forêt d'Aitone, où nous avons capturé les Euproctes, est située à environ 1 200 m d'altitude, dans une région très montagneuse.

Enfin, sur le plan chorologique, il est remarquable que les montagnes de Corse se trouvent dans le prolongement naturel de l'arc montagneux où *A. falcatus* était déjà signalé.

Les Trématodes Digènes recueillis dans le duodénum d'*Euproctus montanus* ne posent aucun problème de détermination. Ils appartiennent à l'espèce *Brachycoelium salamandrae* (FRÖHLICH, 1789), parasite habituel d'Urodèles, mais également d'Anoures.

Nous indiquons les mensurations principales de nos exemplaires, d'après 20 individus à maturité sexuelle, montés en préparations *in toto* (chiffres moyens entre parenthèses) :

Longueur : 3,0 à 3,5 mm (3,2). Largeur : 0,8 à 1,1 mm (1,0).
 Ventouse orale : 250 à 300 μ (280). Ventouse ventrale : 210 à 240 μ .

(230). Distance entre centres des ventouses : 810 à 970 μ (880). Pharynx : 70 à 103 μ (85). Ovaire : 190 à 230 μ (210). Testicule côté ovaire : 230 à 290 μ (270). Testicule côté opposé : 230 à 290 μ (260). Œufs : 40 à 48 μ (43) sur 22 à 28 μ (26).

Le rapport VO/VV est égal en moyenne à 1,2.

Ces Trématodes ont été rencontrés dans 15 des 60 Euproctes examinés, soit avec une fréquence de 25 %. Le nombre de parasites par hôte variait de 1 à 36. *Brachycoelium salamandrae* a été rencontré quatre fois en un même temps qu'*Acanthocephalus falcatus*.

La mention de *B. salamandrae* chez *Euproctus montanus* en Corse élargit le spectre d'hôtes de ce parasite et étend son aire de répartition, aire déjà très importante puisque cette espèce est connue d'Amérique du Nord (voir CHENG, 1958), de Grande-Bretagne et d'Europe continentale.

RÉSUMÉ

Des *Euproctus montanus* capturés à 1 200 mètres d'altitude dans l'île de Corse sont parasités par *Acanthocephalus falcatus* et par *Brachycoelium salamandrae*. La découverte d'*A. falcatus* confirme sa vocation comme parasite d'Amphibiens Urodèles, sa prédilection pour des hôtes vivant dans des biotopes d'altitude, et étend sa distribution géographique dans le prolongement naturel de l'arc montagneux des Alpes et des Karpathes où l'espèce est actuellement connue.

SUMMARY

Euproctus montanus captured at an altitude of 1 200 m meters in the island of Corsica are parasitised by *Acanthocephalus falcatus* and by *Brachycoelium salamandrae*. The discovery of *A. falcatus* confirms its vocation as a parasite of Amphibians Urodeles, its predilection for hosts living in altitude biotopes, and spreads its geographical distribution in the natural extension of the montanous arch of Alps and Karpathes where the species is actually known.

ZUSAMMENFASSUNG

Euproctus montanus aus Korsika (1 200 m. Höhe) beherbergt *Acanthocephalus falcatus* und *Brachycoelium salamandrae*.

Die Entdeckung von *A. falcatus* in dieser Art bestätigt ihre Berufung als Schanzlurchenschmarotzer, ihre Vorliebe für Höhenlagen und erweitert ihre geographische Verbreitung in der Verlängerung des alpinen und karpatischen Bogens aus welchem sie bereits bekannt war.

BIBLIOGRAPHIE

- CHENG, T.C., 1958. Studies on the Trematode Family *Dicrocoeliidae*. I. The Genera *Brachycoelium* (Dujardin, 1845) and *Leptophallus* Luhe, 1909 (*Brachycoeliinae*). *The Amer. Midl. Nat.*, **59** (2) : 67-81.
- COMBES, C., 1965. *Euzetrema knoepffleri* n. gen., n. sp. (*Monogena*), parasite interne d'un Amphibien endémique de Corse. *Ann. Parasitol.*, **40** (4) : 451-457.
- COMBES, C., 1966. Un Monogène nouveau chez un Amphibien endémique de Corse. *First Int. Congr. Parasitol. Rome. Tamburini Edit. Milan* : 534-535.
- GOUX, L., 1953. Contribution à l'étude biogéographique, écologique et biologique de l'Euprocte de Corse [*Euproctus montanus* (Savi)] [*Salamandridae*]. *Vie Milieu*, **6** (1) : 1-36.
- GOUX, L., 1955. Nouvelles observations sur la biogéographie, l'écologie et la biologie de l'Euprocte de Corse, *Euproctus montanus* (Savi) (*Salamandridae*). *Vie Milieu*, **6** (3) : 299-317.
- GRABDA-KAZUBSKA, B., 1962. On the validity of the species *Acanthocephalus falcatus* (Fröhlich, 1789). *Acta Parasitol. Pol.*, **10** (24) : 377-394.

Reçu le 10 juin 1968.

SUR UN CAS MORTEL DE *VIPERA ASPIS* MORDUE À LA TÊTE PAR UNE AUTRE VIPÈRE

par Guy NAULLEAU (C.N.R.S.)

Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences,
42, av. de la Libération, 54-Nancy

Depuis très longtemps les chercheurs ont été préoccupés par le problème de la résistance des Serpents venimeux à l'action de leur propre venin.

Selon FAYER (1872), les Serpents venimeux ne sont pas affectés par leur propre poison; un Cobra peut ainsi se mordre (E.E. GREEN, 1909) ou en mordre un autre sans qu'il y ait de conséquences graves (WADDELL, 1889).

Pourtant NICHOL, DOUGLAS et PECK (1933) ont signalé chez *Crotalus molossus* et *Crotalus atrox* des cas de mort après morsures au corps par le Serpent lui-même ou par un autre de même espèce.

SWANSON (1946) a montré que chez *Crotalus horridus*, le venin n'est généralement pas fatal pour la même espèce sauf pour de fortes doses. Par contre, *Agkistrodon mokeson mokeson* est plus sensible à son venin qu'à celui d'autres Serpents. *Sistrurus catenatus catenatus* serait immunisé contre son propre venin.

Les Vipères sont, elles, beaucoup plus résistantes à leur propre venin. FONTANA (1781) écrit : « Le venin de la Vipère n'en est point un pour son espèce ». Selon DUGÈS (1850) « une Vipère qui s'implante elle-même ses crochets dans la mâchoire inférieure n'en meurt pas ». « Si on oblige des Vipères à se mordre entre elles, ce qu'elles ne font jamais spontanément, il n'en résulte aucun effet morbide » (PHISALIX, 1949). Pour SAINT-GIRONS (1952), la Vipère est immunisée. Selon KAUFMANN (1893) « le venin de la Vipère d'Europe n'exerce aucune action délétère sur le Reptile lui-même, ni les individus de son espèce... Tout Serpent venimeux jouit de l'immunité à l'égard de son propre venin. Si quelques observateurs sont arrivés à des conclusions différentes, c'est que les Serpents mordus sont morts, non par intoxication mais des suites des blessures mécaniques faites par les dents ».

C. PHISALIX (1903) a étudié l'immunité naturelle des Vipères et des Couleuvres. Il a effectué des injections de venin dissous dans de l'eau salée à 1 % dans la cavité péritonéale. L'auteur ne précise pas le poids des Serpents utilisés. Jusqu'à 40 mg, aucun symptôme ne se manifeste. Des doses de 45 à 60 mg entraînent des symptômes temporaires pouvant durer 4 à 5 jours. Pour entraîner la mort il faut 100 à 120 mg de venin. La survie est de 20 à 30 heures. Cet auteur a également étudié l'action du venin par contact direct avec le système nerveux. Pour cela, il injecte une solution concentrée de venin (la concentration n'est pas indiquée par l'auteur), par le trou occipital de Couleuvres à Collier. Les doses de 2 à 4 mg entraînent des accidents caractéristiques suivis souvent de mort, parfois après plusieurs jours. PHISALIX en conclut qu' « une Vipère pourrait donc être tuée dans un combat avec une de ses semblables si les crochets venimeux pénétraient dans le crâne; mais, en raison de la dureté des os, cette éventualité doit être, sinon impossible, du moins extrêmement rare ».

De cette revue bibliographique, il ressort que les Vipères possèdent une immunité naturelle importante contre leur venin. Si des cas de mort par morsures sont signalés chez certains Serpents comme les Crotales, nous n'en avons pas relevé d'exemples chez les Vipères.

Chez *Vipera aspis*, nous avons observé de nombreux cas de morsures au cours de combats, à différents endroits de leur corps, voire même à la tête. Une fois seulement, c'est le cas que nous allons décrire, la morsure a entraîné la mort.

CONDITIONS DANS LESQUELLES A EU LIEU LA MORSURE.

Une Souris est présentée à des Vipères en terrarium. Deux d'entre elles s'approchent aussitôt de cette proie et se détendent simultanément pour la mordre. L'une qui pèse 72 g et mesure 59,5 cm saisit l'autre (84,5 g pour 55 cm) à la tête et commence à la déglutir. Il faut souligner que ce comportement de cannibalisme déclenché par la présence d'une proie est assez fréquent. La Vipère saisie par la tête ne peut se dégager malgré tous ses efforts. Pendant une dizaine de minutes, l'autre Vipère déglutit ainsi 5 cm de corps, puis régurgite le Serpent.

RÉACTIONS DE LA VIPÈRE MORDUE.

Cette Vipère présente des symptômes particuliers : la moitié antérieure du corps est inerte, comme paralysée; le Serpent dont la bouche est entr'ouverte respire très faiblement, mais le cœur continue à battre. La moitié postérieure du corps seule remue et

réagit au pincement de la queue. Cet état dure environ 1 heure, après quoi, la partie antérieure du corps de la Vipère récupère peu à peu sa motilité. Toutefois, on observe des anomalies dans sa progression : la Vipère déplace sa partie antérieure d'une façon circulaire en gardant la tête de côté. Elle manifeste ainsi une sorte de tournis. 4 heures après la morsure, la Vipère s'est réanimée, mais le tournis subsiste. Le lendemain matin, 18 heures après la morsure, elle est morte.

EXAMEN ET AUTOPSIE DU CADAVRE.

Extérieurement, nous n'avons remarqué aucune trace de la pénétration des crochets de l'autre Vipère ni enflure. Dès le début de la dissection nous trouvons 2 hématomes sous-cutanés qui indiquent le point d'impact des crochets. L'un au niveau de la mâchoire supérieure, du côté gauche, est assez important et bien visible, l'autre est plus restreint et moins net à la base du crâne (Photo 1).

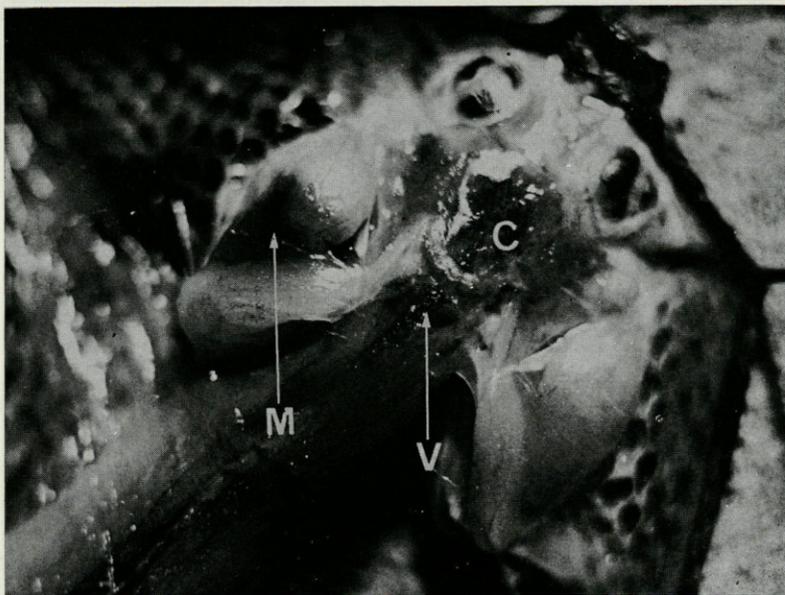


FIG. 1. — Tête de Vipère écorchée montrant les hématomes sous-cutanés (M et V) indiquant la région de pénétration des 2 crochets.

C : Cerveau que l'on aperçoit au travers des os du crâne.

La mise à nu de l'encéphale révèle la présence de 2 hémorragies sur le bulbe rachidien. La plus importante à la base, en regard de

l'hématome; l'autre se trouve à la partie antérieure (Photo 2). Un des crochets a ainsi pénétré entre le crâne et la 1^{re} vertèbre ou entre la 1^{re} et la 2^e vertèbre injectant le venin directement au niveau du système nerveux central. Cette observation est en accord avec les expériences réalisées par C. PHISALIX (1903) sur la Couleuvre à Collier, où le venin est introduit dans la cavité crânienne. Mais cet auteur, dans ce cas, ne semble avoir examiné que les accidents survenus au niveau du cerveau.

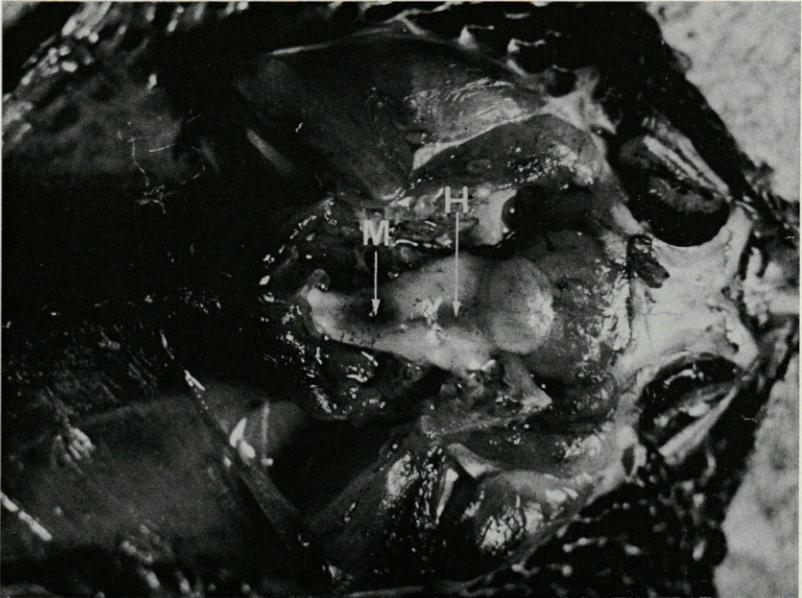


FIG. 2. — Le cerveau de la Vipère a été mis à nu. On peut remarquer 2 hémorragies (M et H) au niveau du bulbe. La plus importante (M) correspond à la région où a été injecté le venin d'un crochet.

L'autopsie générale que nous avons faite sur la Vipère nous a également montré une extravasation assez importante de sang, autour du foie. Cet épanchement de sang a été observé par C. PHISALIX (1903) chez les Vipères et Couleuvres mortes à la suite d'injection intrapéritonéales de venin. Le sang accumulé au niveau du foie est surtout liquide; on peut observer cependant quelques petits caillots (Photo 3). L'importante réserve de graisses contenue dans la cavité générale de la Vipère tuée témoigne du parfait état dans lequel se trouvait cette Vipère.

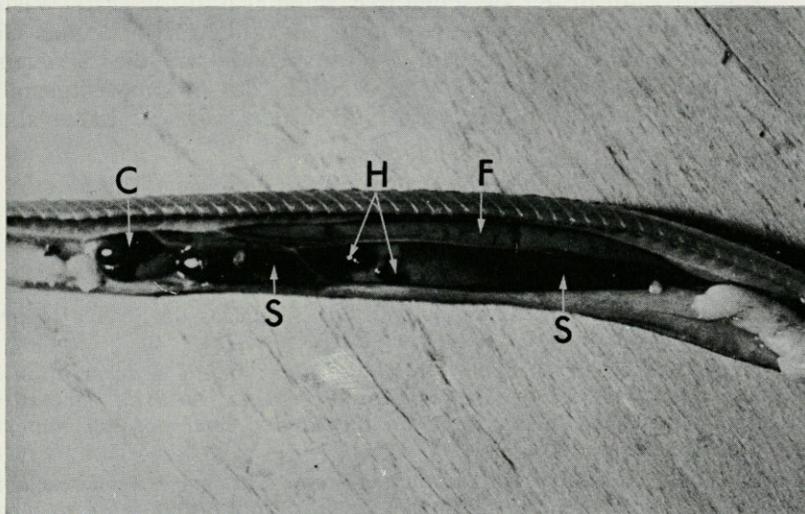


FIG. 3. — Partie de la cavité abdominale. C : Cœur; F : Foie; H : Caillots de sang; S : Extravasation de sang au niveau du foie.

Comme l'ont montré de nombreux auteurs, en particulier C. PHISALIX (1903) l'immunité naturelle de la Vipère est très élevée. Mais lorsque le venin est mis directement au contact du cerveau (PHISALIX, 1903) une faible dose (2 à 4 mg) peut entraîner la mort. Si ceci est facile à réaliser expérimentalement, naturellement, comme dans le cas que nous venons de relater, le fait est très exceptionnel.

RÉSUMÉ

Une Vipère mordue à la tête par une autre est morte 18 h après. L'autopsie révèle qu'un crochet a pénétré entre le crâne et la 1^{re} vertèbre ou entre la 1^{re} et la 2^e vertèbre mettant le venin directement en contact avec le système nerveux. Deux hémorragies ont eu lieu au niveau du bulbe. Une extravasation assez importante de sang est également visible au niveau du foie.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine, durch ein weiteres Exemplar, am Schädel gebissene Aspis Viper, starb achtzehn Stunden nach dem Biss.

Ein Giftzahn drang zwischen den Schädel und die erste Wirbel oder zwischen erste und zweite Wirbel ein und brachte so das Gift in direkte Berührung mit dem Nervensystem, wie die Sezierung ergab. Zwei Blutergüsse wurden in der Höhe des Bulbus festgestellt. Ein dritter reichlicher Bluterguss fand in der Nähe der Leber statt.

BIBLIOGRAPHIE

- DUGÈS, A., 1850. Résumé zoologique sur les 2 Vipères de France (*Vipera aspis* et *Pelias berus*). *Gaz. Méd. Paris* : 720-721.
- FAYRER, J., 1872. *The Thanatophidia of India : being a description of the venomous snakes of the Indian Peninsula; with an account of the influence of their poison on life, and a series of experiments*. London, 156 p.
- FONTANA, F., 1781. *Traité sur le venin de la Vipère, sur les poisons américains, sur le laurier-cerise et sur quelques autres poisons végétaux*. Florence, 2 vol., 1286 p.
- GREEN, E.E., 1909. Action of Cobra venom on its own body. *Spolia Zeylan. Colombo*, 23 : 134.
- KAUFMANN, M., 1893. *Les Vipères de France - Morsures - Traitements*. Paris, Asselin et Houzeau, 180 p.
- NICHOL, A.A., U. DOUGLAS et L. PECK, 1933. On the Immunity of Rattle snakes to their Venom. *Copeia*, 4 : 211-213.
- PHISALIX, C., 1903. Recherches sur l'immunité naturelle des Vipères et des Couleuvres. *C.R. Acad. Sc.*, 137, 4 : 270-272.
- PHISALIX, M., 1922. Animaux venimeux et venins. Paris, 2 vol. : 656 p. et 864 p.
- PHISALIX, M., 1949. *Vipères de France*. Paris, Stock, 228 p.
- SAINT-GIRONS, H., 1952. Ecologie et Ethologie des Vipères de France. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 14, 11^e sér. : 263-343.
- SWANSON, P.L., 1946. Effects of Snake venoms on Snakes. *Copeia*, 4 : 242-249.
- VADDELL, L.A., 1889. Are venomous Snakes auto-toxic ? An inquiry into the effect of Serpent-venom upon Serpents themselves. *Sci. Mem. Med. Officier army of India*, 4 (4) : 47-72.

Reçu le 8 mai 1968.

RECHERCHES SUR LES VARIATIONS ANNUELLES DE LA SPERMATOGENÈSE CHEZ LE *CHAMAELEO PARDALIS* CUVIER DE L'ÎLE DE LA RÉUNION

par Robert BOURGAT
Faculté des Sciences de Tananarive, Madagascar

BUT ET PROCÉDÉ

Dans le cadre de notre étude de la reproduction du *Chamaeleo pardalis* Cuv. de l'île de la Réunion (1) et dans le but de déterminer la période d'activité sexuelle du *C. pardalis* mâle, nous avons prélevé mensuellement les gonades d'individus de tailles voisines et suffisantes pour être certain d'avoir à faire à des adultes. Le matériel fixé au Bouin alcoolique, conservé dans l'alcool à 70° a été simplement coloré à l'Hématéine-Erythrosine.

RÉSULTATS

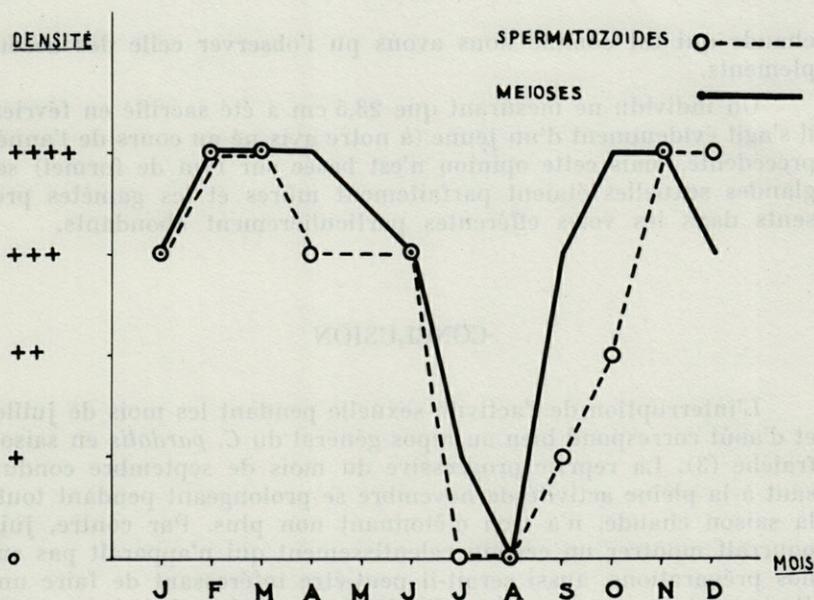
Le tableau ci-dessous rassemble les différents renseignements obtenus. Colonne 1 : dates des prélèvements. Colonne 2 : longueur totale de l'animal sacrifié (les *C. pardalis* peuvent dépasser 40 cm

(1) Voir aussi : Accouplement du *Chamaeleo pardalis* (Cuv., 1829) de l'île de la Réunion. *Rev. Comp. Anim.*, 4^e trim. 68. T. II, p. 78-81, et Comportement de la femelle de *Chamaeleo pardalis* Cuv., 1829 de l'île de la Réunion. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, sous presse.

mais les spécimens mesurant entre 35 et 40 cm sont les plus abondants). Colonne 3 : volume du testicule mesuré par déplacement de liquide, avant l'inclusion, donc après un séjour prolongé dans l'alcool. Colonne 4 : épaisseur de la paroi du tube évaluée d'après le nombre d'assises cellulaires la constituant. Colonne 5 : densité des méïoses. Colonne 6 : abondance des spermatozoïdes libres dans la lumière des tubes. Colonne 7 : importance de la glande interstitielle évaluée en tenant compte à la fois du nombre des cellules interstitielles et de leur volume. Pour rendre compte de ces trois dernières valeurs, le système des croix a été adopté, car bien qu'impliquant un certain degré de subjectivité, il reste d'une utilisation très pratique. Le barème utilisé est le suivant :

0	absent
+	très rare
++	peu abondant
+++	abondant
++++	très abondant
+++++	pullulement.

Date du Prélèvement	Taille (en cm) du <i>C. pardalis</i> sacrifié	Volume en ml du testicule	Épaisseur des tubes	Méïoses	Spermatozoïdes libres	Cellules interstitielles
Col. 1	Col. 2	Col. 3	Col. 4	Col. 5	Col. 6	Col. 7
10 janv. 67	38	0,40	7	+++	+++	+++
12 janv. 65	31		6	+++	++++	++
13 janv. 67	35	0,30	7	+++	+++	++
4 fév. 66	23,5	0,20	9	+++	+++++	++
4 fév. 66	26	0,20	9	++++	++++	+
7 mars 66	41	0,30	10	++++	++++	++
16 avril 66	34	0,28	10	++++	+++	+++
10 juin 66	34	0,18	4	+++	+++	++++
19 juil. 66	37	0,10	2	+	0	++++
4 août 66	36	0,10	3	0	0	++++
24 sept. 66	36	0,20	6	+++	+	+++
27 oct. 66	35	0,30	8	++++	++	+++
3 nov. 66	37	0,20	7	++++	++++	+++
8 déc. 66	36	0,30	8	+++	++++	+++



— Courbe représentative des variations annuelles de la densité des méioses et des spermatozoïdes libres dans les testicules de *Chamaeleo pardalis* Cuv., 1829.

COMMENTAIRES

Précisons tout d'abord que, dans tous les cas, les préparations montrent une évolution parallèle de tous les tubes séminifères d'une même glande, il n'existe aucun échelonnement dans leur activité. Les colonnes 5 et 6, illustrées par le graphique ci-dessus, font ressortir un arrêt total de l'activité sexuelle du *C. pardalis* mâle pendant les mois de juillet et d'août. Ces deux mois correspondent à la saison fraîche, « l'hiver » réunionnais (2); durant cette période on note d'ailleurs une involution de la glande qui se réduit jusqu'au tiers de son volume de saison chaude. En septembre, l'activité mitotique reprend, de sorte que, dès le mois de novembre, les gamètes libres présents dans les tubes sont abondants; ils le resteront jusqu'au mois de juin.

La glande interstitielle présente une régression pendant les mois de janvier, février et mars, c'est-à-dire pendant la saison

(2) Introduction à l'étude écologique du *Chamaeleo pardalis* Cuv., 1829 de l'île de la Réunion. « Vie et Milieu », XVIII, 1976 (1-C) : 221-230.

chaude qui est comme nous avons pu l'observer celle des accouplements.

Un individu ne mesurant que 23,5 cm a été sacrifié en février, il s'agit évidemment d'un jeune (à notre avis né au cours de l'année précédente, mais cette opinion n'est basée sur rien de formel) ses glandes sexuelles étaient parfaitement mûres et les gamètes présents dans les voies efférentes particulièrement abondants.

CONCLUSION

L'interruption de l'activité sexuelle pendant les mois de juillet et d'août correspond bien au repos général du *C. pardalis* en saison fraîche (3). La reprise progressive du mois de septembre conduisant à la pleine activité de novembre se prolongeant pendant toute la saison chaude, n'a rien d'étonnant non plus. Par contre, juin pourrait montrer un certain ralentissement qui n'apparaît pas sur nos préparations, aussi serait-il peut-être intéressant de faire une étude portant sur une série d'individus sacrifiés durant ce mois, afin de voir si l'activité est bien la règle générale, ou le fait d'une exception. De même, l'étude de séries provenant de stations de Madagascar où *C. pardalis* vit aussi : (Nossi-Bé, Maroantsetra, Fort-Dauphin) permettra de vérifier l'influence du climat sur le comportement de l'espèce dans son ensemble.

RÉSUMÉ

L'étude d'une série de testicules prélevés mensuellement, montre un arrêt total de la spermatogenèse du *Chamaeleo pardalis* pendant les mois de juillet et d'août qui correspondent à l'hiver réunionnais. Ce repos sexuel est accompagné d'une involution assez nette de la glande génitale. Dès septembre, l'activité mitotique reprend, de sorte que les spermatozoïdes sont abondants dans les voies efférentes de novembre à juin. Chez le *Chamaeleo pardalis*, les différents tubes séminifères évoluent parallèlement. On note d'autre part une réduction de la glande intersticielle pendant la saison chaude (période d'accouplement). Enfin, les *Chamaeleo pardalis* doivent atteindre très rapidement leur maturité sexuelle.

(3) Etude des variations annuelles de la densité de populations de *Chamaeleo pardalis* Cuv., 1829 dans son biotope de l'île de la Réunion. « Vie et Milieu », XIX (1-C), 1968.

SUMMARY

The study of a monthly sampled range of testes shows a complete stop of spermatogenesis in *Chamaeleo pardalis* during the months of july and august, corresponding to winter in the island of Réunion. This sexual rest is concomitant with a rather neat involution of genital gland.

The mitotic activity starts again from the month of september, and the spermatozoides are abundants in the efferent ducts from november to june. The different seminiferous tubes evolve in a parallel direction in *Chamaeleo pardalis*. Furthermore we note a reduction of the interstitial gland during the qarm season (mating period). The *Chamaeleo pardalis* must rapidly reach their sexual activity.

ZUSAMMENFASSUNG

Die monatliche Entnahme von Hoden bei *Chamaeleo pardalis* zeigt ein totales Stillstehen der Spermatogenesis während der Wintermonate (Insel Reunion : Juli-August). Diese Pause wird von einer deutlichen Verkleinerung der Sexualdrüse begleitet.

Ab September, beginnt die Mitosistätigkeit wieder; die Spermatozoen sind in den Ausfuhrkanälen, von November bis Juli zahlreich. Die Samenführende Gänge verändern sich in paralleler Weise bei *Chamaeleo pardalis*.

Die Interstitielldrüse geht während der warmen Jahreszeit (Paarungszeit) in Grösse zurück. Die Art scheint ihre sexuelle Reife rasch zu erlangen.

Reçu le 5 février 1968.

CENTENAIRE D'EMILE RACOVITZA (1868-1947)

INTRODUCTION

L'année 1968 est marquée par le centenaire de la naissance d'un des grands biologistes de la première moitié du xx^e siècle, Emile RACOVITZA, né à Jassy le 15 novembre 1868.

Les liens de cette haute personnalité Roumaine avec les milieux scientifiques français, son association étroite avec le Laboratoire Arago pendant 20 ans (1900-1920) créent pour ce laboratoire une ardente obligation : celle d'une célébration dans sa revue « Vie et Milieu ».

Le plus bel hommage qui puisse être rendu au grand biologiste Roumain est la publication des allocutions prononcées à Banyuls le samedi 15 mai 1965, à l'occasion de la remise au Laboratoire Arago, du buste en bronze d'Emile RACOVITZA, sculpté par l'un des plus grands Maîtres de l'art roumain GH. D. ANGHEL.

Une lettre du 26 octobre 1964, adressée au Directeur du Laboratoire Arago, par le Professeur Radu CODREANU, Directeur du Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Bucarest, annonçait l'intention du Gouvernement de la République Socialiste de Roumanie de faire don à la France du buste d'Emile RACOVITZA, pour la Faculté des Sciences de Paris et le Laboratoire Arago.

A la suite de lettres échangées entre le Directeur du Laboratoire Arago, le Chargé d'Affaires de l'Ambassade de France à Bucarest et le Conseiller Culturel de l'Ambassade de la République Socialiste de Roumanie, il fut convenu que l'inauguration du buste d'Emile RACOVITZA serait célébrée au Laboratoire Arago, le samedi 15 mai 1965, en présence de son Excellence le Docteur Victor DIMITRIU, Ambassadeur de la République de Roumanie, du Conseiller Culturel de l'Ambassade, du Préfet des Pyrénées-Orientales et du Doyen de la Faculté des Sciences de Paris. La Répu-

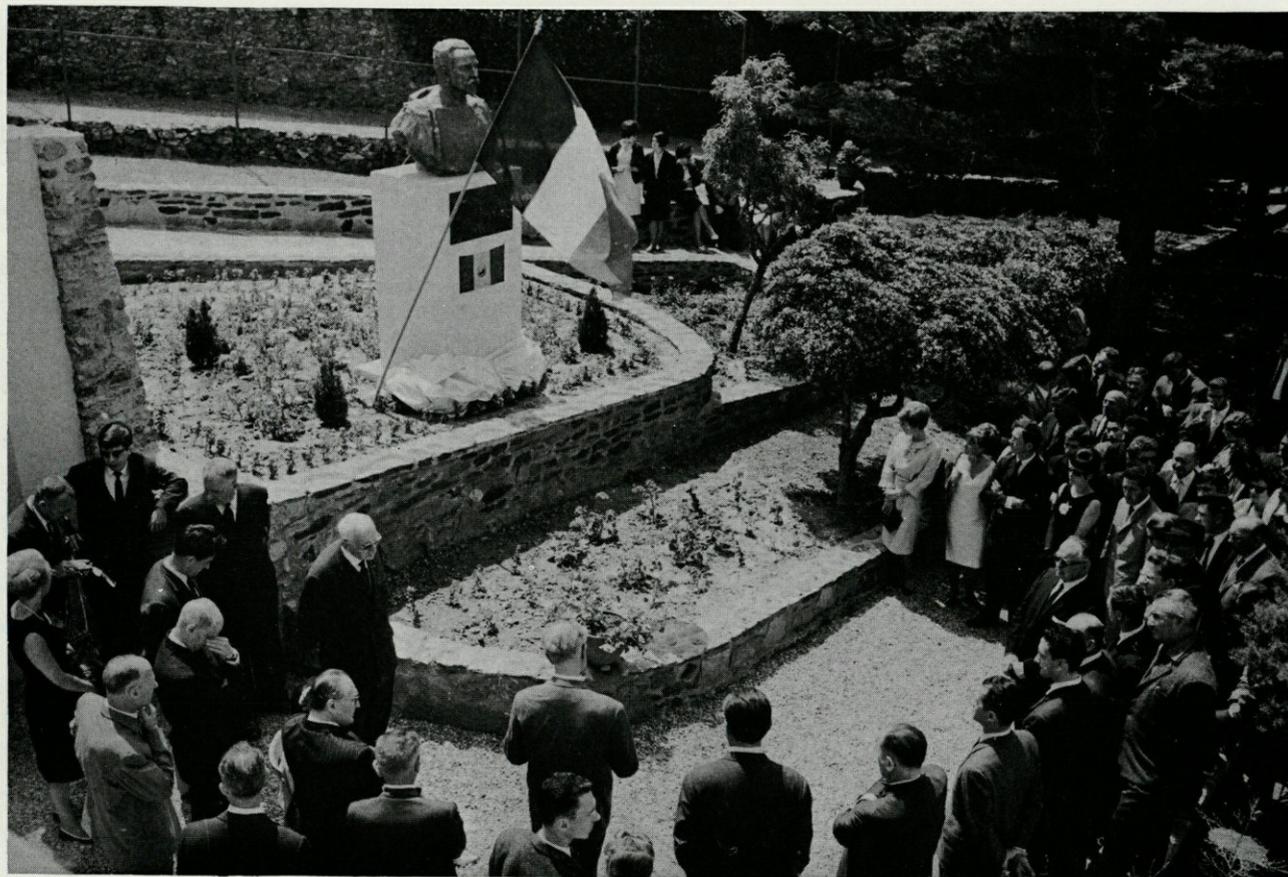


FIG. 1. — Vue générale de la cérémonie d'inauguration du buste de E.G. RACOVITZA, le 15 mai 1965; la statue vient d'être dévoilée.

blique de Roumanie avait prévu l'envoi d'une délégation scientifique au Laboratoire Arago, délégation composée de représentants prestigieux de la Biologie Roumaine contemporaine : le Professeur Radu CODREANU, de l'Université de Bucarest, Membre de l'Académie et le Docteur Traian ORGHIDAN, Directeur de l'Institut de Spéologie « Emile RACOVITZA », de l'Académie de la République Socialiste de Roumanie.

Le buste fut scellé sur un piédestal dans le jardin du Laboratoire Arago, par les soins de Monsieur STYM-POPPER, Architecte en Chef des Monuments Historiques. L'inauguration eut lieu le samedi 15 mai 1965 vers 11 heures, en présence des Personnalités Roumaines suivantes : Son Excellence le Docteur Victor DIMITRIU, Ambassadeur de la République Socialiste de Roumanie et Madame Victor DIMITRIU, Monsieur STAVARUS, Conseiller Culturel de l'Ambassade de la République Socialiste de Roumaine, le Professeur Radu CODREANU, de la Faculté de Biologie de l'Université de Bucarest, avec Madame Margarita CODREANU et le Docteur Traian ORGHIDAN, Directeur de l'Institut de Spéologie « Emile RACOVITZA ».

Le Gouvernement Français et l'Université étaient représentés par Monsieur Pierre DUBOIS, Préfet des Pyrénées-Orientales, par son Chef de Cabinet Monsieur le Sous-Préfet Paul BERNARD, par le Doyen M. ZAMANSKY, de la Faculté des Sciences de Paris et par le Professeur P. DRACH, Directeur du Laboratoire Arago.

L'Académie des Sciences était représentée par le Professeur Albert VANDEL, Membre de l'Institut, Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse, Directeur du Laboratoire souterrain de Moulis.

De nombreuses personnalités du Parlement, de l'Administration et de l'Université honorèrent cette cérémonie de leur présence : Monsieur Gaston PAMS, Sénateur des Pyrénées-Orientales, Monsieur STYM-POPPER, Architecte en Chef des Monuments Historiques, Monsieur CHAZAUD, Conservateur régional des Bâtiments Civils; le Professeur Paul BOUGIS de la Faculté des Sciences de Paris, Directeur-Adjoint de la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer; Mademoiselle CASTELVI de l'Institut des Pêches de Barcelone; le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Directeur du Laboratoire d'Ecologie du Muséum National d'Histoire Naturelle; le Professeur DUBOUL-RAZAVET du Collège Scientifique Universitaire de Perpignan; le Professeur PÈRES de la Faculté des Sciences de Marseille, Directeur de la Station Marine d'Endoume; le Professeur PETIT, Directeur honoraire du Laboratoire Arago; le Professeur RABINOVITCH, Directeur du Collège Scientifique Universitaire de Perpignan; le Professeur Odette TUZET, de la Faculté des Sciences de Montpellier; le Professeur M. VACHON, du Muséum National d'Histoire

Naturelle; tous les membres du Personnel du Laboratoire Arago étaient présents.

Au cours de la cérémonie, la personnalité et l'œuvre d'Emile RACOVITZA furent évoquées par trois hommes qui l'avaient parfaitement connu et dont l'un d'eux, le Professeur CODREANU, avait été formé par lui.

L'allocution du Professeur CODREANU fut consacrée à la biographie et à l'œuvre de RACOVITZA; celle du Professeur ORGHIDAN traita de l'aspect international de l'œuvre du grand Spéléologue et ses relations avec les savants français; le Professeur VANDEL, évoqua plus spécialement les Instituts de Spéléologie, celui fondé à Cluj et Bucarest par RACOVITZA et le laboratoire souterrain de Moulis, créé en France, dans les Pyrénées ariégeoises, par le C.N.R.S. en 1948, laboratoire dont Monsieur VANDEL fut le premier Directeur.

Après l'inauguration du buste, les Personnalités présentes se réunirent pour un déjeuner dans la grande salle-à-manger des Hauts-Lieux de Banyuls.

Ce repas fut placé sous le signe de l'amitié Franco-Roumaine, célébrée sous ses divers aspects par de courtes allocutions de Son Excellence le Docteur Victor DIMITRIU, Ambassadeur, du Doyen de la Faculté des Sciences de Paris et du Directeur du Laboratoire Arago. Ce dernier évoqua le souvenir de personnalités qui, dans des domaines variés, furent les pionniers de cette amitié : Georges ENESCO, dans le domaine musical, le sculpteur ANGHEL, dans le domaine des Beaux-Arts et, bien entendu, celle du savant dont la personnalité domina toute cette journée : Emile RACOVITZA.

**ALLOCUTION DU PROFESSEUR RADU CODREANU,
FACULTÉ DE BIOLOGIE, UNIVERSITÉ DE BUCAREST
MEMBRE DE L'ACADÉMIE
DE LA RÉPUBLIQUE SOCIALISTE DE ROUMANIE**

Monsieur le Préfet, Monsieur le Doyen, Monsieur le Maire,
Monsieur le Directeur, Mesdames, Mesdemoiselles, Messieurs,
Chers Collègues et Amis,

En ma double qualité d'ancien assistant du Professeur RACOVITZA et d'hôte de longue date des laboratoires et des savants français, permettez-moi tout d'abord de vous dire la grande joie que je ressens à nous trouver réunis ici pour célébrer la mémoire de celui qui m'a toujours apparu comme le symbole le plus pur de l'amitié profonde unissant la Roumanie à la France.

En effet, dans le développement presque deux fois centenaire des relations spirituelles franco-roumaines, la personnalité puissante d'Emile RACOVITZA (1868-1947) marque une étape particulièrement féconde et brillante. Pendant plus de 30 ans, son activité a été intimement liée à cette période florissante de la Zoologie française, dirigée vers l'étude de la mer, par la magnifique école de l'ardent et prestigieux apôtre que fut Henri de LACAZE-DUTHIERS, fondateur des Stations de Roscoff et de Banyuls et des « Archives de Zoologie expérimentale et générale ». Dans l'ambiance enthousiaste et fraternelle de ces laboratoires, RACOVITZA se voue avec une noble conviction à l'exploration et à la recherche; il restera constamment fidèle à l'idéal de collaboration scientifique internationale, et y apportera la riche moisson d'une œuvre complexe, variée et puissamment originale.

Ce n'était pas seulement un savant, mais un homme universellement doué, ayant le sens de l'organisation, et alliant le travail

à l'humour, il savait entraîner les autres, leur inspirer confiance et sympathie. Profondément humaine, toute son existence a été celle d'un destin hors série. Né le 15 novembre 1868 à Jassy, d'une famille moldave, dont les ancêtres avaient régné dans les deux principautés roumaines, son enfance fut tendrement guidée par sa mère, excellente cantatrice, et par son père, juriste éclairé, qui participa à la fondation du célèbre cénacle littéraire de « Junimea ». C'est ce qui explique qu'il eut pour instituteur le génial conteur roumain Ion CREANGA, que plus tard, lors de ses études à Paris, le grand poète, Vasile ALEXANDRI, qui y était Ministre plénipotentiaire, suppléa à l'absence de ses parents, et que l'olympien critique, Titu MAIORESCO, s'efforça de le détourner du socialisme. Obéissant aux exigences paternelles, le jeune RACOVITZA ne met pas plus de deux ans à passer sa licence en Droit (1889), fréquente en même temps l'Ecole d'Anthropologie, où il est spécialement attiré par MANOUVRIER, et à l'automne de la même année, il s'inscrit aux Sciences Naturelles, à la Sorbonne. C'était là sa véritable vocation, à laquelle l'avaient préparé les suggestives leçons du réputé géologue Gr. COBALCESCO, son inoubliable maître au lycée « Institutele-Unite » de Jassy, d'où allaient s'affirmer également dans la Zoologie, ses deux bons amis et collègues de classe, D. VOINOV et Gr. ANTIPA.

Ses parents viennent habiter avec lui un appartement sur le boulevard Saint-Germain, au-dessus du théâtre de Cluny. Leur étroite surveillance ne l'empêche pas d'adhérer au parti socialiste français et d'apposer sa signature sur la résolution du Congrès de la deuxième Internationale, proclamant le premier mai comme fête de la solidarité universelle du travail (1889). Avec ses camarades, il constitue un cercle pour l'étude méthodique des rapports entre l'évolution et le marxisme, mais la Faculté l'absorbe de plus en plus, par l'enseignement de ses illustres Maîtres, H. de LACAZE-DUTHIERS, Y. DELAGE et G. PRUVOT. Laissons la parole à RACOVITZA lui-même, qui les a magistralement évoqués à l'occasion du cinquantenaire du Laboratoire Arago (1937, p. 57) :

« Les bizuths en sciences naturelles de l'année 1889 prirent le contact avec leur spécialité en vieille Sorbonne, dans les locaux aménagés à travers la file de maisons étroites que des vicissitudes séculaires avaient rendues bancales et qui formaient une très irrégulière rangée le long de la rue Saint-Jacques... LACAZE avait alors près de 70 ans, il portait sur un corps déjà affaissé sa belle tête de mousquetaire, si expressive et si merveilleusement rendue par l'illustre sculpteur BENLLIURE; de son attitude et de sa physionomie mobile émanait une vitalité vigoureuse qui imposait.

« Très vif, impressionnable, souvent même impétueux, tout en LACAZE contrastait avec l'aspect de son maître de conférences, PRUVOT, géant aux gestes mesurés, qu'aucun événement ou danger ne semblait

« émouvoir. J'ai vu PRUVOT à l'épreuve dans un incendie; je l'ai vu
« souvent au milieu de mauvais coups de temps, si fréquents dans le
« Golfe du Lion, sans que son calme imperturbable ait été le moins du
« monde ébranlé et sans qu'autrement que d'habitude résonnât sa bonne
« grosse voix et son rire bruyant. D'ailleurs, c'est avec le même calme
« qu'il affrontait les terribles orages de notre patron.

« LACAZE-DUTHIERS était un véritable maître. Il savait choisir et
« encourager ses élèves, il savait leur inculquer la sévère discipline de
« l'ordre dans les recherches, de la rigueur dans l'observation et l'expé-
« rience, qu'il conseillait de répéter avant de conclure.

« Par contre, jamais il n'a essayé d'imposer aux élèves ses opinions
« ou ses vues théoriques. Il suffit, pour le prouver, de mentionner le
« fait que LACAZE n'était pas transformiste et que tous ses élèves l'étaient.

« L'influence de LACAZE, en tant que chef d'école scientifique, se
« manifesta donc par une méthode et non par une doctrine.

« PRUVOT, comme chef du Laboratoire Arago et du Laboratoire
« d'Anatomie comparée de la Sorbonne, fut le sectateur fidèle des tra-
« ditions lacaziennes. Devant son affabilité, sa bienveillance et sa tolé-
« rance intégrale, toutes les inimitiés anciennes disparurent. »

Reçu premier à la licence ès sciences naturelles en 1891, RACOVITZA semble s'intéresser à la géologie, en publiant des comptes-rendus sur les Balkans dans « l'Annuaire Géologique universel » (1891-1893); mais il renonce vite à une thèse sur les Ammonites sous la direction de MUNIER-CHALMAS, pour se consacrer définitivement aux recherches zoologiques. Son amitié avec PRUVOT y a été certainement décisive, et elle s'est surtout affermie pendant différentes vacances passées ensemble à Banyuls et à Roscoff, suivant les témoignages de leur inséparable compagnon, Jules GUIART (1937, p. 65, 1948, p. 3). Mais voici le vivant récit de RACOVITZA lui-même à ce sujet (1937, p. 38) :

« Mes premiers souvenirs de Banyuls datent de 1891. Le 26 mars,
« à la gare de Lyon, à l'ancienne, car le palais actuel n'existait pas en
« ces temps fabuleux, une bande indisciplinée et bruyante envahit plu-
« sieurs compartiments de troisième du train qui, avec une lenteur pru-
« dente, menait en trente-six heures à travers la France centrale, les
« explorateurs hardis en Roussillon... Cette bande joyeuse était formée
« par les participants de la première excursion de Pâques, organisée
« par le Laboratoire Arago. Sous la direction du grand chef, LACAZE-
« DUTHIERS, des illustres Maîtres FLAHAULT et DEPÉRET, de PRUVOT,
« maître de conférences, de PROUHO et de GUITEL, préparateurs, les
« excursionnistes parcoururent les montagnes pittoresques du Roussillon,
« sa mer azurée, les féériques régions voisines de l'Espagne, dans l'en-
« chantement de connaître ce beau pays et de pouvoir étudier, comme
« naturalistes débutants, une flore et une faune toutes nouvelles pour
« eux.

Et RACOVITZA ajoute (1937, p. 41) :

« L'étude océanographique et faunistique de ces côtes fut com-
« mencée modestement, avec la barque à voile, le LACAZE-DUTHIERS, par

« PRUVOT et par moi-même. Comme les navigateurs antiques dans leurs
« fameux périple, nous hissions la grande voile quand l'aurore aux
« doigts de rose illuminait l'horizon marin, pour profiter de la brise
« de terre et nous livrer, au large, à la pêche et aux sondages; puis l'on
« attendait patiemment qu'Eole voulût bien tourner sa bouche puissante
« du côté opposé, pour nous souffler cette brise du large que depuis
« des millénaires il octroie, généreusement et régulièrement en été,
« aux méditerranéens aimés des dieux. Et à peine la lune dorée appa-
« raissait-elle au-dessus des crêtes de la chaîne catalane, que nous
« accostions sur le sable fin garnissant le fond des criques, des calan-
« ques, même des simples anfractuosités bien cachées et abritées,
« connues seulement d'amis à nous, hardis et sympathiques pêcheurs,
« et, je crois, quelque peu contrebandiers.

« Autour des restes d'un feu sur lequel avait cuit l'odorante bouilla-
« baisse, ou l'arros à la valenciana à juste titre fameux, humant le vin
« généreux, à la régala, dans les gourdes en peau de bouc, nous écou-
« tions les chœurs populaires à voix alternantes, si magnifiques, de
« nos amis les pêcheurs catalans, jusque tard dans la nuit.

« C'est ainsi que j'ai appris à connaître la mer et sa faune, la navi-
« gation et les marins, c'est ainsi que j'ai appris à aimer la Méditer-
« ranée bleue et ce peuple de la mer azurée, aux ancêtres duquel
« l'humanité doit, non seulement les premières et les plus difficiles
« étapes de sa civilisation, mais aussi ce qu'aujourd'hui encore elle a
« de plus beau parmi les éternelles beautés qui font l'enchantement de
« la vie ».

RACOVITZA s'attache à l'étude des Polychètes et de l'accouple-
ment des Céphalopodes, et ses premières Notes publiées en 1893
et 1894, le mènent en 1896, à la soutenance de sa remarquable
thèse sur « Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Poly-
chètes ». C'est la première période de son activité scientifique, où
il révèle déjà ses deux tendances maîtresses : l'orientation *écolog-
ique* et la conception *historique*, appliquée à la compréhension
des formes vivantes. Fraternellement lié à G. PRUVOT, ils animè-
rent une bien sympathique confrérie scientifique, se réunissant
fréquemment au restaurant Boulant du boulevard Saint-Michel, et
que RACOVITZA avait baptisée « l'Académie Sarah » d'après le nom
de la serveuse qui soignait leurs repas. Les habitués y étaient
nombreux et de marque, tant de France que de l'étranger : GUIART,
PORTIER, JOUBIN, DUBOSCQ, THÉLOHAN, LABBÉ, CUÉNOT, RICHARD,
TOPSENT, HÉROUARD, RADAIS, GABRIEL BERTRAND, HAUG, ANTHONY,
ODON DE BUEN, MINCHIN, HAVILAND, FIELD, YUNG, J. CANTACUZÈNE,
D. HURMUZESCO, ST. IRIMESCO, etc.

A peine rentré en Roumanie pour faire son service militaire,
RACOVITZA est appelé, sur la proposition de LACAZE-DUTHIERS à
Ed. van BENEDEN, à s'embarquer sur le baleinier « Belgica », comme
naturaliste de l'Expédition Antarctique Belge, commandée par

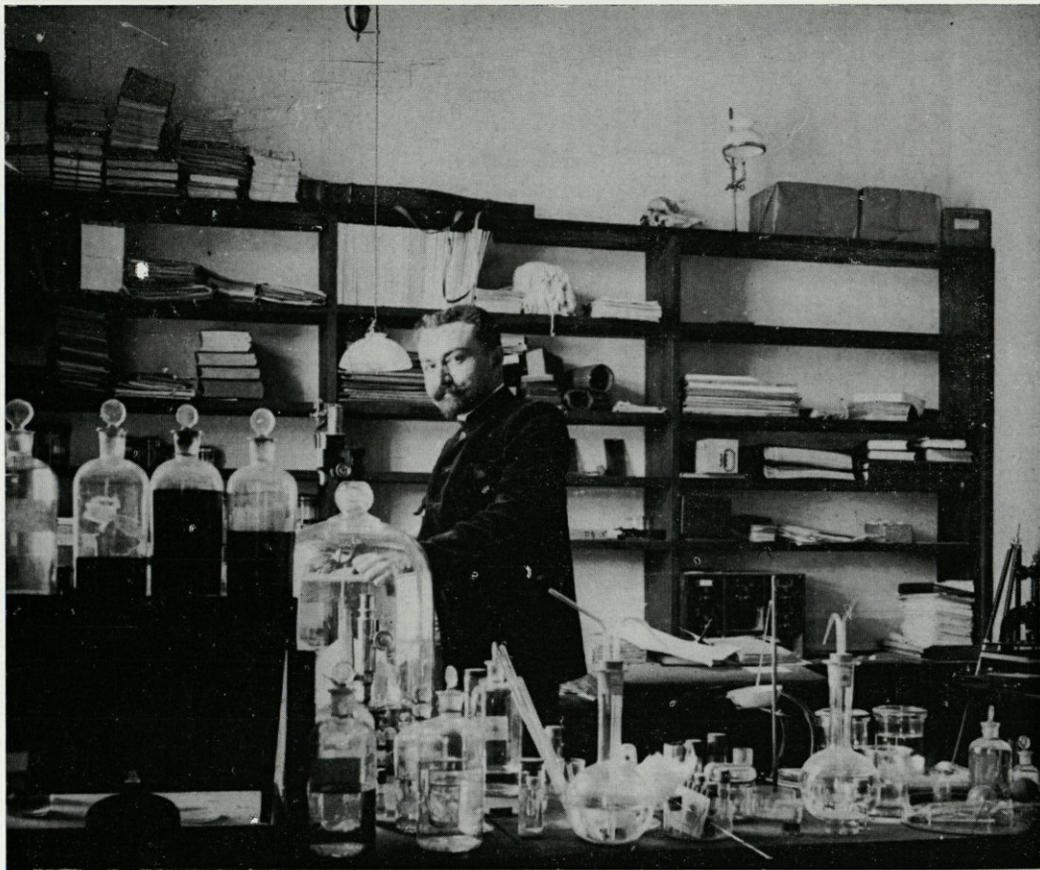


FIG. 2. — E. RACOVITZA, Sous-Directeur du Laboratoire Arago, dans son cabinet de travail, vers 1904.

Adrien de GERLACHE de GOMÉRY et ayant Roald AMUNDSEN dans l'équipage.

La Société Zoologique de France, dont il était membre depuis 1893, délègua HÉROUARD et GUIART pour conduire les explorateurs à leur départ d'Anvers, le 16 août 1897. Ils n'y seront de retour que le 18 novembre 1899, après 14 mois et demi de silence absolu, pendant lesquels on les croyait perdus corps et biens, et que la « Belgica » enserrée dans la banquise, luttait contre les ravages de la terrible nuit polaire. Maintenant, que les campagnes antarctiques sont devenues courantes, on oublie trop facilement l'importance fondamentale de l'expédition belge, qui fut la première à rapporter un *cycle annuel complet* de données scientifiques, à cette époque reculée, privée des secours de la radio, de l'avion et des vitamines, ce que souligne pleinement l'héroïsme des participants. Tous les chroniqueurs de la « Belgica » vantent l'optimisme invincible et stimulant de RACOVITZA, qui ramasse d'énormes matériaux zoologiques et botaniques, publiés ultérieurement dans une soixantaine de volumes in-4° par des spécialistes notoires; mais il attrape également un ulcère duodénal, qui ne le lâchera jamais. Sa rentrée triomphale, assaillie par les reporters, est suivie d'une série de mémorables conférences en Belgique, en France et en Roumanie, dont la plus retentissante fut celle donnée à l'Assemblée Générale de la Société Zoologique, en 1900 à la Sorbonne, où il fit preuve d'une remarquable sensibilité littéraire à évoquer les merveilles et les terreurs de la nature polaire. Son étude sur les Cétacés, parue plus tard (1903), a fourni les bases modernes de l'écologie de ces géants de la haute mer.

L'année 1900 attache d'avantage RACOVITZA à Banyuls, car LACAZE-DUTHIERS, prévoyant sa fin, lui confie par testament, ainsi qu'à PRUVOT, la direction des « Archives de Zoologie » et le fait nommer sous-directeur du Laboratoire Arago, dépendant de la chaire d'Anatomie comparée à la Sorbonne, dont son grand ami devint titulaire. Ayant épousé une française, M^{lle} Hélène BOUCARD, il achète à Banyuls une villa, « Les Mimosas », où il va élever ses trois fils, René, Jean et André, dont le cadet est devenu un mycologue de valeur. Les deux amis unissent leurs efforts pour garantir l'essor du précieux héritage de LACAZE-DUTHIERS, et rien ne me semble plus éloquent à cet égard, que les paroles suivantes du Professeur O. DUBOSCQ, qui leur avait succédé (1937, p. 28, 29) :

« Si le Laboratoire Arago devint un centre important de recherches zoologiques, ce fut surtout par l'action de PRUVOT et de RACOVITZA et par leurs recherches... Très vite, il n'y eut plus un patron et un élève, un directeur et un sous-directeur. C'étaient deux maîtres, qu'une profonde amitié rendait inséparables, deux frères qui vivaient pour une cause commune, dirigeaient ensemble, sacrifiant leur temps



FIG. 3. — E. RACOVITZA, Sous-Directeur du Laboratoire Arago, vers 1907.

« et leur argent à l'extension des moyens de travail et au développement des recherches scientifiques ».

Et voici la pensée de RACOVITZA lui-même (1937, p. 38) :

« L'honneur m'échut, en effet, et aussi la bonne fortune et la joie, « d'avoir été, pendant les plus heureuses années de ma vie, le collaborateur et l'ami de ceux auxquels la France et la Science universelle « doivent ce merveilleux instrument de travail, cette école admirable « d'éducation des jeunes naturalistes, cet incomparable foyer de collaboration scientifique, qu'a été dès sa fondation le Laboratoire Arago. »

« Banyulencs, mes bons amis, le sort m'a maintenant séparé de « vous, mais je n'oublie pas que je vous dois la joie d'avoir pu vivre « les plus belles années de ma vie dans un pays de braves gens et « l'image de ce pays restera vivante devant mes yeux jusqu'à ce que « je les ferme pour l'éternité ».

RACOVITZA organise soigneusement des excursions annuelles de grande envergure, fréquentées par des participants de plusieurs Universités françaises et d'Espagne, notamment de Barcelone. Avec PRUVOT, il profite de la cordiale collaboration du Professeur ODON DE BUEN, pour élargir le champ d'exploration du « Roland », au-delà du golfe du Lion, sur la côte catalane et les enchanteresses Baléares. Il ne néglige pas pour autant le milieu terrestre, ayant un penchant spécial pour les champignons de la région, sur lesquels il a laissé une admirable série d'aquarelles. Il marque sa prédilection pour des problèmes écologiques particuliers, tels le peuplement du « trottoir » d'algues calcaires, où il décrit *l'Ischyromene lacazei*, ou bien la pêche à la lumière, ultérieurement exploitée méthodiquement par L. FAGE et R. LEGENDRE. Il exerce une influence heureuse sur d'autres futurs savants, tels de BEAUCHAMP, CHATTON, BERLAND, etc., et le Professeur R. JEANNEL, dont nous avons à déplorer la perte récente, rappelle son souvenir dans les termes suivants (1948, p. 10) :

« Et puis, quels profits pour le jeune néophyte que j'étais, que « ces longues heures de bonne camaraderie. Je leur dois le meilleur « de ma formation scientifique. Nul, mieux que RACOVITZA, ne savait « mettre plus de bonne grâce à faire profiter les jeunes de sa déjà « longue expérience de biologiste exercé ».

En 1904, une campagne du « Roland » aux Baléares, lui fit découvrir dans les lacs d'eau douce des « Cuevas del Drach » à Majorque, le fameux *Typhlocirolana moraguesi*, et c'est ainsi que l'Océanographie le conduisit à fonder la Biospéologie, dont il se servira plus tard pour étayer sa conception des « sciences *synthétiques* ». C'est donc à Banyuls qu'est éclos la partie la plus créatrice de l'œuvre de RACOVITZA :

1°) Son pénétrant « Essai sur les problèmes biospéologiques » (1907), qu'ANTIPA appelle « l'acte de naissance » de la Spéléologie

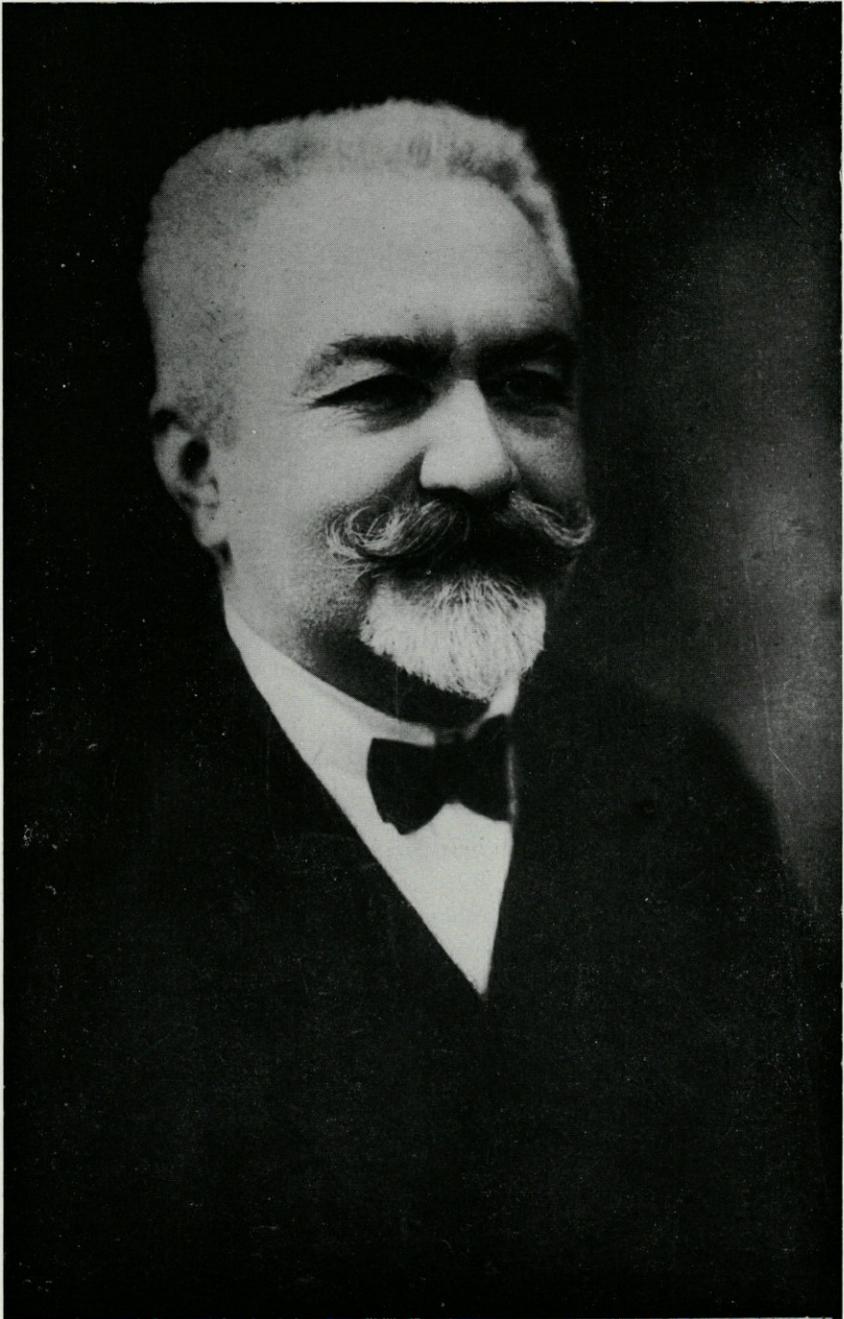


FIG. 4. — E. RACOVITZA à son retour en Roumanie en 1920.

(1926, p. 50) et dont JEANNEL estime qu'il « a été d'emblée et est resté le Statut fondamental de la biospéologie » (1948, p. 18).

2°) Sa féconde collaboration avec R. JEANNEL, aboutissant à l'exploration de plus d'un millier de grottes, dans les Pyrénées, dans différentes régions d'Europe, et d'autres continents, qu'ils relatent dans « l'Énumération des grottes visitées » (1907-1929), et dont les importants matériaux seront publiés dans les tomes épais de « Biospéologica », paraissant dans le cadre des « Archives de Zoologie ».

3°) Ses mémoires fondamentaux sur les Isopodes terrestres (1907, 1908), les Sphéromiens (1910), les Cirolanides (1912), les Asellides (1919), illustrant son aphorisme que « la Taxonomie ne saurait être que phylogénie appliquée », et démontrant l'importance de la Systématique évolutive pour la Biologie générale. En effet, inspiré par les recherches de ses amis, les paléontologistes Ch. DEPÉRET et L. DOLLO, il montre l'intérêt de la reconstitution des « lignées homogènes », pour découvrir les modalités de l'évolution, notamment les *orthogénèses*, et à ce propos, son introduction aux Cirolanides est véritablement révélatrice.

A une époque où, sous l'influence de la célèbre préface de Y. DELAGE, d'aucuns proclamaient la Zoologie une science finie, RACOVITZA a le mérite de montrer que le caractère historique de la morphogénèse évolutive, ne saurait être résolu par la méthode expérimentale, d'où la valeur permanente de la Taxonomie, conçue comme une synthèse de toutes les disciplines biologiques. La Biospéologie est moins concluante quant aux modifications adaptatives de ces lignées inéluctablement vouées à la régression, qui recèlent, en revanche, un riche enchaînement de *relictés*, préservés dans le milieu souterrain.

La guerre de 1914 éprouva également le Laboratoire Arago : l'atelier dut fabriquer des fusées d'obus et RACOVITZA fit installer un hôpital de cent lits, qu'il subventionna avec PRUVOT. A la paix, il est appelé en Roumanie afin de contribuer au développement de l'Université de Cluj. Après vingt ans au service du Laboratoire Arago, il quitte définitivement Banyuls en 1920 pour regagner sa patrie, où il fonde l'Institut de Spéologie. Ce fut le premier au monde, à la direction duquel il associa M. René JEANNEL, qui pendant dix ans, enseigna également la Biologie Générale, à l'Université de Cluj, avant d'accéder à la chaire d'Entomologie au Muséum à Paris. Un autre ancien collaborateur, M. P.A. CHAPPUIS, restera attaché à son Institut jusqu'en 1948, pour transférer ultérieurement son activité à Moulis et commencer à Banyuls même, avec M. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, de fructueuses recherches sur la faune interstitielle marine.



FIG. 5. — E. RACOVITZA au cinquantenaire du Laboratoire Arago, le 8 octobre 1932, dans le laboratoire du Pr. DUBOSCQ. De gauche à droite, O. DUBOSCQ, J. GUIART, E. RACOVITZA, C. LEBAILLY, E. HESSE.

Sous l'impulsion de RACOVITZA, des relations très étroites s'établissent entre des universitaires français et l'Université de Cluj, où il invite son fraternel ami, J. GUIART, à créer une chaire d'histoire de la Médecine. Son action est pareille à celle déployée à Bucarest par son excellent camarade, le Professeur Jean CANTACUZÈNE, qui affectionnait surtout Roscoff. Avec sa méticulosité coutumière, dont témoigne l'énorme documentation accumulée dans son Institut, RACOVITZA continue à assumer de Cluj la lourde tâche de l'administration des « Archives de Zoologie », bien qu'après la mort de PRUVOT (1924), il en avait offert la codirection à ses amis O. DUBOSCQ et L. FAGE. Ce n'est que la dernière grande guerre qui l'a obligé à leur abandonner ces responsabilités, qu'il avait indéfectiblement remplies pendant 40 années.

A son départ, il avait été proclamé Citoyen d'Honneur de Banyuls, et ses mérites reçurent plusieurs hautes consécration officielles : Docteur *Honoris Causa* de l'Université de Lyon (1923), Président d'Honneur de la Société Zoologique de France (1925), Commandeur de la Légion d'Honneur (1936), correspondant de l'Académie de Médecine (1944), Membre du Comité de Perfectionnement de l'Institut Océanographique (1946), Membre associé de l'Académie Royale de Belgique (1947), etc. Absorbé par un immense travail d'organisation, il ne peut revenir que rarement en France : en 1925, lors de sa touchante allocution à la Société Zoologique; au Cinquantenaire du Laboratoire Arago (1932), qui lui a procuré une indicible satisfaction, et où il a brillé par le sincère envol de sa pensée, dans deux admirables discours, auxquels nous venons de faire de fréquents emprunts; enfin, en 1935, lorsqu'il fut invité à donner des conférences à la Sorbonne; à cette occasion, il exposa les vues extrêmement intéressantes d'un ouvrage qu'il préparait sous le titre « Commentaires transformistes », malheureusement resté inachevé.

R. JEANNEL en a consigné certains fragments dans ses livres, en sorte que je ne vais relever ici que l'importante distinction de RACOVITZA sur la valeur évolutive des adaptations, car celles-ci me semblent former le nœud gordien du déterminisme de l'organisation vivante. Or, d'après RACOVITZA, les adaptations les plus significatives pour l'évolution, ne se traduisent nullement par une étroite soumission aux conditions ambiantes, mais plutôt par l'élimination des effets extérieurs, c'est-à-dire par ce qu'il appelle des *séclusions*, tendant à la constitution d'un milieu *interne*, qui est d'autant plus imperméable, que l'organisation est plus élevée. L'évolution ascendante ne saurait donc résulter des *sténapties*, spécialisations adaptatives étroites, qui épuisent le potentiel morphogène des lignées, car seules les *euryapties* libératrices, sont véritablement progressives.



FIG. 6. — Le Professeur R. CODREANU pendant la lecture de son allocution. De gauche à droite, au premier plan, C. RAZOULS, Assistant au Laboratoire Arago, Professeur P. DRACH, Directeur du Laboratoire Arago, J. DAVID, Adjoint au Maire de Banyuls, J. BERNARD, Chef de Cabinet du Préfet des P.-O., Professeur M. ZAMANSKY, Doyen de la Faculté des Sciences de Paris, Son Excellence V. DIMITRIU, Ambassadeur de la République Socialiste de Roumanie, Dr T. ORGHIDAN, Directeur de l'Institut de Spéologie « E. Racovitza », Madame M. DIMITRIU, Professeur A. VANDEL; au second plan, Dr L. LAUBIER, Sous-Directeur du Laboratoire Arago, M. et Madame A. BÜRGI, M. STYM-POPPER, Architecte en Chef des Monuments Historiques, Professeur J.M. PÉRÈS, Directeur de la Station marine d'Endoume.

Durant ses 27 dernières années passées en Roumanie, RACOVITZA a exercé une influence majeure sur notre vie scientifique, en ses qualités de Professeur à vie, Sénateur et Recteur de l'Université de Cluj, Membre et Président de l'Académie. Sa puissance de travail, ses activités multilatérales, son érudition étendue, son expérience variée, l'originalité de sa pensée, ses conceptions sociales avancées, sa tenue morale irréprochable, la beauté de son style, son attrait personnel, lui avaient valu autant d'autorité que de sympathie. Aussi sa perte fut-elle profondément ressentie, et l'Etat a continuellement honoré sa mémoire : l'Institut de Spéologie, des écoles et des rues portent son nom, plusieurs bustes lui ont été érigés, ses écrits sont largement diffusés et commentés, des timbres-poste ont été gravés à son effigie. Sa vie et son œuvre sont bien connues du grand public, il est parmi nos savants les plus populaires et les plus sincèrement aimés.

Puisque Banyuls a joué un rôle capital dans sa carrière scientifique et que RACOVITZA s'y sentait indissolublement lié, au nom des Universités de Bucarest et de Cluj, notre délégation prie Monsieur le Recteur de l'Université de Paris, Monsieur le Doyen de la Faculté des Sciences et Monsieur le Directeur du Laboratoire Arago, de bien vouloir accepter de prendre possession de ce buste, dû à l'inspiration du sculpteur G.D. ANGHEL, pour perpétuer le souvenir du savant roumain dans ces lieux qui lui étaient si chers.

Et comme il croyait fermement à l'efficacité de la Science pour le développement social humain, puisse cette noble image que nous sommes heureux d'inaugurer aujourd'hui, être toujours un appel au resserrement de la collaboration scientifique internationale, et plus particulièrement de celle déjà historique qui relie les peuples de Roumanie et de France.

ALLOCATION DU D^r TRAIAN ORGHIDAN,
DIRECTEUR DE L'INSTITUT
DE SPÉOLOGIE « ÉMILE RACOVITZA »
ACADÉMIE DE LA RÉPUBLIQUE SOCIALISTE ROUMAINE

Mesdames, Messieurs,

L'émotion qui m'envahit au moment où je dois vous parler dans ces circonstances, est due à la conviction que celui à qui nous adressons nos intimes pensées, aurait mérité des mots plus beaux que les miens.

Pour fêter l'illustre personnalité de RACOVITZA, ainsi que ses remarquables créations, il me semble qu'il faudrait accorder d'une autre manière mon violon, manière à laquelle, hélas, il m'est impossible d'arriver.

Je me demande alors si le silence n'aurait été plus expressif. Cet émouvant silence cadencé par les vagues de la Méditerranée, qui semble raconter incessamment la grandiose légende de la nature et de l'homme.

C'est dans la même chanson que s'était bercé jadis, le petit enfant dont le nom était « la Biospéologie », création des deux géants de la science qui furent RACOVITZA et JEANNEL.

La complexité titanique s'allie chez RACOVITZA, à l'équilibre olympien d'un créateur qui, tout le long de sa vie, la conscience sans cesse en éveil, fut sans cesse fidèle à lui-même dans l'accomplissement de son devoir, au milieu d'une humanité agitée et cependant merveilleuse que nous connaissons tous.

Voilà aujourd'hui juste soixante ans depuis la découverte de *Typhlocirolana*, autrement dit, 60 ans depuis la fondation de la Biospéologie moderne.

Mais, comme il ne s'agit plus d'insister sur les mérites scientifiques du grand savant qui viennent d'être amplement évoqués, permettez-moi, ici, devant ce regard qui semble pousser à l'infini les pensées du naturaliste philosophe, de vous faire remarquer certains traits, que je considère particulièrement émouvants. Loin d'être uniquement symboliques, ces traits expriment la puissance vitale de sa création, capable d'inspirer à l'avenir, ainsi qu'il en fut jusqu'à présent, la force motrice initiale à ceux sur les épaules de qui pèse la lourde tâche de poursuivre cette œuvre.

Si par ses qualités tout à fait exceptionnelles d'observation de la nature, ainsi que par les conceptions réalistes de sa pensée scientifique, RACOVITZA atteint les cimes de la pensée de son époque, il s'y ajoute, pour nous qui vivons au xx^e siècle, ses idées généreuses, pour lesquelles il a combattu durant toute sa vie. Il s'agit d'un idéal qui répond aux besoins les plus généraux de l'humanité et dont l'actualité est de plus en plus considérable.

A une époque où la science ne jouait presque pas de rôle décisif dans la guerre, RACOVITZA fut l'un des premiers savants ayant insisté sur le rôle de la Science pour la sauvegarde de la paix. Il préconisait l'entente entre les peuples, l'amour entre les hommes. RACOVITZA fut également l'un des premiers à envisager l'organisation de la collaboration scientifique internationale et son incalculable portée sur le progrès dans tous les domaines d'activité humaine. Aussi en a-t-il donné un brillant exemple, unissant ses efforts et sa capacité à ceux d'un autre éminent savant, R. JEANNEL, afin de réaliser — cette admirable entreprise de « Biospeologica », dont les prodigieuses conséquences se détachent aujourd'hui plus éloquemment que jadis. En effet, mieux qu'autrefois, les faits parlent, prouvant que toutes les écoles modernes de Biospéologie ont leur fondement dans l'œuvre de Biospeologica.

L'amitié ayant uni pendant toute une existence les deux savants, nous rappelle une autre amitié célèbre, celle de HUMBOLDT et BONPLAND qui, dans leur fabuleux périple en Amérique du Sud, avaient affronté ensemble des périls de toute sorte, pour le progrès de la Science.

Un siècle plus tard, RACOVITZA et JEANNEL renouvelèrent un périple non moins fabuleux, dans les entrailles de la terre, poursuivant le même but, animés du même élan irrésistible de l'esprit humain.

Mais puisque nous venons de tenter un rapprochement, ajoutons tout de suite que la collaboration des deux grands biospéologues a été plus parfaite encore, plus étendue, plus égale. Voilà pourquoi, pour ma part, je considère la collaboration entre RACOVITZA et JEANNEL comme l'exemple idéal à suivre. Elle nous trace

la meilleure voie possible du succès scientifique dans l'avenir : la voie de la collaboration internationale.

L'aide que JEANNEL a offerte à RACOVITZA avec l'esprit lucide et constructif qui le caractérisait, à l'occasion de la création de l'Institut de Spéologie à Cluj, a été d'une immense portée pour le développement de la Spéléologie.

R. JEANNEL s'est éloigné de France pendant 10 ans pour contribuer au progrès des recherches biospéologiques effectuées cette fois en Roumanie.

Avec P.A. CHAPPUIS, dont le nom restera pour toujours dans nos cœurs intimement lié aux créations des deux grands savants, ils ont entrepris l'exploration des grottes de Roumanie et obtenu des données nouvelles, qui les ont conduits à une image plus complète, plus générale des problèmes de la vie.

C'est à partir de l'Institut de Cluj que RACOVITZA, JEANNEL et CHAPPUIS ont fourni une documentation énorme sur l'histoire naturelle du domaine souterrain, qui, par la qualité de l'observation et de l'interprétation, peut être considérée comme unique.

En insistant sur les études écologiques et les facteurs du milieu cavernicole, RACOVITZA et JEANNEL ont contribué non seulement au progrès de la Biospéologie, mais au progrès de la Spéléologie en général. Ce fait me semble incontestable et il est certain que, si maintenant la Spéléologie elle-même se trouve dans sa phase moderne, c'est grâce aux deux savants et à MARTEL, ainsi qu'à leurs successeurs d'aujourd'hui, qui sont particulièrement avancés en France.

La collaboration internationale s'impose dans l'état actuel de la science, car maintenant il n'y a plus d'isolement de la recherche comme autrefois. Le progrès de la civilisation a produit, au moins pour la science, la disparition de plus en plus manifeste des frontières.

Le fait de nous retrouver aujourd'hui réunis, naturalistes français et roumains, sous le regard même de notre devancier à tous, prouve, d'ores et déjà, notre volonté de suivre, sur un plan de plus en plus vaste, cet illustre exemple.

**ALLOCUTION DU PROFESSEUR ALBERT VANDEL,
MEMBRE DE L'INSTITUT**

Nous sommes réunis ici pour rendre hommage à l'un des plus illustres zoologistes de notre temps, mais aussi pour évoquer l'une des périodes les plus fécondes que connut le Laboratoire Arago.

Mon âge me permet de remonter assez loin dans le temps pour qu'il me soit possible de relier un passé déjà lointain à l'époque présente. Mon premier séjour à Banyuls remonte à 1922. C'étaient les temps incertains pendant lesquels la France s'efforçait de renaître après les dures épreuves de la première guerre mondiale. Georges PRUVOT présidait encore aux destinées du Laboratoire Arago; Georges PRUVOT dont Emile RACOVITZA fut l'ami et le collaborateur le plus dévoué.

On a déjà rappelé cet événement qui devait exercer un retentissement si profond sur l'orientation scientifique de RACOVITZA. C'est en 1904, au cours d'une croisière qui conduisit « le Roland » aux Baléares que RACOVITZA, hardi navigateur et spécialiste de la faune marine, se mua en biospéologue. La découverte de cavernicoles dans la grotte du Drach fit sur lui une si forte impression qu'elle décida de l'orientation définitive de sa carrière de naturaliste.

RACOVITZA, pour mener à bien sa tâche, s'était entouré de collaborateurs dont les tout premiers furent René JEANNEL et Louis FAGE.

Cependant RACOVITZA ne pouvait détourner le Laboratoire Arago de sa vocation maritime. Il songeait à fonder un Institut de Spéléologie.

Ce n'est qu'au moment où RACOVITZA regagna sa patrie, au terme de la première guerre mondiale, que notre regretté Collègue put réaliser un projet caressé depuis longtemps.

Un *Institut de Spéologie* fut créé et installé à Cluj, dans le magnifique bâtiment occupé par les services de Zoologie. Cet Institut fut animé, entre les deux guerres, par Emile RACOVITZA, René JEANNEL et Pierre CHAPPUIS, tous trois décédés aujourd'hui. Il convient de rendre hommage à ces trois grands savants dont les noms doivent être associés car, tout au long de leur carrière, ces trois hommes travaillèrent dans la plus étroite et amicale collaboration.

L'activité de l'Institut de Spéologie subit une éclipse au cours de la seconde guerre mondiale. Mais, il devait renaître, et, comme certains Protistes qui se divisent pendant la période d'enkystement, il réapparait sous forme de deux Instituts jumelés, l'un demeurant à Cluj, l'autre s'installant à Bucarest. J'ai eu l'honneur et le plaisir de visiter, voici deux ans, l'un et l'autre Instituts.

Il est bien certain que si une mort prématurée n'avait abattu le grand zoologiste roumain, il eut été heureux d'assister à l'épanouissement d'une œuvre dont il fut l'infatigable artisan. Les deux Instituts de Bucarest et de Cluj sont aujourd'hui peuplés — et, même surpeuplés — de travailleurs aussi enthousiastes que compétents. Je tiens à adresser à l'actuel Directeur de l'Institut de Spéologie le Dr. Trajan ORGHIDAN, mes sincères félicitations pour cette superbe réussite.

Lorsque René JEANNEL revint en France, après plusieurs années passées en Roumanie, il pensa, lui aussi, à doter son pays d'un Laboratoire souterrain. Mais, ce n'est qu'à l'issue de la seconde guerre mondiale, lorsque le Centre National de la Recherche Scientifique offrit aux chercheurs de puissants moyens, inconnus jusqu'alors, que ce projet put prendre corps. Nous devons être reconnaissants à René JEANNEL d'avoir repris l'idée lancée autrefois par RACOVITZA, et d'avoir contribué à doter notre pays de l'un des premiers Laboratoires souterrains.

*

**

Le Laboratoire souterrain du C.N.R.S. fut institué en 1948. Son implantation fut fixée à Moulis, dans les Pyrénées ariégeoises. Il fut édifié avec une remarquable célérité. De 1948 à 1950, la Grotte de Moulis fut aménagée en Laboratoire.

Entre 1950 et 1954, fut édifié le Laboratoire de surface. Depuis lors, le Laboratoire souterrain n'a cessé de se développer.

En 1962, un nouvel étage était mis à la disposition des chercheurs dans le Laboratoire de surface.

Un bâtiment destiné à loger les chercheurs est en cours de construction et sera achevé à la fin de l'année.

La Grotte-Laboratoire s'est considérablement agrandie. Les aménagements qui, à l'origine, intéressaient les 160 premiers mètres de la Grotte, ont été doublés, et s'étendent sur 300 mètres environ.

Enfin, le projet d'un Laboratoire de Spéléologie physique, complément du Laboratoire actuel, vient d'être inscrit, en première urgence, sur le 5° Plan d'Aménagement du Territoire.

*
**

Notre projet, en créant le Laboratoire souterrain, était d'élever des cavernicoles et d'expérimenter sur eux. Mais, il est bientôt apparu que ce programme couvrait la totalité des sciences biologiques.

Pour nourrir nos hôtes, nous avons été conduits à aborder le problème à peu près inconnu des ressources alimentaires offertes aux cavernicoles par le domaine souterrain. Les besoins en vitamines des cavernicoles nous ont incité à entreprendre l'exploration d'un domaine à peu près entièrement inconnu : celui de la Spéléobactériologie. Mademoiselle GOUNOT, élève du Professeur GINET, et formée à l'Institut Pasteur, dans les services du Dr POCHON, a déjà apporté en ce domaine, des données entièrement nouvelles.

L'étude du métabolisme des cavernicoles a été entreprise par Madame DRESKO-DEROUET, élève du Professeur FONTAINE. En suite de ces recherches, le taux très bas du métabolisme des cavernicoles est apparu comme une loi très générale qui s'applique aux cavernicoles les plus variés.

Le développement des cavernicoles a révélé des faits entièrement nouveaux. Qu'il suffise d'évoquer la sensationnelle découverte du développement condensé des Coléoptères cavernicoles, aboutissant à la suppression presque complète de la phase larvaire. Ces données, mises en évidence par Madame DELEURANCE, sont certainement l'une des plus belles découvertes effectuées, en ces dernières années, dans le domaine de la biospéologie. Cependant, ce n'est encore là qu'un début. Tous les problèmes endocrinologiques posés par ce développement si spécial demandent à être étudiés.

Par ailleurs, la règle de l'allongement de la durée du développement des cavernicoles et de l'accroissement de la longévité a été vérifiée par de nombreux chercheurs, dans les groupes les plus variés : chez les Copépodes par ROUCH, chez les Amphipodes par GINET, chez les Opilionides, par JUBERTHIE; chez les Araignées par M^{lle} GLAÇON, et aussi, chez le Protée, dont nous avons été les premiers à obtenir le développement complet. Les plus anciens exemplaires nés au Laboratoire sont aujourd'hui âgés de près de sept ans; et ils sont loin d'avoir encore acquis l'état adulte.

Ainsi, dans des domaines variés de la biologie souterraine, des résultats importants ont été acquis. J'en ai dressé un bilan dans un ouvrage paru, l'an dernier, et intitulé « Biospéologie ».

*
**

Cependant, d'autres aspects de la biospéologie demeurent pratiquement inconnus. Les multiples problèmes posés par le comportement des cavernicoles, leur sensorialité, leurs réactions vis-à-vis du milieu ambiant, les rythmes journaliers et saisonniers, sont des questions dont l'étude est à peine abordée.

C'est dire que nous devons faire appel à des chercheurs de plus en plus nombreux et appartenant à des disciplines de plus en plus variées, afin de promouvoir la recherche biospéologique.

En effet, la biospéologie, tout comme l'océanographie ou la limnologie, sont des sciences synthétiques qui se trouvent dans l'obligation de s'intéresser, non seulement à tous les aspects de la biologie, mais qui exigent également le concours d'autres disciplines, telles que la climatologie, la géologie, la pétrographie, etc.

Nous dirons en terminant — encore que cela puisse apparaître comme une boutade — que c'est depuis le moment où les laboratoires souterrains existent que l'on s'aperçoit de leur utilité et du rôle essentiel qu'ils sont appelés à jouer dans le développement de la science.

ANALYSE D'OUVRAGES

Marcel LOCQUIN. *Mycotaxia*, 1967, II B. Agaricales, Genera Europaei. Une pochette de cartes perforées; chez l'Auteur, 10, rue Talma, Paris, 16^e, France.

Les clés de détermination sont des outils de travail fort pratiques mais dont chacun connaît les faiblesses : un caractère douteux nous plonge dans l'embarras et un mauvais aiguillage nous conduit tout de même à un résultat.

On s'interroge alors sur la valeur de la détermination et l'on doit toujours avoir recours à une description complète, voire à la diagnose originelle pour effectuer un contrôle. Il faut alors finalement passer en revue tous les caractères du champignon. C'est en fait ce que LOCQUIN nous propose de faire d'emblée, en utilisant les caractères observés pour faire une analyse corrélative à l'aide d'un jeu de cartes perforées.

Ces cartes sont présentées dans une pochette, l'une d'elle indiquant le mode d'emploi en Français et en Anglais.

La carte frontale porte la liste de tous les genres d'Agaricales d'Europe. En face de chaque nom générique, se trouve une perforation particulière.

Les autres cartes sont consacrées chacune à un caractère et présentent une ou plusieurs perforations qui se placent en face du trou de chacun des genres possédant ce caractère, lorsque la carte générique récapitulative lui est superposée.

Ces cartes présentent une bande colorée qui facilite leur groupement en rubriques : chapeau, pied, chair, caractères généraux, lames, spores.

On choisit alors parmi les 55 cartes-caractères celles qui conviennent au spécimen étudié. On les superpose soigneusement à la carte qui porte la liste des genres. Au fur et à mesure que l'on augmente les nombres des caractères, celui des trous laissés libres diminue. Lorsqu'on ne reçoit directement la lumière qu'à travers une seule perforation, cette dernière nous indique la réponse.

Ce pinceau lumineux qui traverse la pile des cartes-caractères pour indiquer la réponse semble être la traduction matérielle de la démarche de l'esprit qui s'effectue instantanément, et inconsciemment chez le spécialiste qui reconnaît l'habitus d'un genre ou d'une espèce.

L'indépendance de l'ordre du choix des caractères et l'absence d'accessoire donnent à Mycotaxia une grande souplesse d'utilisation. Cet ouvrage ne fait toutefois pas double emploi avec l'iconographie classique dont il est un complément original.

ANALYSE D'OUVRAGES

Yves COINEAU.

Marcel Lecourt, Mycotaxia, 1967, II B. Agricoles, Genres Europeés.
Une pochette de cartes perforées; chez l'auteur, 10, rue Talma,
Paris, 18^e, France.

Les clés de détermination sont des outils de travail fort pratiques mais dont chacun connaît les faiblesses : un caractère d'un côté nous plonge dans l'ambiguïté et un mauvais réglage nous conduit tout de même à un résultat.

On s'intéresse alors sur la valeur de la détermination et l'on doit toujours avoir recours à une description complète, voire à la diagnose originale pour effectuer un contrôle. Il faut alors finalement passer en revue tous les caractères du champignon. C'est en fait ce que Lecourt nous propose de faire d'emblée, en utilisant les caractères observés pour faire une analyse comparative à l'aide d'un jeu de cartes perforées. Ces cartes sont présentées dans une pochette, l'une d'elle indiquant le mode d'emploi en français et en anglais.

La carte frontale porte la liste de tous les genres d'Agricoles d'Europe. En face de chaque nom générique, se trouve une perforation particulière.

Les autres cartes sont consacrées chacune à un caractère et présentent une ou plusieurs perforations qui se placent en face du nom de chacun des genres possédant ce caractère, lorsque la carte générale récapitulative lui est superposée.

Ces cartes présentent une bande colorée qui facilite leur groupement en catégories : chaque pied, chaque caractère générique, trouve sa place.

On choisit alors parmi les 55 cartes-caractères celles qui conviennent à un spécimen étudié. On les superpose soigneusement à la carte qui porte la liste des genres. Au fur et à mesure que l'on augmente le nombre des caractères, celui des trous laissés libres diminue. Lorsqu'on recroise finalement la lumière par travers une seule perforation, celle dernière nous indique la réponse.

TABLE DES MATIÈRES

Tome XIX — SÉRIE C

J.-L. AMIET. — Variabilité, extension et synécologie de l'entomocénose à <i>Abax ater contractus</i> (<i>Abacetum contracti</i>) dans les Alpes-Maritimes	437
<i>Analyses d'ouvrages</i>	236
<i>Analyses d'ouvrages</i>	529
Jean G. BAER. — <i>Eurycestus avoceti</i> Clark, 1954 (Cestode cyclophyllidien), parasite de l'Avocette en Camargue	190
A. BAUDIÈRE et P. SIMONNEAU. — Etude phytosociologique du cordon littoral de Barcarès-Leucate	11
J.C. BEUCORNU et B. CLERC. — <i>Argas</i> (<i>Secretargas</i>) <i>transgaripepinus</i> White, 1846, tique nouvelle pour la France et l'Algérie	234
Robert BOURGAT. — Etude des variations annuelles de la densité de population de <i>Chamaeleo pardalis</i> Cuv., 1892, dans son biotope de l'île de la Réunion	227
Robert BOURGAT. — Recherches sur les variations annuelles de la spermatogenèse chez le <i>Chamaeleo pardalis</i> Cuvier de l'île de la Réunion	497
Y. BOYER. — Données écologiques et écophysiologicals sur certaines fougères de la côte de Banyuls	331
Centenaire d'Emile RACOVITZA (1868-1947)	503
Claude CHAISEMARTIN. — Nature, active ou passive des transferts calciques chez les <i>Astacidae</i>	159
B. CLERC. — Cf. J.C. BEUCORNU	234
Yves COINEAU. — Contribution à l'étude des Caeculidae. 7 ^e série, <i>Microcaeculus franzi</i> n. sp., <i>Caeculidae</i> subulicole de Corse	143

Claude COMBES et Louis-Philippe KNOEPFFLER. — <i>Euproctus montanus</i> (Savi, 1838), Amphibien Urodèle endémique de Corse, hôte nouveau pour un Acanthocéphale et un Trématode Digène	485
H. CROSET. — Cf. J.A. RIOUX	55
André DUBUIS et Pierre SIMONNEAU. — Les prairies à Fétuque dans la basse-plaine du Roussillon	287
Bernard GIROT. — Etude du cycle de <i>Geckobia latastei</i> et <i>Geckobia loricata</i> , Acariens parasites du Gecko <i>Tarentola mauritanica</i>	65
Jean GIUDICELLI. — Les <i>Rhyacophila</i> endémiques de Corse. Description de <i>Rhyacophila tarda</i> n. sp. (<i>Trichoptera</i>) .	50
Armin HEYMER. — Une nouvelle sous-espèce d' <i>Enallagma Selys</i> , 1876 (<i>Odonata</i> ; <i>Zygoptera</i>) des Pyrénées, <i>Enallagma cyathigerum possompesi</i> nov. subsp.	451
A. KIENER et G. PETIT. — Contribution à l'étude écologique et biologique de la résurgence de Font-Estramer et de quelques sources vauclusiennes de la région de Salses-La Nouvelle	241
Louis-Philippe KNOEPFFLER. — Mission Y. Coineau au Maroc (octobre 1965). I. Amphibiens et Reptiles	223
Louis-Philippe KNOEPFFLER. — Cf. Claude COMBES	485
Jean G. LAGARRIGUE. — Recherches biochimiques sur le squelette tégumentaire des Isopodes terrestres	173
R. LESEL. — Cf. H. SAEZ	1
Robert MARTY. — Aspect biologique et moléculaire de l'écologie des Orthoptères des Pyrénées	363
Françoise MEAD. — Observations sur l'écologie de <i>Tylos latreillei</i> Audouin Isopode <i>Tylidae</i> et sur son comportement en milieu naturel	345
Guy NAULLEAU. — Sur un cas mortel de <i>Vipera aspis</i> mordue à la tête par une autre vipère	491
G. PETIT. — Cf. A. KIENER	241
Michel PHIPPS. — Analyse d'une structure régionale de modèles biogéographiques	303
J.A. RIOUX, H. CROSET, P. SUQUET et S. TOUR. — Essais de marquage par le phosphore radioactif P32 pour l'estimation absolue des populations larvaires de Culicides (<i>Diptera-Culicidae</i>)	55
H. SAEZ et R. LESEL. — Contribution à l'étude écologique des milieux subantarctiques	1

P. SIMONNEAU. — Cf. A. BAUDIÈRE	11
Pierre SIMONNEAU. — Cf. André DUBUIS	287
J. SUQUET. — Cf. J.A. RIOUX	55
S. TOUR. — Cf. J.A. RIOUX	55
Paul TREHEN. — Contribution à l'étude du comportement naturel et à l'écologie de <i>Megacytatrus crassirostris</i> Fallen, 1816	469
Yehudah L. WERNER. — Regeneration frequencies in Geckos of two ecological types (Reptilia : <i>Gekkonidae</i>)	199

IMPRIMERIE
LOUIS-JEAN
— 05 - GAP —

Le Directeur de la publication : P. DRACH

Dépôt légal N° 4404 — Date de parution : Avril 1969

N° d'impression : 333-1969

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE :

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales, ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (familles, genres et espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Deux résumés, l'un en français, l'autre en anglais, doivent obligatoirement figurer à la fin du texte; ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. and L.-B. HOLTUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163, 1 fig.

PRUVOT, G., 1895a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, (3) 3 : 629-658, 1 pl.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (*World list of scientific periodicals*, 4^e édition).

2) ILLUSTRATIONS :

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 × 160 mm environ.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART :

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs, qui doivent retourner l'ensemble après correction dans les meilleurs délais.

Cinquante tirés à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XIX

YEAR 1968

PART 2 - C

CONTENTS

A. KIENER and G. PETIT. Contribution to the ecological and biological study of Font-Estramer " resurgence " and of a few vauclusian springs in Salses - La Nouvelle area	241
André DUBUIS and Pierre SIMMONNEAU. Fescue meadows in the low plain of Roussillon	287
Michel PHIPPS. Analysis of a regional structure of biogeographic models ...	303
Y. BOYER. Ecological and ecophysiological data on a few ferns from Banyuls area	331
Françoise MEAD. Observations on the ecology and the behaviour in a natural environment of <i>Tylos latreillei</i> Audouin (Isopoda <i>Tylidae</i>)	345
Robert MARTY. Biological and molecular aspects of the ecology of the Orthopterous in the Pyrénées	363
J.-L. AMIET. Variability, extension and synecology of the entomocenosis of <i>Abax ater contractus</i> (<i>Abacetum contracti</i>) in Alpes-Maritimes	437
Armin HEYMER. A new sub-species of <i>Enallagma</i> Selys, 1876 (Odonata; Zygoptera) in Pyrénées, <i>Enallagma cyathigerum possompesi</i> nov. subsp.	451
Paul TREHEN. Contribution to the study of natural behaviour and ecology of <i>Megacyttarus crassirostris</i> Fallen, 1816	469
Claude COMBES et Louis-Philippe KNOEPPFLER. <i>Euproctus montanus</i> (Savi, 1838), endemic Urodelous Amphibian from Corsica, new host for an Acanthocephalous and a Trematode Digenea	485
Guy NAULLEAU. On a death case of <i>Vipera aspis</i> bitten to the head by another viper	491
Robert BOURGAT. Observations on the annual variations of spermatogenesis in <i>Chamaeleo pardalis</i> Cuvier from the Réunion island	497
Centenary of Emile RACOVITZA (1868-1947)	503
<i>Book Reviews</i>	529

MASSON & Cy

120, Bd St-Germain, Paris-VI

Published Bi-monthly