

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XX

ANNÉE 1969

FASCICULE 1-C

SOMMAIRE

- Jean COUSSERANS, André GABINAUD, Pierre SIMONNEAU et Gilbert SINÈGRE.
Les bases écologiques de la démoustication. Méthodes de réalisation et
d'utilisation d'une carte phyto-écologique 1
- C. COMBES et J. JOURDANE. *Pseudocephalotrema pyrenaica* n. gen., n. sp.
(Trematoda), parasite de *Neomys fodiens* (Pennant) dans les Pyrénées.
Position taxonomique des genres *Cephalotrema* Baer, 1943 et *Pseudo-*
cephalotrema n. gen. 21
- Claude VAUCHER. *Collyricloides massanae* n. gen. n. sp. (*Collyriclidae*), Tré-
matode vivant dans des kystes de l'intestin du Mulot *Apodemus flavi-*
collis (Melchior) 29
- D. SCHACHTER et A. CHAMPEAU. Contribution à l'étude écologique de la
Corse. I. Les Copépodes des eaux stagnantes 41
- Ulrich HAACKER. Der Stridulationsapparat von *Loboglomeris* und Seine
Funktion im Sexualverhalten 57
- Robert MARTY. Ecologie et biocénétique des Orthoptères des Pyrénées .. 65
- Harald NEMENZ. Physiologische und ökologische Untersuchungen an einem
Hydrophiliden aus hyperhalynen Gewässern. (*Berosus spinosus* Stephen)
(Coleoptera) 171
- R. GUYETANT. Influence du facteur température sur le développement em-
bryonnaire de *Rana temporaria* L. et *Rana dalmatina* B. 231
- Documents faunistiques et écologiques*
- Paul DISPONS. L'œuf et la larve de *Stenolemus novaki* Horváth (Hemiptera
Heteroptera Reduviidae Emesinae) 243

MASSON & Cie

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 toison, 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. J. SOYER, 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^e.

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 XX

ANNÉE 1969

FASCICULE I-C

SOMMAIRE

Jean COUSSERANS, André GABINAUD, Pierre SIMONNEAU et Gilbert SINÈGRE. Les bases écologiques de la démostication. Méthodes de réalisation et d'utilisation d'une carte phyto-écologique	1
C. COMBES et J. JOURDANE. <i>Pseudocephalotrema pyrenaica</i> n. gen., n. sp. (Trematoda), parasite de <i>Neomys fodiens</i> (Pennant) dans les Pyrénées. Position taxonomique des genres <i>Cephalotrema</i> Baer, 1943 et <i>Pseudocephalotrema</i> n. gen.	21
Claude VAUCHER. <i>Collyricloides massanae</i> n. gen. n. sp. (Collyriclidae), Trématode vivant dans des kystes de l'intestin du Mulot <i>Apodemus flavicollis</i> (Melchior)	29
D. SCHACHTER et A. CHAMPEAU. Contribution à l'étude écologique de la Corse. I. Les Copépodes des eaux stagnantes	41
Ulrich HAACKER. Der Stridulationsapparat von <i>Loboglomeris</i> und Seine Funktion im Sexualverhalten	57
Robert MARTY. Ecologie et biocénotique des Orthoptères des Pyrénées ..	65
Harald NEMENZ. Physiologische und ökologische Untersuchungen an einem Hydrophiliden aus hyperhalynen Gewässern. (<i>Berosus spinosus</i> Stephen) (Coleoptera)	171
R. GUYETANT. Influence du facteur température sur le développement embryonnaire de <i>Rana temporaria</i> L. et <i>Rana dalmatina</i> B.	231
<i>Documents faunistiques et écologiques</i>	
Paul DISPONS. L'œuf et la larve de <i>Stenolemus novaki</i> Horváth (Hemiptera Heteroptera Reduviidae Emesinae)	243

MASSON & Cie

120. Bd St-Germain. Paris-VI

Publication bimestrielle

LES BASES ÉCOLOGIQUES DE LA DÉMOUSTICATION MÉTHODES DE RÉALISATION ET D'UTILISATION DE LA CARTE PHYTO-ÉCOLOGIQUE

par Jean COUSSERANS, André GABINAUD, Pierre SIMONNEAU
et Gilbert SINÈGRE *

SOMMAIRE

Les méthodes employées lors de la réalisation d'une carte phyto-écologique sont exposées. La prospection des gîtes larvaires permet de mettre en évidence des corrélations nettes entre les moustiques et les phytocénoses, phytocénoses qui matérialisent de façon très précise les fluctuations de la nappe d'eau superficielle.

A partir de ces résultats, il est possible de conduire les opérations de démoustication de façon rationnelle en traitant uniquement les surfaces positives délimitées d'après la carte phyto-écologique.

INTRODUCTION

L'idée de la cartographie du tapis végétal est très ancienne. Déjà, dès le début du XIX^e siècle, le Danois CHOUW et le Français DE CANDOLLE, pressentaient l'intérêt d'une telle représentation.

A l'heure actuelle, l'essor pris par la cartographie de la végétation est considérable. Plusieurs méthodes de réalisation ont été

* Entente Interdépartementale pour la Démoustication du littoral méditerranéen, Montpellier.

appliquées et nous sommes maintenant entrés dans la phase d'utilisation.

En effet, la carte de la végétation a trouvé de nombreuses applications dans des domaines très variés : agriculture, reboisement, lutte contre l'érosion éolienne ou hydraulique, mise en valeur des sols salins, etc.

Sur le littoral méditerranéen, la carte est devenue l'instrument de travail indispensable à la lutte contre les Culicidés s'attaquant à l'homme.

C'est en 1963 que priorité a été donnée aux méthodes de lutte antilarvaire qui imposent la connaissance très précise du biotope larvaire à Culicidés.

Devant le difficile problème posé par la caractérisation des « gîtes larvaires », RIOUX (5) considérant, en reprenant la formule de FLAHAULT, que « la végétation est le miroir du milieu », eut l'idée de l'utiliser comme indicateur biologique et, par là même, de dresser une carte phyto-écologique.

Après avoir exposé la méthode de réalisation de la carte phyto-écologique levée par l'E.I.D., nous indiquerons ses différentes utilisations. Ensuite, nous préciserons dans quel sens nous concevons l'évolution de cette carte, avant d'analyser rapidement certaines de ses autres possibilités.

I. — RÉALISATION DE LA CARTE PHYTO-ÉCOLOGIQUE

La réalisation de la carte phyto-écologique, basée sur l'observation de la végétation phanérogamique, a été conçue en vue de son exploitation particulière.

Quels renseignements attendions-nous de la végétation ?

Elle devait d'abord donner des indications sur les *caractéristiques physico-chimiques et biotiques* du milieu, permettant ainsi de définir que tel biotope est favorable au développement larvaire d'un Culicidé, alors que tel autre l'interdit.

Elle devait, par ailleurs, fournir, pour les milieux aquatiques temporaires, particulièrement instables, des *renseignements d'ordre géomorphologique* d'une importance capitale, dont la connaissance est indispensable à la délimitation précise des surfaces positives en *Aedes*.

Les facteurs du milieu, régissant la répartition ordonnée des espèces végétales, tout particulièrement l'hydromorphie et l'halo-

morphie, se manifestent sur le littoral méditerranéen avec une intensité telle qu'ils infligent une sévère sélection aux groupements végétaux et confèrent à ces derniers une grande valeur d'indicateurs écologiques. Tous les renseignements écologiques, d'ordre statique et dynamique étant bien inscrits dans la végétation colonisant les biotopes larvaires, il ne manquait donc plus qu'à les déchiffrer, puis à les transcrire.

Les difficultés de représentation du tapis végétal sont bien mises en évidence par le nombre de méthodes proposées pour réaliser la carte. Du fait de l'utilisation très spéciale à laquelle était destinée cette dernière, aucune des méthodes connues ne pouvait être appliquée intégralement. Si bien que, pour des raisons essentiellement matérielles, nous avons d'abord été conduits à adopter une méthode éclectique basée sur la physionomie végétale.

Ainsi, a été entreprise une première couverture végétale de tous les marais de la zone d'action de l'E.I.D. Terminée en un an, elle constitue une approche qui a permis de définir les bases d'une cartographie plus précise et mieux adaptée à nos exigences. En outre, elle a rendu possible les premières opérations de lutte contre les larves.

Bénéficiant des enseignements tirés de cette carte, un deuxième levé a été entrepris et vient d'être terminé. Il est certain que, d'ici quelques années, il pourra être remplacé par un autre plus précis, et surtout beaucoup mieux adapté aux exigences de la lutte antilarvaire.

Quelles que soient les améliorations qui seront, plus tard, apportées à la méthode, les bases de notre cartographie sont maintenant bien établies. Elles reposent sur la notion de « niveau écologique ».

Le niveau écologique, tel qu'il est conçu pour la lutte anticulicidienne, s'apparente à la notion d'étage de végétation. Il peut, en effet, être considéré comme un micro-étage, dans lequel le facteur limitatif n'est pas la température, mais la résultante des deux facteurs : halomorphie et surtout hydromorphie. Nous le désignons par une plante, exceptionnellement par plusieurs.

Il représente un *niveau* où les *conditions écologiques, tant physico-chimiques que biotiques*, sont optimales pour la plante dont il porte le nom et qui a été choisie pour y être l'espèce végétale dominante (*).

Dans certains cas, la *plante dominante* ne permet pas d'individualiser le niveau écologique, qui est alors déterminé en tenant

(*) Dominance, pris au sens de recouvrement maximum.

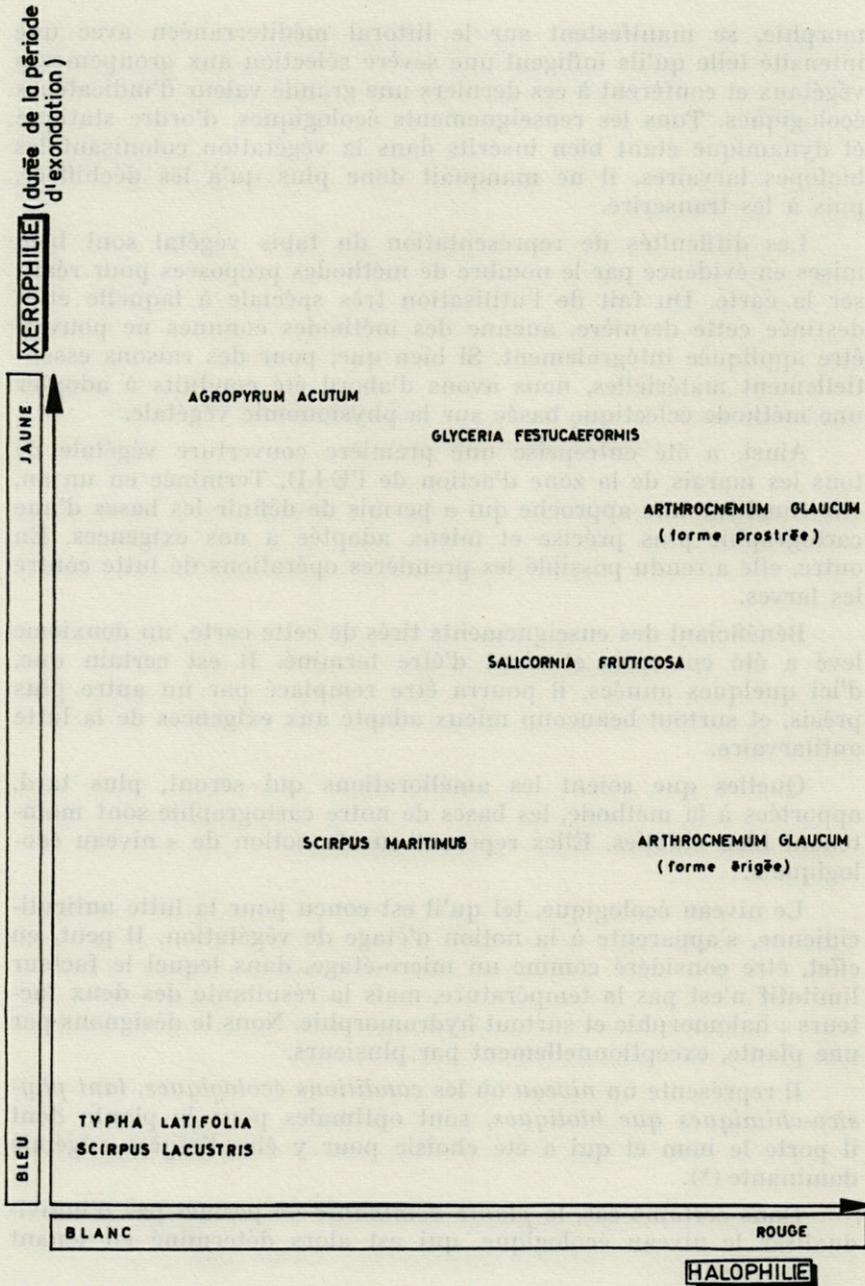


Fig. 1. — Diagramme des niveaux écologiques du « Midi » méditerranéen.

compte d'espèces caractéristiques, ou, plus rarement, de la vitalité de la dominante.

— *Glyceria festucaeformis* Neynh., peut être dominante dans deux niveaux écologiques différents. L'un, très fonctionnel, est établi sur un sol limono-argileux salé; l'autre, toujours stérile, correspond à un sol sableux. La présence de deux espèces, *Salicornia herbacea* L. dans le premier groupement et *Statice virgata* Wild. dans le second, permet l'individualisation des deux niveaux écologiques.

— *Juncus maritimus* Lamk., désignant un niveau écologique à longue période de submersion, pourra également se trouver, en dominante, à un niveau nettement supérieur, où la présence de plantes caractéristiques (*Agropyrum acutum* Roem., certaines psammophytes), ainsi que la vitalité diminuée de la dominante rendent possible la différenciation.

— *Phragmites communis* Trin., en peuplements monospécifiques, peut en raison de sa très grande plasticité, coloniser des plans d'eau permanents ou des stations fréquemment exondées. La taille des individus, voisine de 3 m, dans le premier biotope, dépasse rarement 1 m dans le second.

Le niveau écologique sera donc déterminé d'après :

- la dominance et la vitalité d'une ou plusieurs espèces végétales;
- la présence d'espèces végétales caractéristiques.

Sa présence en un lieu nous renseigne sur les caractéristiques physico-chimiques, biotiques et, tout particulièrement, sur la géomorphologie.

Tous les niveaux écologiques représentés sur la zone d'action de l'E.I.D. n'ont pas été cartographiés car la carte aurait été trop chargée et difficile à lire. Dans le choix effectué, il a été tenu compte à la fois, des critères floristiques et fauniques. Ainsi, à l'intérieur de l'aire de tolérance d'un Culicidé, la meilleure précision est recherchée et toutes les subdivisions floristiques possibles sont retenues; en dehors de cette aire, par contre, dans un but de simplification, plusieurs niveaux écologiques voisins sont souvent groupés.

La carte phyto-écologique actuelle comprend 18 niveaux écologiques comportant chacun plusieurs subdivisions.

En tenant compte des deux facteurs les plus importants : hydro-morphie et halomorphie, nous proposons pour représenter les niveaux écologiques un diagramme (fig. 1) à l'intérieur duquel chacun des niveaux correspond à l'aire de tolérance de la plante dominante.

Deux ou plusieurs espèces végétales dont l'écologie est voisine sont représentées sur ce diagramme par des *aires* d'habitat semblables et approximativement superposables. Elles désignent donc le même niveau écologique.

La précision des renseignements écologiques fournis par une plante est inversement proportionnelle à l'aire représentative de cette plante.

Une espèce végétale dont l'aire s'allonge parallèlement à l'axe des ordonnées est meilleure indicatrice de l'halomorphie que de l'hydromorphie.

Inversement, l'allongement de l'aire parallèlement à l'axe des abscisses caractérise une espèce meilleure indicatrice de l'hydromorphie que de la salinité.

A chaque niveau écologique est affectée une couleur :

- jaune pour un milieu xérophile,
- bleu » » hygrophile,
- rouge » » halophile,
- blanc » » dulçaquicole.

Ainsi, le niveau écologique à *Typha latifolia* L. et *Scirpus lacustris* L., milieu dulçaquicole et hygrophile sera cartographié en *bleu*. Une teinte rouge sera affectée au niveau écologique à *Salicornia fruticosa* L. moins hygrophile et plus halophile que le précédent. Enfin, le niveau écologique à *Scirpus maritimus* L. intermédiaire entre les deux précédents sera représenté par du *violet*.

Pour chacune des plantes cartographiées un *symbole* a été adopté. Se superposant à la couleur, une liste de symboles (au maximum quatre), indique, par ordre de dominance décroissante, les plantes présentes. La liste des symboles est dressée d'après le seul critère de dominance; l'espèce caractéristique n'est pas spécialement désignée. Le premier symbole, avec sa couleur, indique, en général à lui seul, le niveau écologique. Les suivants, parfois indispensables pour caractériser exactement le niveau écologique, mettent en évidence des nuances écologiques et permettent souvent des subdivisions. Ainsi, les quatre listes suivantes :

Aa.	Aa.	Aa.	Aa.
Iv.		Sf.	Fa.

désignent autant de subdivisions du niveau écologique à *Agropyrum acutum* Roem. (Aa.), dans lesquelles, *Inula viscosa* Ait (Iv.), *Salicornia fruticosa* L. (Sf.), et *Festuca arundinacea* Schreb. (Fa.) représentent l'espèce végétale dominante après *Agropyrum*.

Peuvent figurer dans la liste, des plantes, qui, dans d'autres stations, deviennent dominantes et représentent ainsi un autre niveau écologique. Certaines, très tolérantes au facteur hydromor-

phie, se rencontrent à plusieurs niveaux, elles n'en sont pas moins intéressantes, car elles peuvent, par exemple, renseigner sur l'halophilie, la texture du sol, etc.

L'échelle de la carte a été décidée en fonction de deux exigences : maniabilité et précision. C'est l'échelle au 1/5 000, qui a été retenue. Utilisée depuis déjà 5 ans, elle a donné entièrement satisfaction. Toutefois, pour les traitements aériens, une réduction au 1/25 000 ou 1/20 000 s'est imposée.

La photographie aérienne a été d'une très grande utilité, tant dans les levés topographiques que dans la définition des contours de végétation. Elle constitue le seul document de base.

Pour éviter toute différence d'interprétation personnelle, les agents chargés du levé botanique ont reçu sur le terrain une formation commune.

II. — UTILISATION DE LA CARTE PHYTO-ÉCOLOGIQUE

L'utilisation très spéciale à laquelle était destinée la carte phyto-écologique a présidé à la mise au point des méthodes de réalisation. Le document obtenu devait permettre une exploitation aisée et rationnelle.

Si la carte phyto-écologique s'est avérée comme étant un excellent « outil de travail », elle n'en demeure pas moins un instrument dont l'intérêt dépend, avant tout, des méthodes d'utilisation. Ces dernières, comme la méthode de réalisation ne sont pas apparues spontanément. Elles ont été judicieusement élaborées à partir de toutes les observations effectuées sur le terrain.

La carte phyto-écologique de l'E.I.D., telle qu'elle est conçue actuellement, permet :

- le repérage des gîtes larvaires potentiels de tous les Culicidés vulnérants;
- la délimitation des surfaces positives en *Aedes*.

Nous examinerons successivement chacune de ces deux utilisations.

A) REPÉRAGE DES GÎTES LARVAIRES POTENTIELS

Il repose sur l'écologie des différentes espèces culicidiennes. Connaissant les caractéristiques du biotope larvaire d'un Culicidé,

la simple lecture de la carte phyto-écologique fait apparaître aussitôt les zones devant être considérées comme gîtes potentiels.

Cette première utilisation rend possible la *programmation* de toute lutte chimique, biologique ou physique, dont l'élément de base est représenté par la superficie des gîtes potentiels de chacune des espèces vulnérantes.

Indispensable dans la préparation d'une campagne de démoustication, le repérage du gîte larvaire potentiel demeure également très utile dans la *conduite des opérations* proprement dites. Il permet, dans ce dernier cas, d'orienter la prospection, et ainsi de la rendre plus efficace.

Dans le cas de la prospection larvaire d'*Aedes caspius* Pall. et *A. detritus* Hal. de vastes surfaces (certaines sansouïres à *Arthrocnemum glaucum* Ung. Stern., certaines phragmitaies monospécifiques) seront délaissées, car non fonctionnelles; la carte écologique sert à les repérer.

L'intérêt de ce mode d'utilisation de la carte est évidemment lié à la parfaite connaissance de l'écologie des Culicidés. Ainsi, orientons nous nos efforts vers ce genre de recherche.

B) DÉLIMITATION DES SURFACES POSITIVES EN *AEDES*.

Les œufs d'*Aedes caspius* et *A. detritus* sont déposés sur le sol humide de marais halophiles. Leur éclosion, qui nécessite la réunion de plusieurs conditions, la première étant la mise en eau, se produit, pour une même espèce, de façon synchrone sur les zones dont les caractéristiques physico-chimiques et biotiques sont identiques.

Le temps qui s'écoule, de l'éclosion à l'apparition des imagos, peut ne pas excéder 7 jours. Du fait que seuls les stades larvaires sont vulnérables et qu'une éclosion peut intéresser tous les biotopes larvaires du littoral, il résulte qu'une superficie voisine de 50 000 ha doit être prospectée en 4 jours. Ceci n'est possible que par l'utilisation rationnelle de la carte phyto-écologique.

En 1964, le Professeur RIOUX (5) précisait : « ... en suivant, au jour le jour, les fluctuations de la nappe par rapport à la végétation, il était possible de prévoir à quel niveau les éclosions d'*Aedes (O) caspius* allaient se produire... ».

Le principe étant posé, nous devons le mettre en application.

Les premiers essais d'utilisation de la carte phyto-écologique ont été effectués en 1964. A l'heure actuelle les résultats sont encourageants, mais beaucoup de perfectionnements restent encore à

apporter. La lenteur des progrès réalisés met en évidence l'importance des difficultés auxquelles nous nous sommes heurtés et qui, pendant un certain temps, ont masqué l'intérêt de la carte écologique à beaucoup d'entre nous. Ces difficultés sont dues essentiellement à l'hétérogénéité du littoral méditerranéen et à l'extrême variabilité des fluctuations de l'hydromorphisme.

L'éclosion des œufs d'*Aedes* ne pouvant se produire qu'à la suite d'une mise en eau du gîte de ponte, il importe donc, en premier, de pouvoir *délimiter les zones nouvellement inondées*.

Ceci impose que soit connue la hauteur de la lame d'eau recouvrant les sols en toute station et à tout moment : problème qui paraît, à priori, insoluble et qui n'aurait jamais trouvé de solution sans l'utilisation de la végétation comme indicateur.

Les fluctuations de la nappe superficielle sont, en effet, complexes; elles dépendent d'un grand nombre de facteurs dont l'intensité varie d'un point à l'autre. Si bien que le synchronisme des mises en eau n'intervient que sur des surfaces restreintes. Un coup de mer pourra, par exemple, influencer la totalité des marais du littoral, provoquant des variations de niveau qui seront différentes d'un gîte larvaire à un autre.

Nous avons donc été conduits à *délimiter des zones où la mise en eau se produit toujours de façon synchrone*, quelle que soit l'intensité des divers facteurs intervenant. Nous désignons ces zones par le terme d'« unité de mise en eau ».

L'individualisation des *unités de mise en eau* n'apparaît pas toujours nettement de prime abord. C'est seulement l'étude approfondie de l'hydromorphisme, combinée à celle de la carte écologique et de la carte des éclosions (*) qui permet cette délimitation.

La superficie est très variable, allant de quelques mètres carrés à plusieurs centaines d'hectares. Pour des raisons essentiellement matérielles, nous avons évité la délimitation de surfaces trop restreintes.

Le mode de mise en eau a joué sur le littoral méditerranéen un rôle primordial dans la formation de l'unité de mise en eau dont il a directement influencé avec plus ou moins d'intensité la pédogenèse, la configuration des terrains et par conséquent la flore et la faune.

En nous basant uniquement sur l'hydromorphisme, il nous a été possible d'individualiser cinq catégories d'*unités de mise en eau* qui peuvent également être caractérisées par leur type de sol,

(*) Carte des éclosions : carte sur laquelle sont indiquées pour chaque mise en eau les surfaces intéressées par l'éclosion.

leur composition floristique et faunique. Ce sont :

- l'unité de mise en eau de bord de mer,
- » » » de bord de mer et piedmont,
- » » » de bord d'étang,
- » » » de bord d'étang et piedmont,
- » » » intérieure.

Dans un grand ensemble écologique (*) peuvent exister des unités appartenant à un seul, à plusieurs ou à tous les types désignés ci-dessus. L'action anthropique a multiplié le nombre d'unités de mise en eau initialement existantes, tout en rendant leur délimitation plus délicate.

Ces unités étant délimitées, comment *suivre les fluctuations de la nappe* à l'intérieur de chacune d'elles ? Les chiffres donnés par une échelle limnimétrique, normalement graduée en unités de longueur, ne pourraient être reportés sur notre carte phyto-écologique dont l'unité de mesure est le niveau écologique. Ainsi, devons-nous exprimer les fluctuations de la nappe avec cette même unité de mesure d'après la lecture d'échelles limnimétriques spéciales, matérialisées par les « successions végétales » (fig. 2 et 3).

Il suffit d'examiner un petit nombre de successions végétales pour se rendre compte de leur complexité. Celle-ci est bien mise en évidence par les quelques exemples suivants. Les niveaux écologiques y sont indiqués d'amont en aval :

— ETANG DU GRAZEL, AUDE

Agropyrum acutum
Obione portulacoïdes, *Glyceria festucaeformis*
Arthrocnemum glaucum (forme prostrée)
Salicornia fruticosa
Salicornia radicans
Arthrocnemum glaucum (forme érigée).

— ETANG DE L'AUTE, AUDE

Agropyrum acutum
Glyceria festucaeformis
Salicornia fruticosa
Salicornia herbacea
Juncus maritimus
Scirpus maritimus

(*) Grand ensemble écologique : bassin versant d'un étang, ou partie aval de celui d'un torrent côtier ou d'un fleuve, soumis dans son ensemble aux mêmes phénomènes généraux d'hydromorphie.

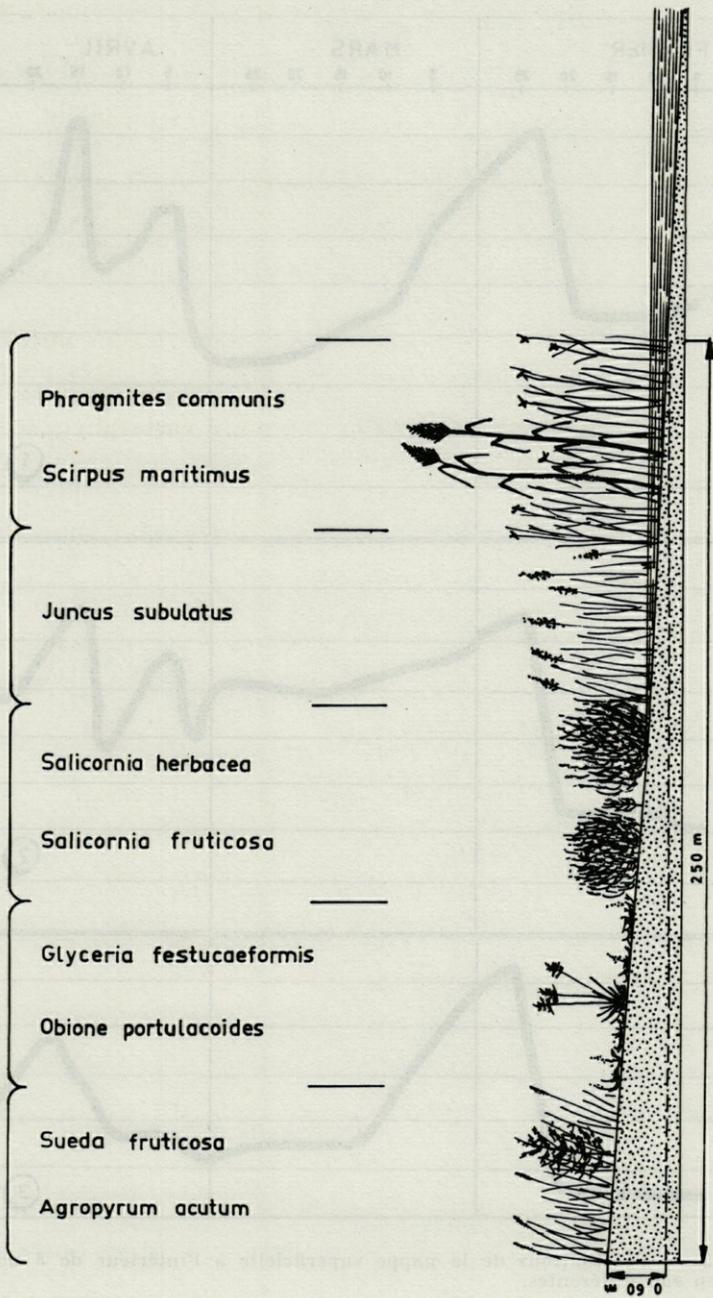


FIG. 2. — Succession végétale observée sur la bordure est de l'étang de l'Or, Hérault.

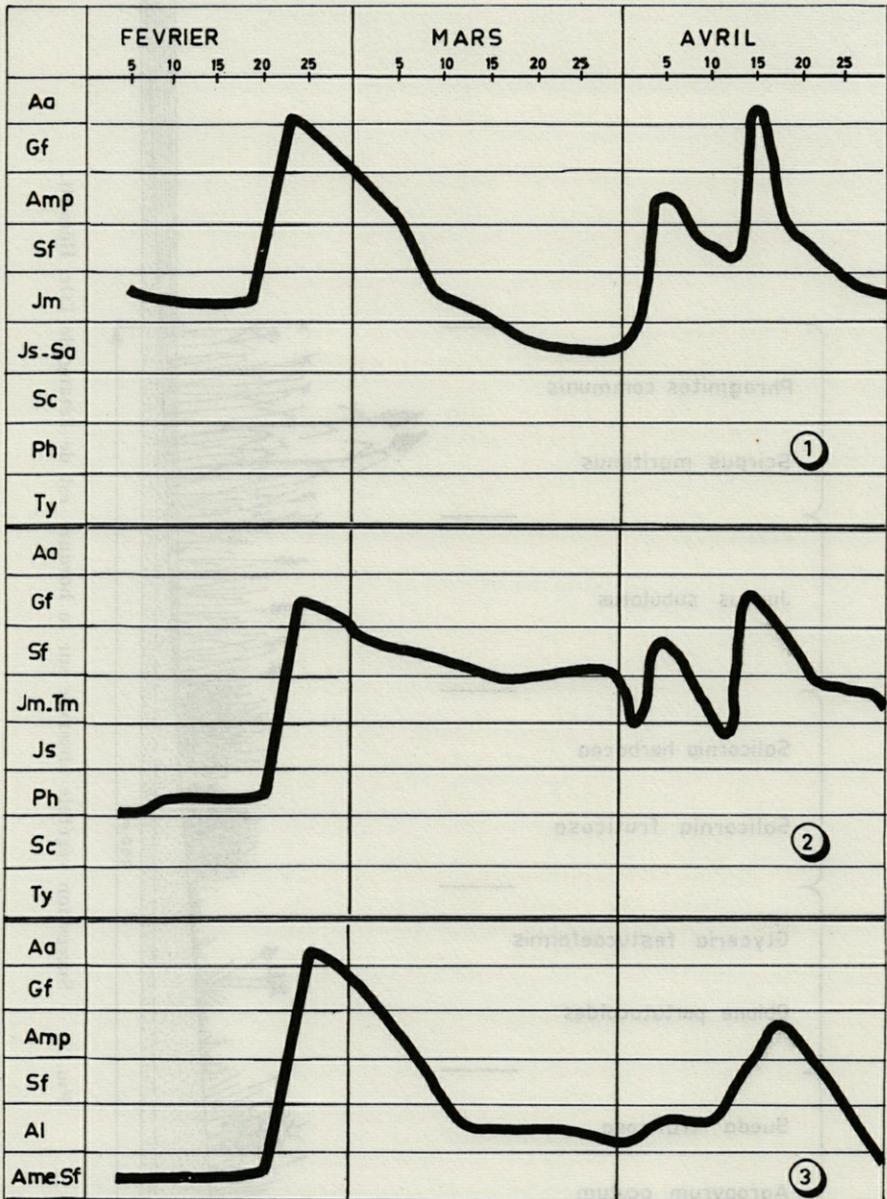


FIG. 3. — Fluctuations de la nappe superficielle à l'intérieur de 3 unités de mise en eau différentes.

— BAIE DE LA CAPOUILLÈRE, ETANG DE L'OR, HÉRAULT

Agropyrum acutum
Salicornia fruticosa
Salicornia herbacea
Scirpus maritimus

— ETANG DE L'ŒIL DE CHAT, SIGEAN, AUDE

Agropyrum acutum
Salicornia fruticosa
Juncus subulatus
Scirpus maritimus

— PETIT CHAUMONT, LE GRAU-DU-ROI, GARD

Agropyrum acutum
Glyceria festucaeformis
Juncus subulatus
Salicornia fruticosa
Arthrocnemum glaucum

— PONT DU LIÈVRE, ETANG DE L'OR, HÉRAULT (fig. 2)

Agropyrum acutum
Obione portulacoides, *Glyceria festucaeformis*
Salicornia fruticosa, *Salicornia herbacea*
Juncus subulatus
Scirpus maritimus, *Phragmites communis*

— ETANG DU CHARNIER, GARD

Salicornia fruticosa
Juncus maritimus
Scirpus maritimus
Scirpus littoralis
Phragmites communis.

Certains niveaux écologiques ne se rencontrent que dans une seule catégorie d'unité de mise en eau; d'autres sont présents dans plusieurs unités, mais y occupent des positions différentes.

La géomorphologie intervient également dans l'implantation des niveaux écologiques. Par exemple, une pente trop accentuée éclipse un ou plusieurs groupements végétaux.

Enfin, deux points distincts d'une même unité de mise en eau situés à la même côte, peuvent être colonisés par deux groupements végétaux différents. C'est le cas d'un biotope larvaire qui, alimenté

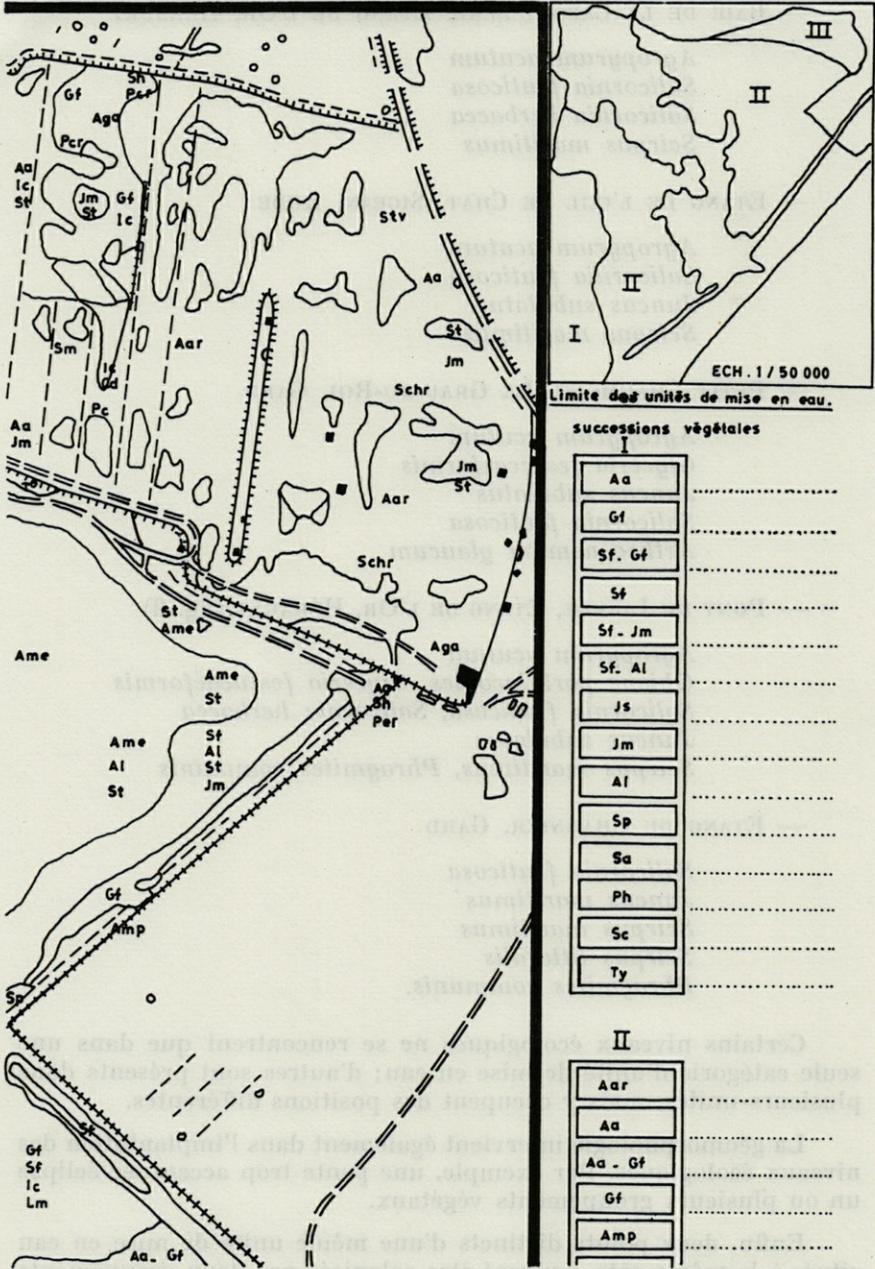


FIG. 4. — Extrait de carte phyto-écologique avec limite des unités de mise en eau et successions végétales.

sur l'un de ses côtés, par une eau saumâtre, reçoit de l'eau douce sur un autre côté.

En définitive, bien qu'il soit possible de classer toutes les unités de mise en eau en catégories bien définies, l'enregistrement des fluctuations du niveau d'eau à l'intérieur de chacune d'elles et son utilisation pour la définition des surfaces nouvellement inondées exigent que les successions végétales soient dressées pour chaque cas particulier.

Ainsi, grâce à l'individualisation des unités de mise en eau et à l'établissement de leurs successions végétales, l'examen de la carte phyto-écologique permet de délimiter sans difficulté les zones nouvellement inondées.

Les limites des unités de mise en eau et successions végétales indispensables à la compréhension de la carte phyto-écologique sont indiquées dans la légende (fig. 4).

Les zones nouvellement inondées ne sont pas, pour autant, fonctionnelles. La mise en eau est, en effet, une cause d'éclosion nécessaire mais non suffisante.

Une prospection larvaire de ces surfaces est donc indispensable; elle définit pour chaque unité de mise en eau le niveau écologique positif. L'extrapolation à l'intérieur d'un certain niveau écologique d'une même unité de mise en eau, qui est par définition possible, permet, grâce à la carte phyto-écologique, de connaître aussitôt les surfaces réellement positives.

La délimitation des surfaces positives en *Aedes*, à l'intérieur d'une même unité écologique comprend donc quatre phases principales :

- enregistrement des variations de la nappe superficielle en fonction de la végétation;
- délimitation des surfaces nouvellement inondées, grâce à la carte phyto-écologique;
- prospection des surfaces nouvellement inondées, pour définir les niveaux écologiques positifs;
- délimitation des surfaces positives grâce à la carte phyto-écologique.

III. — ÉVOLUTION DE LA CARTE PHYTO-ÉCOLOGIQUE

Si la carte phyto-écologique a déjà fait la preuve de son utilité dans la préparation et la conduite des opérations de démoustication, il n'en demeure pas moins que ses méthodes de levé et d'utilisation

demandent à être perfectionnées. C'est à cela que nous consacrons les recherches entreprises.

Ces études sont réalisées à deux échelles bien différentes. Les unes, concernent la totalité de notre zone d'action; elles fournissent un très grand nombre de renseignements, dont la normalisation permet une exploitation rationnelle. Les autres ne se déroulent que dans un petit nombre de stations, dont certaines, ont été choisies à l'extérieur des zones de traitement; les renseignements recueillis sont moins nombreux, mais plus complets et d'une précision meilleure.

Elles sont très variées, mais convergent toutes vers un sujet central : l'écologie des Culicidés (écologie de l'éclosion et du stade larvaire) et, plus particulièrement, l'établissement des corrélations existant entre le moustique et la phytocécose.

L'évolution de la carte phyto-écologique, déjà constatée, va donc se poursuivre en fonction de l'avancement des études. Elle se produira essentiellement dans le sens d'une meilleure définition du niveau écologique, accompagnée de l'individualisation de certaines de ses subdivisions. Parmi les espèces végétales actuellement cartographiées, il en est qui seront délaissées au profit d'autres, reconnues meilleures indicatrices écologiques.

Cette évolution de la carte aura une incidence directe sur les opérations de démoustication. Elle permettra, d'une part, d'améliorer la rentabilité, en réduisant l'écart existant entre les superficies traitées et les superficies réellement positives, d'autre part, d'augmenter l'efficacité en facilitant la prospection des gîtes larvaires.

IV. — AUTRES APPLICATIONS DE LA CARTE PHYTO-ÉCOLOGIQUE

Avant d'entreprendre la démoustication d'autres régions de France, la question suivante se pose : les méthodes de réalisation et d'utilisation de la carte phyto-écologique, mises au point sur le littoral méditerranéen, sont-elles applicables ailleurs ?

Cela ne fait absolument aucun doute. Les missions qui nous ont été confiées dans les départements : Charente-Maritime et Corse, d'une part, Ain-Isère-Savoie, Oise et Seine-et-Marne, d'autre part, nous ont permis de le vérifier.

Dans toutes ces régions, les niveaux écologiques, bien individualisés, permettent l'établissement d'une carte phyto-écologique semblable à celle dressée pour le littoral méditerranéen.

En *Charente-Maritime* et en *Corse*, départements soumis à l'influence de la mer, la plupart des niveaux écologiques cartographiés sur le littoral méditerranéen se retrouvent.

Une certaine extrapolation est donc possible, mais elle devra être faite avec prudence.

En effet, les différences climatiques et, pour la *Charente-Maritime*, une géomorphologie totalement modifiée par l'homme entraînent d'importantes modifications dans l'installation de la flore et de la faune culicidienne :

— le niveau écologique à *Juncus acutus* L. présent sur le littoral méditerranéen, exceptionnellement inondé, n'est pratiquement jamais fertile. Sur le littoral corse, il existe également un niveau écologique à *Juncus acutus* L. mais, très fonctionnel, il ne peut être considéré comme l'équivalent du précédent.

— *Obione portulacoïdes* L. représente sur le littoral méditerranéen un niveau écologique situé en amont du niveau écologique à *Salicornia fruticosa* L. Or, sur le littoral atlantique, il existe deux niveaux écologiques à *Obione portulacoïdes* L. dont le plus développé se trouve en aval du niveau à *Salicornia fruticosa* L., lorsqu'il existe. Il a évidemment une signification écologique différente.

Pour l'ensemble des départements intérieurs que nous avons prospectés *Ain-Isère*, *Savoie*, *Oise* et *Seine-et-Marne*, il existe également une certaine similitude dans les niveaux écologiques et une extrapolation, certes prudente, y sera aussi possible.

Dans ces différentes régions, littorales ou continentales, une carte phyto-écologique, réalisée suivant les mêmes méthodes, pourra donc être utilisée de la même façon que dans le *Midi méditerranéen*. Elle servira au repérage des gîtes potentiels de tous les *Culicidés* et à la délimitation des surfaces positives en *Aedes*, dont les œufs quiescents éclosent après mise en eau.

Si la carte phyto-écologique est indispensable à toute opération de démoustication rationnelle, elle va se révéler d'une aussi grande utilité dans la lutte contre les *Cératopogonidés* anthropophiles. Notre carte phyto-écologique actuelle pourra, sous réserve de quelques modifications, être utilisée dans ce but.

Certains niveaux écologiques, négligés, car non fonctionnels en *Culicidés*, devront être cartographiés pour permettre le repérage des gîtes larvaires à *Cératopogonidés*.

CONCLUSION

La première carte phyto-écologique au 1/5 000^e, conçue dans un but de démoustication, a été réalisée, en 1964, sur l'initiative du Professeur RIOUX.

La mise au point des méthodes de réalisation et d'utilisation bénéficiant de nombreuses observations, progresse régulièrement ; néanmoins, elle se heurte à l'hétérogénéité des biotopes larvaires temporaires.

Le NIVEAU ÉCOLOGIQUE, pris comme base de cartographie renseigne sur les caractéristiques biotiques et physico-chimiques du biotope larvaire et confère à la carte une grande précision topographique d'où découle la plus appréciable de ses fonctions.

L'utilisation de la carte phyto-écologique nécessite l'individualisation des UNITÉS DE MISE EN EAU, définies uniquement d'après l'hydromorphie, et l'établissement des SUCCESSIONS VÉGÉTALES pour chacune d'elles. Elle conduit au repérage des gîtes larvaires potentiels et à la délimitation des zones d'éclosions d'*Aedes* que la lutte antilarvaire rend indispensables.

RÉSUMÉ

Les auteurs exposent les raisons qui les ont conduit à dresser la carte de la végétation halomorphe et hydromorphe pour dépister les gîtes larvaires à Culicidés permettant de diriger sur ces derniers la lutte antilarvaire.

Ils exposent en un premier temps leur méthode de travail et la normalisation nécessaire pour dresser une carte qui soit un document exploitable pour la lutte.

En un deuxième temps, ils mettent en évidence l'intérêt de la carte phyto-écologique par des exemples judicieusement choisis.

L'extrapolation d'une telle carte dressée pour le Midi de la France pourra être effectuée à d'autres régions après certaines modifications et avec beaucoup de prudence.

SUMMARY

The authors state the reasons which led them to construct a map of the hydromorphic and halomorphic vegetation in order to find the Culicid larval niches allowing the application of antilarval control.

They expose at first their working method and the necessary standard of laying down a map which will be an useful guide for the control.

Secondly they show the interest of the phyto-ecological map by carefully chosen examples.

The extrapolation of such a map laid down for the south of France can be carried out for the other areas, after some modifications and with much care.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Autoren legen die Gründe dar, die sie veranlasst haben, eine Karte der halomorphen und hydromorphen Vegetation aufzunehmen. Dadurch sollen die Aufenthaltsorte von Culicidenlarven ausfindig gemacht und ihnen der Kampf angesagt werden.

Zuerst einmal führen sie in ihre Arbeitsmethode ein und zeigen die Normungen auf, die notwendig sind, um ein für dieses Unterfangen brauchbares Dokument zu bekommen.

Anhand ausgewählter Beispiele weisen sie in einem zweiten Teil auf die Bedeutung dieser phytoökologischen Karte hin.

Mit einigen Modifikationen und der nötigen Vorsicht kann diese für Südfrankreich aufgenommene Karte auch auf andere Regionen übertragen werden.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAUN-BLANQUET, J., N. ROUSSINE et R. NÈGRE, 1951. Les groupements végétaux. France méditerranéenne. Paris. C.N.R.S. : 297 p.
- CORRE, J.J., 1961-1962. Une zone de terrain salé en bordure de l'étang de Mauguio. Etude du milieu et de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, ser. B, 6 (2) : 105-151 et 7 (1) : 11-48.

- GOUNOT, M., 1961. Les méthodes d'inventaire de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, sér. B, 6 : 7-75.
- RIOUX, J.A., 1958. Les Culicidés du « Midi » méditerranéen. Paris, Lechevalier éd. : 304 p.
- RIOUX, J.A., H. CROSET, G. GRAS et B. JUMINER, 1964. Priorité aux méthodes antilarvaires dans la lutte contre les *Aedes* halophiles en Languedoc-Roussillon. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 41 (3/4) : 385-395, 3 pl.
- RIOUX, J.A., H. CROSET, J.J. CORRE, P. SIMONNEAU et G. GRAS, 1967. Les bases phyto-écologiques de la lutte anticulicidienne. Cartographie des biotopes larvaires. Ses applications opérationnelles dans le Midi méditerranéen. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 42 (6) : 665-680.

Reçu le 12 septembre 1969.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Autoren legen die Gründe dar, die sie veranlassen haben, eine Karte der halomeren und hydromeren Vegetation aufzunehmen. Dadurch sollen die Anzeilkarte von Culicidlarven unabhängig gemacht und ihnen der Kampf angesetzt werden. Zuerst einmal führen sie in ihre Arbeitstheorie ein und zeigen die Normungen auf, die notwendig sind, um ein für diesen Zweck geeignetes Dokument zu bekommen. Anhand angegebener Beispiele weisen sie in einem zweiten Teil auf die Bedeutung dieser phytökologischen Karte hin. Mit einigen Modifikationen und der nötigen Vorsicht kann diese für Südtansien aufgenommene Karte auch auf andere Regionen übertragen werden.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAY-DANQUIN, J., N. BOUSSIER et R. NÉON, 1951. Les groupements végétaux France méditerranéenne. Paris, E.N.S., 285 p.
- COATE, J.J., 1961-1962. Une zone de terrain méso-humide de l'étau de Manguet. Étude de milieu et de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, sér. B, 6 (2) : 102-151 et 1 (1) : 11-45.

PSEUDOCEPHALOTREMA PYRENAICA
n. gen., n. sp., (TREMATODA)
PARASITE DE *NEOMYS FODIENS* (PENNANT)
DANS LES PYRÉNÉES.
POSITION TAXONOMIQUE
DES GENRES *CEPHALOTREMA* BAER, 1943
ET *PSEUDOCEPHALOTREMA* n. gen.

par C. COMBES et J. JOURDANE
C.S.U., 66-Perpignan

SOMMAIRE

Description d'une nouvelle espèce de Digène dans les Pyrénées, *Pseudocephalotrema pyrenaica*, n. gen., n. sp., comme parasite de *Neomys fodiens*. Les auteurs la comparent avec *Cephalotrema minutum* Baer, 1943, et discutent la position taxonomique des deux genres.

Au cours des recherches éco-parasitologiques que nous poursuivons chez les Mammifères Insectivores pyrénéens, nous avons eu l'occasion de rencontrer, chez la Musaraigne d'eau, *Neomys fodiens*, un Digène que nous n'avons pu rapporter à une espèce connue. Nous en donnons ci-après la description.

DESCRIPTION DE L'ESPÈCE

Hôte définitif : *Neomys fodiens* (Pennant).

Habitat : rectum et partie distale du colon.

Localité : Cerdagne (Pyrénées-Orientales).

Matériel de description : 20 exemplaires adultes colorés au carmin et montés *in toto*;

2 individus débités en coupes sériées.

Le parasite présente un corps aplati affectant une forme générale ovulaire. Selon l'état de contraction, ses dimensions peuvent varier dans de larges proportions : 207 à 435 μ de longueur sur 150 à 235 μ de largeur au niveau des testicules (moyenne $307 \times 187 \mu$). La cuticule, de 1,5 à 2 μ d'épaisseur, est spinulée sur toute sa surface.

La ventouse orale, circulaire, de 37 à 57 μ de diamètre suivant son état de contraction (moyenne 47 μ), est située au milieu du corps. Le rapport ventousaire, $\frac{VO}{VV}$, est égal à 1,6.

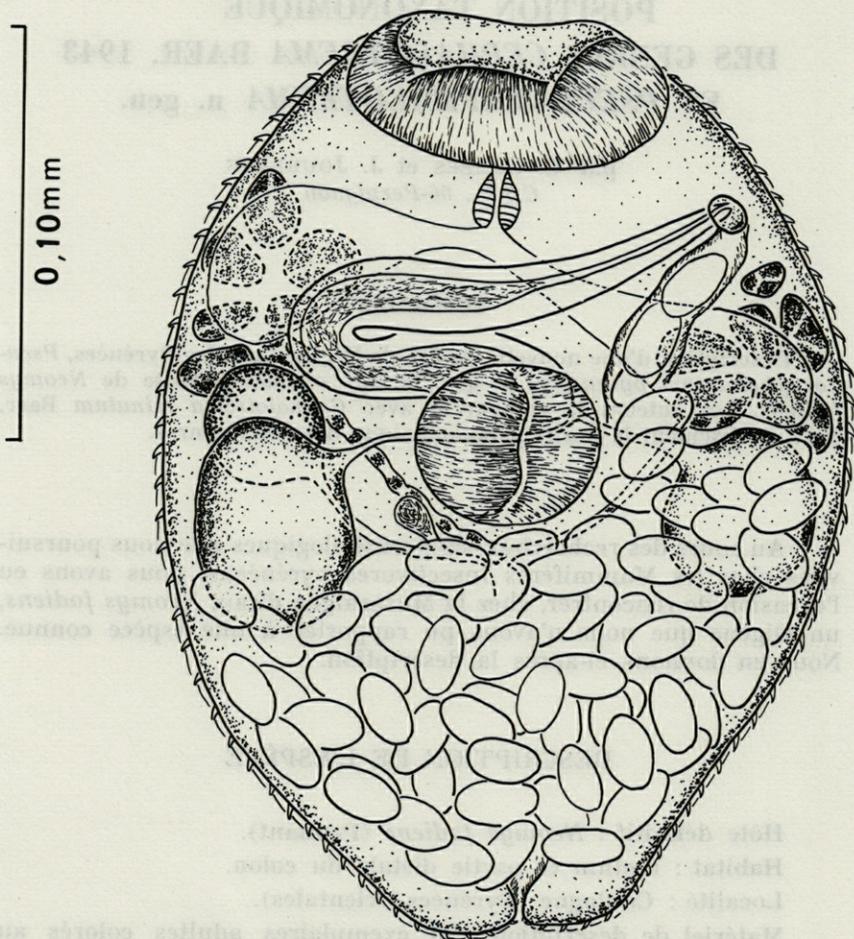


FIG. 1. — *Pseudocephalotrema pyrenaica* n. gen., n. sp. Distome mûr, vue ventrale.

APPAREIL DIGESTIF :

Le prépharynx, très réduit, n'est visible que lorsque le Ver est très étiré, de sorte que le pharynx apparaît très souvent au contact de la ventouse orale. Ce dernier, sub-sphérique, de $10\ \mu$ de diamètre, donne naissance directement aux 2 caecums intestinaux qui s'étendent jusqu'au bord antérieur des testicules, au niveau desquels ils s'élargissent considérablement et mesurent de 30 à $37\ \mu$ de diamètre.

APPAREIL GÉNITAL :

Le pore génital occupe une position latéro-ventrale gauche, à mi-distance entre le bord antérieur du testicule et l'avant du parasite.

Appareil génital mâle :

Les testicules sont inégaux, le gauche étant sphérique, de $47\ \mu$ de diamètre en moyenne, le droit prenant assez souvent une forme ovale ($47 \times 55\ \mu$ en moyenne). Ils sont situés latéralement de part et d'autre de la ventouse ventrale. Les canaux efférents, qui naissent antérieurement au bord interne de chaque testicule, convergent presque au contact de la poche du cirre. Cette dernière, très développée, repliée sur elle-même, s'étend en avant de l'acétabulum. Sa partie postérieure, après avoir reçu le très court canal déférent au niveau du bord gauche de la ventouse ventrale, s'étale transversalement en coiffant ou en recouvrant partiellement la ventouse. Avant d'arriver au niveau de l'ovaire, la poche du cirre se recourbe pour se diriger vers le pore génital en se rétrécissant progressivement. Sa partie antérieure mesure en moyenne $115\ \mu$ de long. Le diamètre maximum de la poche du cirre est de $25\ \mu$ en moyenne. Ses $2/3$ postérieurs sont occupés par une importante vésicule séminale.

Appareil génital femelle :

L'ovaire, subsphérique, est situé en avant du testicule droit, soit à son contact, soit recouvrant partiellement son pôle antérieur. Sa taille varie de 30 à $50\ \mu$ de diamètre (moyenne $38\ \mu$). L'oviducte part de son quadrant inférieur interne et se dirige vers le bord postérieur de la ventouse ventrale au niveau duquel se situe l'ootype. Sur son trajet il reçoit le contenu d'un réceptacle séminale ($13\ \mu$ de diamètre) situé entre la ventouse ventrale et le testicule droit.

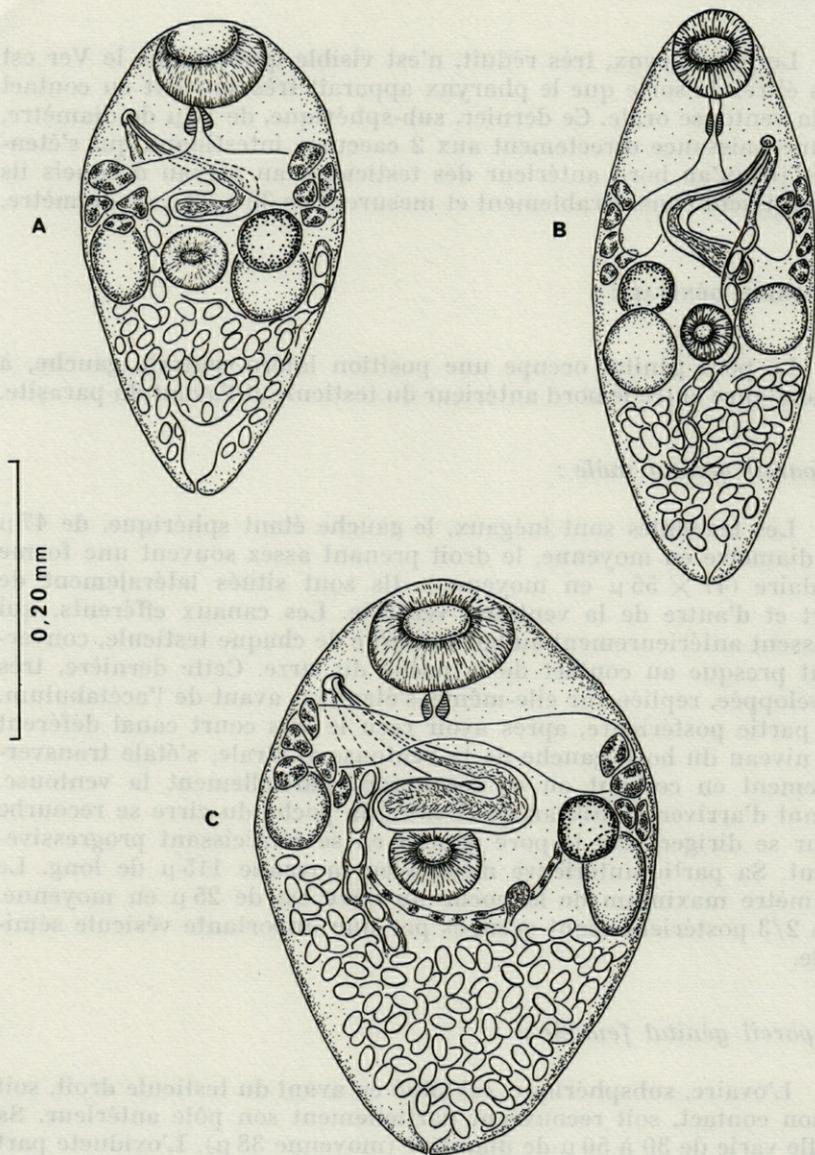


FIG. 2. — *Pseudocephalotrema pyrenaica* n. gen., n. sp. Divers aspects du distome. (A et C : vues dorsales; B : vue ventrale).

Les vitellogènes sont constitués par 2 groupes de 4 à 8 follicules situés en avant des testicules et ne s'étendent jamais au-delà du niveau de la bifurcation intestinale. Les 2 vitellogènes transversaux dessinent un V très ouvert de part et d'autre de l'acétabulum. De leur point de confluence part un vitellogène médian, très court mais parfaitement visible chez certains individus.

Les circonvolutions de l'utérus occupent toute la partie postérieure du Digène. Vers l'avant, seules quelques anses peuvent parfois déborder le testicule gauche. La branche terminale de l'utérus chemine entre l'acétabulum et le testicule gauche avant de déboucher au pore génital. Il ne semble pas y avoir de métraterme différencié. Les œufs sont très nombreux, operculés, et mesurent $19-21 \mu \times 10-12 \mu$ (moyenne : $20 \times 11 \mu$).

APPAREIL EXCRÉTEUR :

La vésicule excrétrice a la forme d'un Y dont la branche impaire est très courte. Les 2 autres branches remontent jusqu'au bord postérieur des testicules.

DISCUSSION

ATTRIBUTION GÉNÉRIQUE DE L'ESPÈCE DÉCRITE :

Par certains de ses caractères ce Digène montre des affinités avec le genre *Cephalotrema* Baer, 1943. L'espèce que nous décrivons ne répond cependant pas à la diagnose de ce genre. Les caractères différentiels qui s'en écartent et permettent de l'individualiser sont les suivants : caecums intestinaux courts, prétesticulaires; pore génital latéro-ventral, sur le côté gauche, à mi-distance entre le testicule et le bord antérieur du Ver; glande vitellogène formée d'un petit nombre de follicules; anses utérines beaucoup plus nombreuses, occupant tout l'espace post-testiculaire.

Les caractères sus-mentionnés, constants chez tous nos spécimens, justifient la création d'un nouveau genre pour lequel nous proposons la diagnose suivante :

Pseudocephalotrema n. gen. : *Pleurogenetinae* de petite taille à ventouses bien développées, la ventouse ventrale se trouvant au milieu du corps. Cuticule totalement spinulée. Testicules disposés symétriquement de part et d'autre de l'acétabulum. Poche du cirre

précacétabulaire et repliée sur elle-même. Ovaire en avant du testicule droit ou le recouvrant partiellement. Utérus dessinant de nombreuses boucles dans toute la partie postérieure du corps. Glandes vitellogènes peu développées, formant deux grappes latérales en avant des testicules. Pore génital latéro-ventral, à mi-distance entre le bord antérieur du Digène et le testicule gauche.

Espèce-type : *Pseudocephalotrema pyrenaica* n. sp.

POSITION TAXONOMIQUE DES GENRES *Cephalotrema* ET *Pseudocephalotrema* n. gen. :

D'après les clés de détermination de YAMAGUTI (1958) et de SKRJABIN (1964), le genre *Pseudocephalotrema* trouve place dans la famille des *Lecithodendriidae* Odhner, 1910 parmi les *Pleurogenetinae* Neiland, 1951. Nous retrouvons en effet chez ce genre la plupart des caractères des représentants de cette sous-famille : caecums intestinaux courts; position anté-acétabulaire de la poche du cirre; ovaire ovulaire et prétesticulaire; zones vitellines peu développées, en avant des testicules; vésicule excrétrice nettement en Y.

Quant au genre *Cephalotrema*, placé par BAER (1943) dans la famille des *Lecithodendriidae*, il a été depuis inclu par YAMAGUTI (1958) et SKRJABIN (1948) dans celle des *Prosthogonimidae*. Nous pensons que son maintien dans cette famille est très discutable, si l'on avance pour seul caractère la position antérieure, près de la ventouse orale, du pore génital. Les genres de cette famille très homogène montrent en effet des caractères parfaitement constants que nous ne retrouvons pas chez le genre *Cephalotrema* : ovaire très lobé, situé entre les deux testicules; zones vitellines bien développées, descendant au-dessous du niveau de l'acétabulum; anses utérines dépassant antérieurement la ventouse ventrale. Par ses caractères communs avec le genre que nous venons de décrire, le genre *Cephalotrema* montre au contraire des affinités certaines avec les *Pleurogenetinae*.

Malgré l'absence de caractères sur les stades larvaires et de données sur la formule excrétrice, nous pensons que la place des genres *Cephalotrema* et *Pseudocephalotrema* dans la sous-famille des *Pleurogenetinae* est parfaitement acceptable et doit être conservée en l'état actuel de nos connaissances.

RÉSUMÉ

Une nouvelle espèce de Digène, *Pseudocephalotrema pyrenaica* n. gen., n. sp., parasite de *Neomys fodiens*, est décrite dans les Pyrénées. Cette espèce est comparée avec *Cephalotrema minutum* Baer,

1943. La position taxonomique des deux genres *Pseudocephalotrema* n. gen. et *Cephalotrema* est discutée.

SUMMARY

A new species of *Digenea*, *Pseudocephalotrema pyrenaica* n. gen., n. sp., a parasite of *Neomys fodiens*, is described from the Pyrenees. This species is compared with *Cephalotrema minutum* Baer, 1943. The taxonomic position of the two genera *Pseudocephalotrema* n. gen. and *Cephalotrema* is discussed.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine neue Art von *Digenea*, *Pseudocephalotrema pyrenaica* n. gen., n. sp., wird in den Pyrenäen als Parasit von *Neomys fodiens* beschrieben. Sie wird mit *Cephalotrema minutum* Baer, 1943, verglichen, und die systematische Stellung der beiden Gattungen wird diskutiert.

BIBLIOGRAPHIE

- BAER, J.G., 1932. Contribution à la faune helminthologique de la Suisse. *Rev. suisse Zool.*, **39** : 1-56.
- BAER J.G., 1943. Les Trématodes parasites de la Musaraigne d'eau *Neomys fodiens* (Schreb.). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, **68** : 33-84.
- MACY R. et D. MOORE, 1958. The life-cycle of *Opisthioglyphe locellus* Kossack, 1910, with a redescription of the species. *Trans. Am. Micr. Soc.*, **77** (4) : 413-422.
- POJMANSKA, T., 1957. Internal Parasites (Cestoda, Trematoda) of Field Micromammals from the Environment of turew near Poznan. *Acta Parasit. polon.*, **5** : 117-161.
- POJMANSKA T., 1959. Metacercariae of Some Brachylemidae (Trematoda) in land Snails of the Biolowieza National Park. *Acta Parasit. polon.*, **7** : 343-370.
- PROKOPIC J., 1959. The parasitic Helminths of *Insectivora* in CSR. *Cs. parasitologie*, **6** (2) : 87-134.
- SKRJABIN K.I., 1964. Keys to the Trematodes of Animals and Man. *University of Illinois Press, Urbana* : 351 p.

- VAUCHER Cl. et HUNKELER, 1967. Contribution à l'étude des Cestodes et des Trématodes parasites des Micromammifères de Suisse. I. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 90 : 161-184.
- YAMAGUTI S., 1958. *Systema helminthum* I. The digenetic Trematodes of Vertebrates (2 parts). *Interscience Publishers, New-York, London* : 1575 p.
- ZARNOWSKI E., 1960. Parasitic worms of forest micromammals (Rodentia and Insectivora) of the environment of Pulawy. II. Trematoda. *Acta Parasit. polon.*, 8 (8/10) : 127-168.

Reçu le 11 août 1969.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine neue Art von Digenen, Pseudocapitolina pyrenica n. sp., wird in den Pyrenäen als Parasit von Neomys fodiens beschrieben. Sie wird mit Capitolina minutum Baer, 1913 verglichen, und die systematische Stellung der beiden Gattungen wird diskutiert.

BIBLIOGRAPHIE

- Baer, F.G., 1913. Contribution à la faune helminthologique de la Suisse. *Mon. Suisse Zool.*, 20 : 1-56.
- Baer, F.G., 1913. Les Trématodes parasites de la Musaraigne d'Europe (Neomys fodiens) (Schreb.). *Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.*, 88 : 22-24.
- May, H. et D. Moore, 1953. The life-cycle of *Ophidophylax locustae* Kossack, 1919, with a redescription of the species. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 72 (4) : 413-422.
- Kotarska, T., 1957. Internal Parasites (Cestoda, Trematoda) of Field Micromammals from the Environment of Intere near Poznan. *Acta Parasit. polon.*, 5 : 147-161.
- Kotarska, T., 1958. Metacercariae of Some Brachyelmidae (Trematoda) in Sand Swale of the Biolowicza National Park. *Acta Parasit. polon.*, 7 : 242-250.
- Przyremel, J., 1959. The parasitic Helminths of Insectivora in CSR. *Časopis parazitolog. 9* (2) : 97-124.
- Sznajder, K.J., 1964. Keys to the Trematodes of Animals and Man. University of Illinois Press, Urbana : 281 p.

COLLYRICLOIDES MASSANAE n. gen., n. sp.

(**COLLYRICLIDAE**)

**TRÉMATODE VIVANT DANS DES KYSTES
DE L'INTESTIN DU MULOT**

APODEMUS FLAVICOLLIS (MELCHIOR)

par Claude VAUCHER

Institut de Zoologie
Université de Neuchâtel, Suisse

SOMMAIRE

Description et position systématique d'une forme nouvelle de Trématode récoltée dans l'intestin du Mulot *Apodemus flavicollis*, *Collyricloides massanae* n. g., n. sp.

Un Mulot *Apodemus flavicollis* (Melchior) capturé le 21-9-1967 à proximité du Refuge de la Massane (propriété du Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer) était parasité par sept spécimens d'un

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer nos remerciements au professeur Jean-G. BAER de l'intérêt qu'il porte à nos recherches sur les parasites de Micromammifères. Lors de notre séjour à Banyuls, notre travail a été grandement facilité par MM. Y. COINEAU et L.-Ph. KNOEPFFLER et leurs collaborateurs, MM. FONS, PHAN et DURAND; qu'ils trouvent ici l'expression de notre gratitude. Nous remercions également les Professeurs A. CHABAUD (Paris) et J. EUZEBY (Lyon) du prêt de préparations de *Collyriclum faba*.

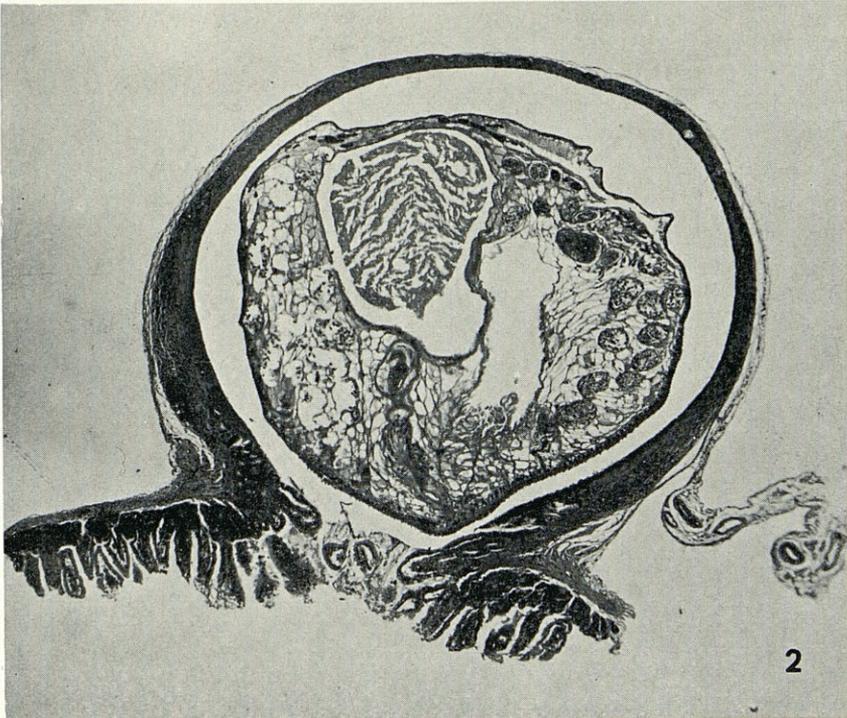
Trématode très particulier, logés dans des kystes faisant saillie à la surface de l'intestin (fig. 1). Deux Vers ont été fixés immédiatement et le reste de l'intestin a été conservé dans du formol neutre à 10 %.

DESCRIPTION

Les parasites frappent d'emblée par leur forme presque sphérique (fig. 3 et 4), ce qui a rendu nécessaire la confection de coupes sériées pour l'étude de l'anatomie interne. Les plus grands individus atteignent 2,7 mm de long et 2,5 mm de large; l'épaisseur dorso-ventrale, relevée sur coupes, est voisine de 2 mm. La cuticule est armée d'épines et pourvue également de protubérances irrégulières surtout à la face ventrale, à proximité des pores excréteur et génital. Le diamètre de la ventouse buccale est compris entre 274 et 319 μ et le pharynx, accolé à celle-ci, mesure 132-137/86 μ . La ventouse ventrale, légèrement plus petite que la ventouse buccale (rapport 1 : 1,1-1,2), a 228-288 μ de diamètre. L'œsophage possède une paroi musculuse épaisse et débouche dans l'intestin dont les caeca sont au contraire largement dilatés; leur diamètre varie d'ailleurs fortement d'un individu à l'autre. L'épithélium intestinal possède des cellules à cytoplasme finement granuleux (fig. 7) dont la morphologie est fort variable : tantôt, il s'agit de cellules hautes à extrémité distale arrondie, tantôt de cellules basses à cytoplasme réduit. La lumière de l'intestin contient des débris cellulaires provenant manifestement de l'hôte, noyés dans une substance granuleuse dont l'aspect rappelle singulièrement le cytoplasme des cellules épithéliales des caeca. On y voit également de nombreuses aiguilles orangées dont la nature n'a pu être précisée. En raison de la morphologie particulière des cellules de l'intestin, il nous semble permis de nous demander si ces dernières n'auraient pas une fonction glandulaire du type apocrine, où la zone distale de la cellule est éliminée avec la sécrétion.

FIG. 1. — *Collyricloides massanae* n. gen. n. sp. Portion de l'intestin du Mulot avec trois kystes contenant chacun un Trématode. L'intestin a été fendu longitudinalement pour assurer une bonne pénétration du fixateur.

FIG. 2. — Coupe d'un kyste avec un Trématode en place, montrant la poche du cirre avec la vésicule séminale interne, la vésicule excrétrice, une portion de l'intestin, le réceptacle séminal et plusieurs segments de l'utérus gravidé. Les irrégularités de la cuticule sont dues à une légère contraction provoquée par le fixateur.



Les testicules, postacétabulaires, sont situés dans le tiers médian du corps et possèdent des lobes irréguliers dont le nombre n'est pas constant d'un individu à l'autre. La poche du cirre, de grande taille, atteint 1,2 mm de long mais reste étroite (140μ de diamètre). Une volumineuse vésicule séminale interne repliée sur elle-même occupe la moitié de sa longueur (fig. 8). Elle se poursuit par un canal éjaculateur à paroi plus épaisse et débouche, au niveau d'un sphincter bien visible, dans la *pars prostatica* pourvue d'une muqueuse à hautes cellules. Le cirre, rectiligne, pourvu d'une paroi formée de deux couches musculaires croisées, s'ouvre dans un atrium génital profond et mesure environ 260μ (relevé sur coupes). Le pore génital est situé ventralement, au-dessous de l'acétabulum, au sommet d'une papille qui porte également le pore excréteur (fig. 5).

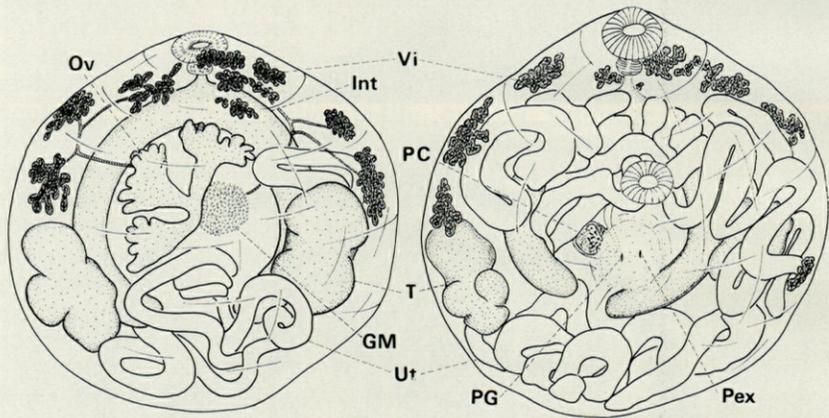


FIG. 3 et 4. — *Collyricloides massanae* n. gen. n. sp. Le même individu en vue dorsale (fig. 3) et ventrale (fig. 4).

GM : glande de Mehlis; Int : intestin; Ov : ovaire; Pex : pore excréteur; PC : poche du cirre; PG : pore génital; T : testicule; Ut : utérus; Vi : vitello-gènes.

L'ovaire se trouve en avant des testicules, à gauche du plan sagittal. Il possède trois lobes principaux, chacun divisé à son extrémité en lobes plus petits dont le nombre n'est pas constant. L'oviducte est situé au niveau du bord postérieur de l'acétabulum; le réceptacle séminal, très volumineux, se trouve à droite de l'ovaire; ses dimensions, relevées sur coupes, sont de $580/380\mu$. L'ootype est entouré d'une très importante glande de Mehlis. Très long et bien visible, le canal de Laurer a 23μ de diamètre et il débouche dorsalement, assez près de l'extrémité postérieure du Ver, à environ 1,5 mm de l'ootype. Les circonvolutions de l'utérus occupent tout

l'espace disponible entre les autres organes, depuis le niveau de l'œsophage jusqu'à la partie postérieure du corps. Les glandes vitellogènes, latérales, sont formées de 6-8 grappes des follicules normalement situées entre la ventouse buccale et le niveau de l'acétabulum. Mais souvent l'utérus gravide refoule une ou deux grappes qui peuvent ainsi être déplacées jusqu'au niveau du bord postérieur des testicules (fig. 4).

Les œufs, extrêmement nombreux, mesurent $29,6 / 13,6 \mu$ ($26-32 / 12-17 \mu$). Ils sont embryonnés, operculés et possèdent un petit éperon dont il n'a pas été tenu compte dans les mensurations.

La vésicule excrétrice est sacciforme et ne débouche pas à l'extrémité postérieure du Ver, mais à la face ventrale, très près

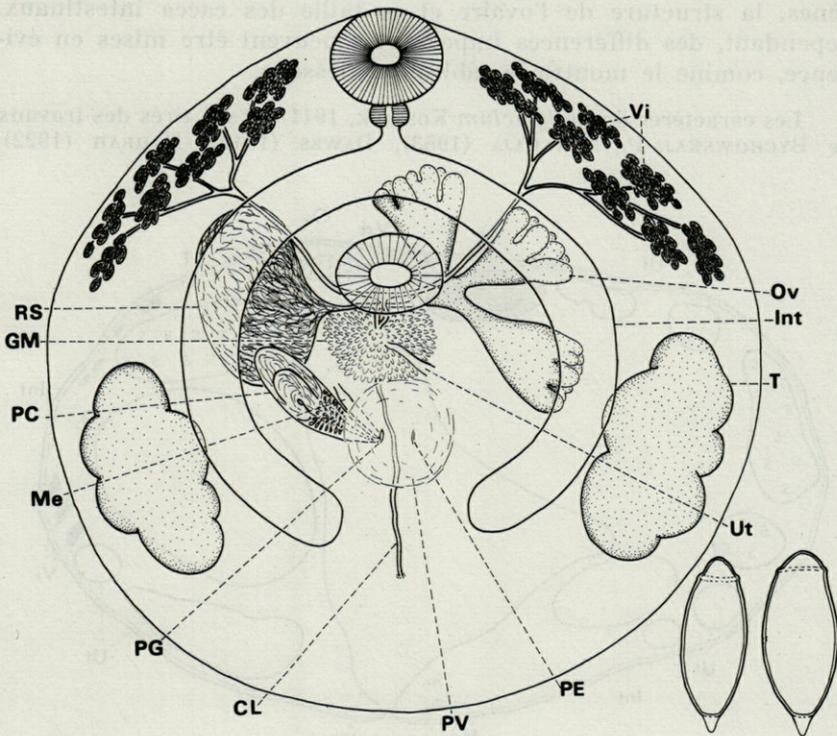


FIG. 5. — Reconstitution de l'anatomie de *Collyricloides massanae* au moyen de coupes sériées. En bas, à droite : deux œufs.

CL : canal de Laurer; GM : glande de Mehlis; Int : intestin; Me : métra-terme; Ov : ovaire; PC : poche du cirre; PE : pore excréteur; PG : pore génital; PV : papille ventrale; RS : réceptacle séminal; T : testicule; Ut : utérus; Vi : vitellogènes.

du pore génital, au sommet d'une papille plus ou moins bien marquée selon les individus (fig. 6); cette papille est très visible chez les spécimens extraits des kystes et fixés sur le terrain. Il ne s'agit donc pas d'un artefact, par exemple le pincement d'une partie du parasite dans l'ouverture du kyste au moment de la fixation.

POSITION SYSTÉMATIQUE

Les grands traits de l'anatomie du Ver que nous venons de décrire le rapprochent certainement du genre *Collyriclum* Kossack, 1911. La ressemblance est frappante pour la disposition des vitello-gènes, la structure de l'ovaire et la taille des caeca intestinaux. Cependant, des différences importantes peuvent être mises en évidence, comme le montre le tableau ci-dessous.

Les caractères de *Collyriclum* Kossack, 1911 ont été tirés des travaux de BYCHOWSKAJA-PAVLOWSKAJA (1953), DAWES (1946), HARRAH (1922),

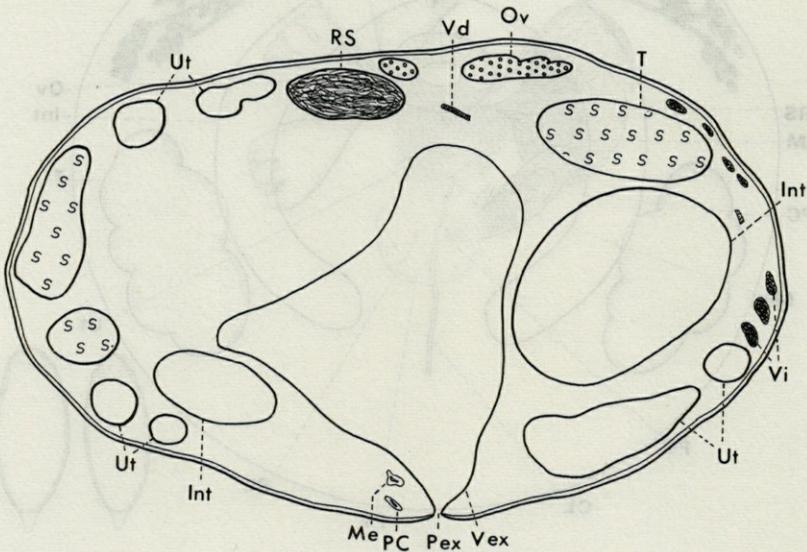


FIG. 6. — *Collyricloides massanae* n. gen. n. sp. Coupe transversale passant par le pore excréteur ventral. L'extrémité du métraterme et de la poche du cirre sont bien visibles, mais l'atrium génital se trouve sur une coupe voisine.

Int : intestin; Me : métraterme; Ov : ovaire; Pex : pore excréteur; PC : poche du cirre; RS : réceptacle séminal; T : testicule; Ut : utérus; Vex : vésicule excrétrice; Vd : vitelloducte; Vi : vitellogènes.

JEGEN (1916), KOSSACK (1911), ODHNER (1914), PARONA (1887) et TYZZER (1918). Selon WARD (1917, 1918) et HARRAH (*op. cit.*), le parasite américain est différent de celui de l'Europe et doit être considéré comme une espèce distincte. Ce n'est pas l'avis de TYZZER (*op. cit.*) qui les met en synonymie. A notre avis, les différences relevées entre ces deux Trématodes sont minimes et ne concernent que des détails de disposition des organes. Il serait souhaitable que l'espèce européenne puisse être étudiée de nouveau, car la description de JEGEN (1916) contient plusieurs imprécisions.

D'autre part, on ne sait pas encore exactement s'il existe chez *Collyriclum* un véritable réceptacle séminal. DOLLFUS (1939) indique que cet organe manque totalement. MIESCHER (1838), DUJARDIN (1845) parlent d'une vésicule annexée à l'ovaire. Pour KOSSACK (1911), le réceptacle existe de même que le canal de Laurer "Receptaculum seminis und Laurer'scher Kanal vorhanden". JEGEN (1916) dessine un canal de Laurer dilaté fonctionnant comme réceptacle; c'est aussi l'opinion de TYZZER (1918). L'examen de préparations aimablement prêtées par MM. les Professeurs A. CHABAUD (Paris) et J. EUZEBY (Lyon) ne nous a pas permis de résoudre ce point; il serait nécessaire d'effectuer des coupes dans du matériel fraîchement fixé.

Les différences exposées dans le tableau ne nous permettent pas de faire entrer notre Trématode dans le genre *Collyriclum* Kossack, 1911. Il ne se rapproche d'ailleurs que de fort loin de quelques autres genres connus. Chez *Cortrema* Tang, 1950, le canal de Laurer est également

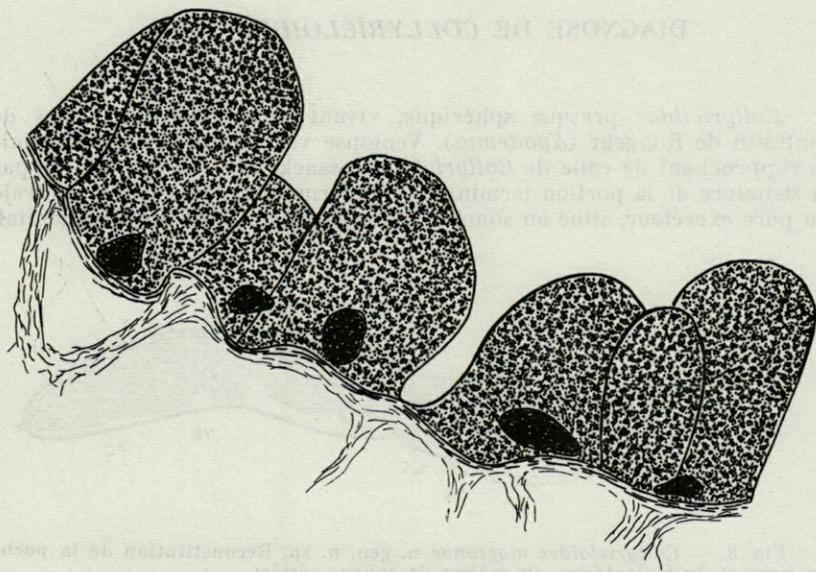


FIG. 7. — Quelques cellules de l'intestin de *Collyricloides massanae*. Autres explications dans le texte.

très long mais la poche du cirre manque (cf. KHOTENOVSKY, 1961). *Mediogonimus* Woodhead & Malewitz, 1936 montre une certaine ressemblance avec notre Ver par la disposition des glandes génitales; mais le pore génital est situé au niveau du pharynx et la vésicule excrétrice est en forme d'Y. *Paraleyogonimus* Vaucher, 1968, également parasite d'un Rongeur d'Europe, possède une poche du cirre, mais l'emplacement du pore génital, la disposition des vitellogènes et la forme de la vésicule excrétrice sont différents. Nous nous croyons donc autorisé à créer un genre nouveau pour ce parasite et proposons de l'appeler *Collyricloides massanae* n. gen. n. sp. DOLLFUS (1939) a montré que la famille des *Troglorematidae* Odhner, 1914 doit être démembrée et il reconnaît la famille des *Collyriclidae* Ward, 1917. Cependant, YAMAGUTI (1958) se rallie à l'opinion de CIUREA (1933) qui conserve la famille des *Troglorematidae* et crée la sous-famille des *Collyriclinae*; l'arrangement systématique proposé par DOLLFUS (*op. cit.*) nous semble plus judicieux. En raison des caractéristiques générales de son anatomie et de sa biologie, notre Trématode pourra être incorporé à la famille des *Collyriclidae* Ward, 1917. La présence d'une ventouse ventrale ne justifie pas la création d'une famille nouvelle, car cet organe n'a qu'un rôle secondaire dans la fixation du parasite enfermé à demeure dans son kyste. On peut supposer que l'absence de l'acetabulum chez *Collyriclum* est un phénomène secondaire; seule la connaissance de la cercaire pourrait donner des indications définitives.

DIAGNOSE DE *COLLYRICLOIDES* n. gen.

Collyriclidae presque sphérique, vivant isolé dans des kystes de l'intestin de Rongeur (*Apodemus*). Ventouse ventrale présente; anatomie se rapprochant de celle de *Collyriclum* Kossack, 1911 mais distincte par la structure de la portion terminale de l'utérus et la localisation ventrale du pore excréteur, situé au sommet d'une papille, à côté du pore génital.

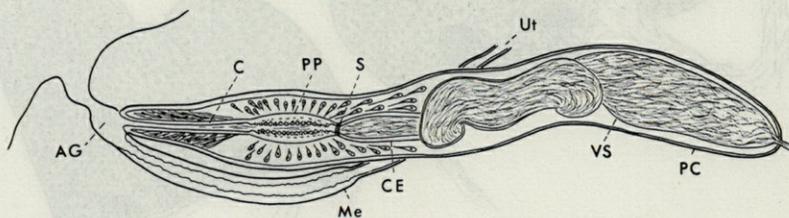


FIG. 8. — *Collyricloides massanae* n. gen. n. sp. Reconstitution de la poche du cirre et du métraterme au moyen de coupes sériées.

AG : atrium génital; C : cirre; CE : canal éjaculateur; Me : métraterme; PC : poche du cirre; PP : pars prostatica; S : sphincter; Ut : utérus; VS : vésicule séminale interne.

Canal de Laurer long et réceptacle séminal volumineux. Poche du cirre grande avec *pars prostatica* bien développée.

Espèce-type : *Collyricloides massanae* n. sp.

Hôte-type : le Mulot à collier roux *Apodemus flavicollis* (Melchior).

Localisation : kystes de l'intestin.

Distribution : forêt de la Massane, Pyrénées-Orientales, France.

ACTION PATHOGÈNE

La présence de *Collyricloides massanae* est très visible en raison des kystes saillant à la surface de l'intestin. La couche muqueuse de cet organe est légèrement entraînée à l'intérieur du kyste (fig. 2).

	Collyriclum faba (Bremser, 1831) <i>Collyriclum colei</i> Ward, 1917	Collyricloides <i>massanae</i> n. gen. n. sp.
Forme générale du corps	hémisphérique	presque sphérique
Ventouse ventrale	absente	présente
Structure de la portion terminale de l'utérus	grande poche remplie d'oeufs	métraterme typique, pas de dilatation
Position du pore excréteur	terminal	ventral
Relation pore génital-pore excréteur	séparés	contigus au sommet d'une papille ventrale
Poche du cirre	petite	volumineuse
Réceptacle séminal	probablement constitué par une ou plusieurs dilations du canal de Laurer	volumineux réceptacle séminal et canal de Laurer typique
Nombre d'individus dans les kystes	2 le plus souvent	un seul
Localisation	kystes cutanés chez des Oiseaux	kystes de l'intestin d'un Rongeur

Le reste de la paroi est formé aux dépens de la sous-muqueuse, de la couche musculaire et de la séreuse péritonéale. Il n'est plus possible de reconnaître, dans la couche musculaire, la *lamina circularis* et la *lamina longitudinalis*. Les fibres gardent cependant une orientation tangentielle. La sous-muqueuse et la musculature en contact avec la cuticule épineuse du Ver possèdent des cellules très fortement aplaties (métaplasie). La structure histologique de l'intestin, à proximité des kystes, n'est pas modifiée. L'hôte ne semble donc pas gêné par la présence du parasite.

RÉSUMÉ

L'auteur décrit un Trématode nouveau, *Collyricloides massanae* n. gen. n. sp., récolté chez un Mulot, *Apodemus flavicollis* (Melchior) dans les Pyrénées-Orientales. Cette espèce ressemble superficiellement à *Collyriclum* Kossack, 1911, mais s'en éloigne suffisamment pour justifier la création d'un genre nouveau.

SUMMARY

The author describes a new Trematode, *Collyricloides massanae* n. gen. n. sp., from the Yellow necked Mouse, *Apodemus flavicollis* (Melchior), caught in SW France. This parasite resembles superficially the genus *Collyriclum* Kossack, 1911, but there are enough differences to justify the creation of a new genus.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor beschreibt einen neuen Trematoden, *Collyricloides massanae*, n. gen. n. sp., den er von einer in den Ostpyrenäen lebenden Waldmaus *Apodemus flavicollis* (Melchior), gewonnen hat. Bei oberflächlicher Betrachtung sieht diese Art *Collyriclum* Kossack, 1911, ähnlich, bietet aber doch genügend Unterscheidungsmerkmale, um einen neuen Gattungsnamen zu rechtfertigen.

BIBLIOGRAPHIE

- BYCHOWSKAJA-PAVLOVSKAJA, I.E., 1953. [La faune des Trématodes d'Oiseaux de la Sibérie occidentale et sa dynamique.] *Parasit. Zool. Inst. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 15 : 5-116, 67 fig.
- CIUREA, I., 1933. Les Vers parasites de l'Homme, des Mammifères et des Oiseaux provenant des Poissons du Danube et de la Mer Noire. Premier Mémoire. *Arch. roumaines de Path. exp. et de Microbiologie*, 6 : 5-134, 36 pl.
- DAWES, B., 1946. *The Trematoda*. xvi + 644 pp., 81 fig. Cambridge.
- DOLLFUS, R-Ph., 1939. Distome d'un abcès palpébro-orbitaire chez une Panthère. Possibilité d'affinités loitaines entre ce Distome et les *Paragonimidae*. *Ann. Parasit.*, 17 : 209-235, 10 fig.
- DUJARDIN, F., 1845. Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux. 654 pp., 12 pl., Paris.
- HARRAH, E.C., 1922. North american Monostomes, primarily from fresh water hosts. *Illin. Biol. Monogr.*, 7 (3) : 5-106, 48 fig.
- JEGEN, G., 1916. *Collyriclum faba* (Bremser) Kossack, ein Parasit der Singvögel, sein Bau und seine Lebensgeschichte. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 117 : 3-96, 34 fig.
- KHOTENOVSKY, I.A., 1961. [Morphologie et systématique des Trématodes du genre *Cortrema* Tang, 1951.] *Parasit. Zool. Inst. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 20 : 324-338, 11 fig.
- KOSSACK, W., 1911. Ueber Monostomiden. *Zool. Jahrbücher, Syst.*, 31 : 491-558, pl. 13-15.
- MIESCHER, F., 1838. Beschreibung und Untersuchung des *Monostoma bijugum*. 26 pp., 8 fig., Bâle.
- ODHNER, T., 1914. Die Verwandtschaftbeziehungen der Trematodengattung *Paragonimus* Brn. *Zool. Beitr. aus Uppsala*, 3 : 231-244, 5 fig.
- PARONA, C., 1887. Contribuzione allo studio dei vermi parassiti in animali di Sardegna. *Ann. Mus. Civ. Storia Nat. Genova*, 4 : 275-384, pl. 5-7.
- TANG, C.C., 1950. Contribution to the knowledge of the helminth fauna of Fukien. *Peking Nat. Hist. Bull.*, 19 : 209-216, 9 fig.
- TYZZER, E.E., 1918. A Monostome of the genus *Collyriclum* occurring in the European Sparrow, with observations on the development of the ovum. *Journ. Med. Res. Boston*, 38 : 262-292, 1 fig., pl. 13-16.
- VAUCHER, Cl., 1968. Contribution à l'étude des endoparasites des Micro-mammifères de Suisse. II. *Paraleyogonimus baeri* n. gen. n. sp. (*Trematoda, Lecithodendriidae*). *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 91 : 21-30, 8 fig.
- WARD, B.W., 1917. On the structure and classification of north american parasitic worms. *J. Parasit.*, 4 : 1-12, 14 fig.
- WARD, B.W., 1918. Parasitic Flatworms in WARD, B.W. et WHIPPLE, G.G., *Fresh Water Biology* : 383-384.
- YAMAGUTI, S., 1958. *Systema Helminthum*, vol. 1. 1575 pp., 106 pl. New-York et Londres.

Reçu le 29 novembre 1968.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DE LA CORSE

I. — LES COPÉPODES DES EAUX STAGNANTES

par D. SCHACHTER et A. CHAMPEAU

Laboratoire d'Ecologie, Faculté des Sciences, 13-Marseille

SOMMAIRE

Une série de prélèvements effectués en Corse dans 59 stations d'eau douce et saumâtre a fourni une importante liste de Copépodes.

L'examen écologique et biogéographique de cette liste d'espèces a permis de reconnaître plusieurs types de peuplements et d'expliquer leur répartition dans l'île.

INTRODUCTION

Parmi les recherches envisagées en Corse nous avons réservé une place à l'étude écologique des eaux stagnantes et des peuplements qui l'habitent.

En ce qui concerne les Copépodes, leur nombre actuellement connu dans l'île, est relativement restreint. La littérature actuelle connaît 10 espèces en provenance de ces milieux.

J. RICHARD récolte en avril 1894 dans une mare de l'île Rousse, *Diaptomus castor* et en juillet 1894, dans les mares de Vizzavona à 1 160 - 1 180 m d'altitude, *Cyclops serrulatus*, *Cyclops prasinus*. O. PESTA, signale en août 1937 dans le lac d'Oriente (massif de Rotondo, alt. 2 058 m), *Diaptomus cyaneus*.

Enfin, en 1958, LINDBERG identifie 6 espèces nouvelles pour la Corse : *Macrocylops fuscus*, *Macrocylops albidus*, *Cyclops rubens* f. *corsicana*, *Megacyclops viridis*, *Acanthocylops robustus*, *Acanthocylops bicuspidatus*.

Toutefois, les travaux que nous venons de citer ne font mention que d'un petit nombre d'espèces car les régions prospectées n'ont pas été fouillées systématiquement pendant la saison favorable.

MILIEU ÉTUDIÉ

Le milieu étudié comporte les eaux stagnantes de Corse, à savoir : lacs de montagne, étangs et mares temporaires d'eau douce et saumâtre.

Les prospections, ont été effectuées au cours du mois de mars 1965 et en avril 1966. Elles concernent 59 stations, réparties comme suit : 11 stations sur la côte occidentale (A°), 13 stations sur la côte orientale (B°), 7 stations dans la Corse montagneuse (C°), 28 stations dans la Corse méridionale (D°) (voir carte). Cette dernière zone située à la pointe sud-est de la Corse se distingue des trois autres par un climat plus chaud et par une végétation à affinité nord-africaine.

Les analyses du Cl, pH, Ca, Mg, SiO₂ mettent en lumière les caractéristiques de chacune de ces stations.

L'examen de la faune a fourni une importante liste d'espèces parmi lesquelles nous n'envisagerons que les Copépodes. Seuls seront étudiés les aspects faunistiques de ce peuplement.

STATIONS PROSPECTÉES

A. — CÔTE OCCIDENTALE

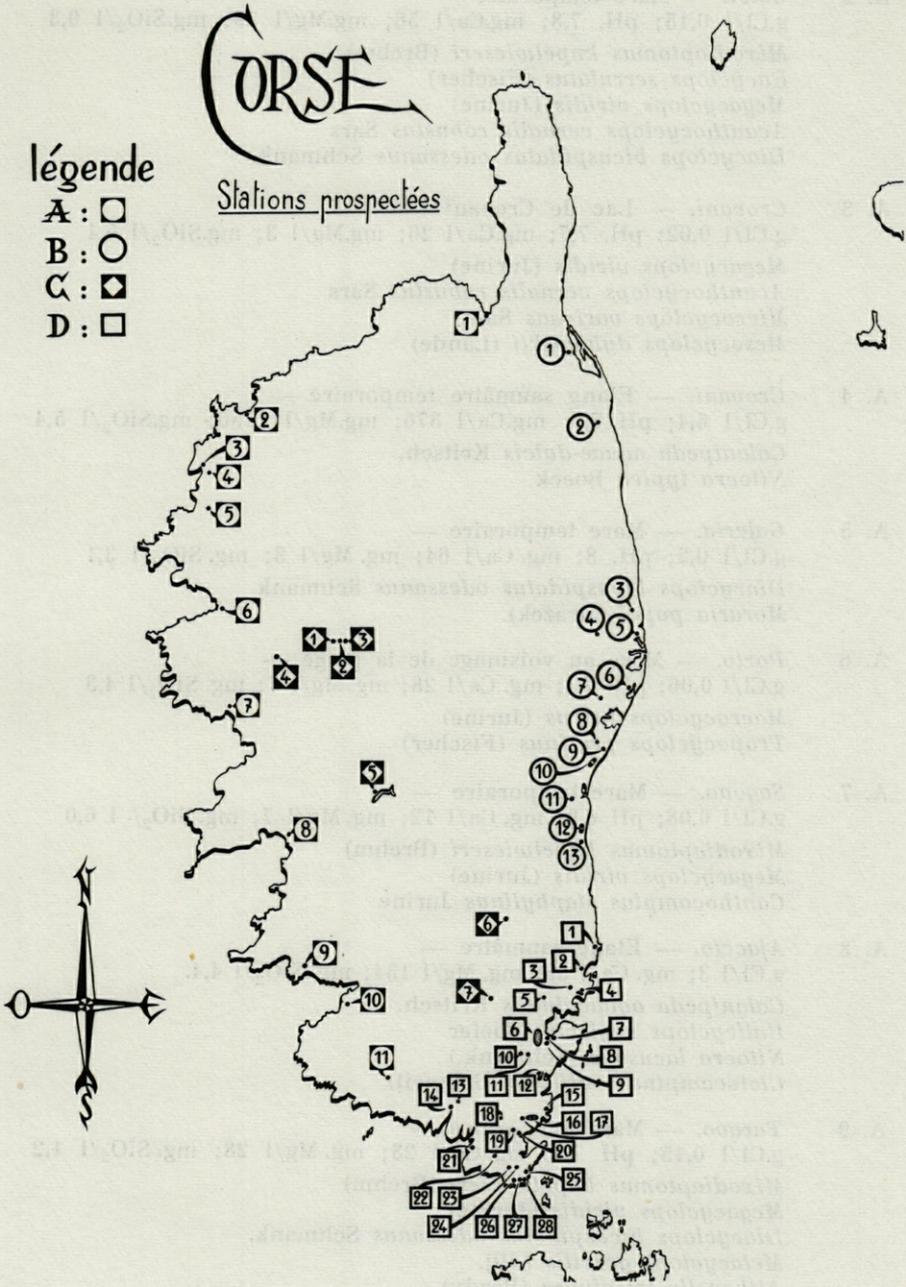
- A. 1 *Golfe de St. Florent*. — Mare temporaire —
g.Cl/l 15; pH. 7,1; mg. Ca/l 376; mg.Mg/l 1156; mg.SiO₂/l 5,4
Calanipeda aquae-dulcis Kritsch.
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Cletocamptus retrogressus Schmank.

CORSE

légende

- A : □
- B : ○
- C : ◼
- D : □

Stations prospectées



- A. 2 *Calvi*. — Mare temporaire —
g.Cl/1 0,15; pH. 7,8; mg.Ca/1 56; mg.Mg/1 19; mg.SiO₂/1 0,3
Mixodiatomus kupelwieseri (Brehm)
Eucyclops serrulatus (Fischer)
Megacyclops viridis (Jurine)
Acanthocyclops vernalis robustus Sars
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
- A. 3 *Crovani*. — Lac de Crovani —
g.Cl/1 0,02; pH. 7,7; mg.Ca/1 26; mg.Mg/1 3; mg.SiO₂/1 5,1
Megacyclops viridis (Jurine)
Acanthocyclops vernalis robustus Sars
Microcyclops varicans Sars
Mesocyclops dybowskii (Lande)
- A. 4 *Crovani*. — Etang saumâtre temporaire —
g.Cl/1 6,4; pH 7,3; mg.Ca/1 376; mg.Mg/1 1156; mg.SiO₂/1 5,4
Calanipeda aquae-dulcis Kritsch.
Nitocra typica Boeck
- A. 5 *Galeria*. — Mare temporaire —
g.Cl/1 0,2; pH. 8; mg. Ca/1 64; mg. Mg/1 3; mg. SiO₂/1 3,1
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank
Moraria popei (Mrazek)
- A. 6 *Porto*. — Mare au voisinage de la plage —
g.Cl/1 0,06; pH. 7,4; mg. Ca/1 28; mg. Mg/1 7; mg. SiO₂/1 4,3
Macrocyclus fuscus (Jurine)
Tropocyclops prasinus (Fischer)
- A. 7 *Sagona*. — Mare temporaire —
g.Cl/1 0,08; pH 6,9; mg. Ca/1 12; mg. Mg/1 7; mg. SiO₂/ 1 6,0
Mixodiatomus kupelwieseri (Brehm)
Megacyclops viridis (Jurine)
Canthocamptus staphylinus Jurine
- A. 8 *Ajaccio*. — Etang saumâtre —
g.Cl/1 3; mg. Ca/1 88; mg. Mg/1 154; mg. SiO₂/1 4,4.
Calanipeda aquae-dulcis Kritsch.
Halicyclops neglectus Kiefer
Nitocra lacustris (Schmank.)
Cletocamptus confluens (Schmeil)
- A. 9 *Taravo*. — Mare temporaire —
g.Cl/1 0,15; pH 7,8; mg. Ca/1 28; mg. Mg/1 28; mg. SiO₂/1 1,2
Mixodiatomus kupelwieseri (Brehm)
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Metacyclops gracilis Lillj.
Attheyella trispinosa (Brady)

- A. 10 *Tavaria*. — Etang —
g.Cl/l 0,5; pH. 6,9; mg.Ca/l 32; mg.Mg/l 64; mg.SiO₂/l 3
Mixodiaptomus kupelwieseri (Brehm)
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Microcyclus varicans Sars
- A. 11 *Lecciola*. — Marais temporaire —
g.Cl/l 0,16; pH 7,3; mg.Ca/l 26; mg.Mg/ 13.
Mixodiaptomus kupelwieseri (Brehm)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
- B. — CÔTE ORIENTALE
- B. 1 *Bastia Suaricce*. — Mare voisine de l'étang de Buguglia —
g.Cl/l 10; pH. 7; mg.Ca/l 728; mg.Mg/l 991; mg.SiO₂/l 6,0.
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
- B. 2 *Querciole*. — Canal d'arrosage —
g.Cl/l 0,08; pH. 7; mg.Ca/l 3,6; mg.Mg/l 27; mg.SiO₂/l 9,3.
Eucyclops serrulatus (Fischer)
Megacyclops viridis (Jurine)
Microcyclus varicans Sars
- B. 3 *Estagnole* — Etang saumâtre —
g.Cl/l 7,4; pH. 7,1; mg.Ca/l 240; mg.Mg/l 298; mg.SiO₂/l 4,40.
Calanipeda aquae-dulcis Kritsch.
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Nitocra lacustris (Schmank.)
- B. 4 *Pedioce*. — Mare dans le lit d'un ruisseau —
g.Cl/l 0,11; pH. 7,5; mg.Ca/l 26; mg.Mg/l 14; mg.SiO₂/l 5,2.
Eucyclops serrulatus (Fischer)
- B. 5 *Terrenzana*. — Etang saumâtre —
g.Cl/l 7,8; pH. 7,1; mg.Ca/l 236; mg.Mg/l 396; mg.SiO₂/l 4,0.
Calanipeda aquae-dulcis Kritsch.
- B. 6 *Bataglia*. — Mare d'eau douce —
g.Cl/l 1,7; pH. 7,4; mg.Ca/l 98; mg.Mg/l 268; mg.SiO₂/l 1,9.
Mixodiaptomus kupelwieseri (Brehm)
Cyclops strenuus Fischer
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Mesocyclops dybowskii (Lande)

- B. 7 *Del Sale.* — Etang —
g.Cl/l 0,15; mg.Ca/l 28; mg.Mg/l 38; mg.SiO₂/l 1,3.
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Mixodiaptomus kupelwieseri (Brehm)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Attheyella trispinosa (Brady)
- B. 8 *Alzeta.* — Marais —
Eucyclops serrulatus (Fischer)
Megacyclops viridis (Jurine)
Canthocamptus staphylinus Jurine.
- B. 9 *Erborossa.* — Marais saumâtre —
g.Cl/l 1,05; pH. 7,1; mg.Ca/l 56; mg.Mg/l 58; mg.SiO₂/l 0,7.
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Mixodiaptomus kupelwieseri (Brehm)
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Microcyclops varicans Sars
Attheyella trispinosa (Brady)
- B. 10 *Gradugine.* — Etang —
g.Cl/l 0,5; pH. 7,2; mg.Ca/l 30; mg.Mg/l 60; mg.SiO₂/l 4,0.
Calanipeda aquae-dulcis Kritsch.
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
- B. 11 *Solenzara.* — Mare temporaire —
g.Cl/l 0,12; pH. 7,9; mg.Ca/l 48; mg.Mg/l 57; mg.SiO₂/l 2,2
Macrocyclus albidus (Jurine)
Attheyella trispinosa (Brady)
- B. 12 *Leccia.* — Marais —
g.Cl/l 0,4; pH. 7,2; mg.Ca/l 30; mg.Mg/l 31; mg.SiO₂/l 4,8.
Calanipeda aquae-dulcis Kritsch.
Halicyclops neglectus Kiefer
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
- B. 13 *Chiola.* — Marais saumâtre —
g.Cl/l 1,5; pH. 7,7; mg.Ca/l 58; mg.Mg/l 86; mg.SiO₂/l 0,5.
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Nitocra lacustris (Schmank.)
Attheyella trispinosa (Brady)

C. — CORSE MONTAGNEUSE

- C. 1 *Creno 1.* — Mare temporaire en dessous du lac de Creno —
g.Cl/1 0,05; pH. 7,8; mg.Ca/1 28; mg.Mg/1 4; mg.SiO₂/1 4,0.

Cyclops strenuus Fischer
Megacyclops viridis (Jurine)
Bryocamptus pygmeus (Sars)

- C. 2 *Creno 2.* — Mare temporaire en dessous du lac de Creno —
Megacyclops viridis (Jurine)

- C. 3 *Creno 3.* — Lac de montagne —
g.Cl/1 0,03; pH. 7; mg.Ca/1 10; mg.Mg/1 7; mg.SiO₂/1 1,2.

Mixodiaptomus laciniatus (Lillj.)
Cyclops strenuus Fischer
Megacyclops viridis (Jurine)

- C. 4 *St-Roch.* — Mare temporaire —
g.Cl/1 0,05; pH. 7,4; mg.Ca/1 28; mg.Mg/1 20.

Eucyclops serrulatus speratus Lillj.
Diacyclops bisetosus Rehberg

- C. 5 *Tolla.* — Lac de barrage —
g.Cl/1 0,05; pH. 8; mg.Ca/1 30; mg.Mg/1 6; mg.SiO₂/1 4,5.

Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bisetosus Rehberg
Bryocamptus pygmeus (Sars)

- C. 6 *Bavella.* — Mare temporaire —
g.Cl/1 0,04; pH. 6,9; mg.Ca/1 28; mg.SiO₂/1 5,0.

Copépodites.

- C. 7 *Forêt d'Ospedale.* — Mare temporaire —

Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Diacyclops bisetosus Rehberg
Canthocamptus staphylinus Jurine

D. — CORSE MÉRIDIONALE

- D. 1 *Lovo Santo.* — Etang saumâtre —
g.Cl/1 2,8; pH. 7,4; mg.Ca/1 40; mg.Mg/1 29; mg.SiO₂/1 5,5.

Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Megacyclops viridis (Jurine)
Mesocyclops dybowskii (Lande)
Attheyella trispinosa (Brady)

- D. 2 *Pinarello*. — Etang saumâtre —
Calanipeda aquae-dulcis Kritsch.
Halicyclops neglectus Kiefer
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Euterpina acutifrons (Dana)
Nitocra lacustris (Schmank.)
- D. 3 *Arasco*. — Marais d'eau douce —
g.Cl/1 0,15; pH. 7,7; mg.Ca/1 12; mg.Mg/1 19; mg.SiO₂/1 3,6.
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
- D. 4 *Arasco*. — Mare saumâtre —
g.Cl/1 7; pH. 7,3; mg.Ca/1 92; mg.Mg/1 20; mg.SiO₂/1 12,2.
Halicyclops neglectus Kiefer
Canuella perplexa T. et A. Scott
Cletocamptus confluens (Schmeil)
- D. 5 *Torre*. — Mare temporaire —
g.Cl/1 0,13; pH. 7,5; mg.Ca/1 14; mg.Mg/1 9; mg.SiO₂/1 2,1.
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Megacyclops viridis (Jurine)
Attheyella trispinosa (Brady)
- D. 6 *Porto-Vecchio*. — Ensemble de mares de la basse vallée de Stabiaccio. Les analyses des échantillons d'eau donnent des résultats presque identiques. Nous avons groupé dans cette liste la faune recueillie dans 13 mares.
g.Cl/1 0,14; pH. 7,4; mg.Ca/1 20 à 60; mg.SiO₂/1 4 à 8.
Mixodiaptomus kupelwieseri (Brehm)
Eucyclops serrulatus (Fischer)
Cyclops strenuus Fischer
Cyclops furcifer Claus
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Microcyclops varicans Sars
Metacyclops gracilis Lillj.
Canthocamptus staphylinus Jurine
- D. 7 *Porto-Vecchio*. — Mare au fond du Golfe — zone des marais salants
g.Cl/1 18,6; pH. 7,2; mg.Ca/1 392; mg.Mg/1 1001; mg.SiO₂/1 0,9.
Mesochra heldti Monard
- D. 8 *Porto-Vecchio*. — Marais temporaire —
g.Cl/1 0,5; pH. 7,6; mg.Ca/1 42; mg.Mg/1 35; mg.SiO₂/1 1,8.
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Mixodiaptomus kupelwieseri (Brehm)

- Megacyclops viridis* (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Attheyella trispinosa (Brady)
- D. 9 *Porto-Vecchio*. — Mare temporaire —
g.Cl/1 0,55; pH. 7,3; mg.Ca/1 88; mg.Mg/1 48; mg.SiO₂/1 1,1.
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Mixodiaptomus kupelwieseri (Brehm)
Cyclops furcifer Claus
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Canthocamptus staphylinus Jurine
- D. 10 *Pantanaja 1*. — Mare temporaire —
g.Cl/1 0,08; pH. 7,4; mg.Ca/1 28; mg.Mg/1 13; mg.SiO₂/1 1,6.
Hemidiaptomus ingens inermis Kiefer
Arctodiaptomus wierzejskii (Richard)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Diacyclops bisetosus Rehberg
- D. 11 *Pantanaja 2*. — Marais —
(Malgré les résultats des analyses identiques, faune différente)
g.Cl/1 0,08; pH. 8; mg.Ca/1 28; mg.Mg/1 13; mg.SiO₂/1 1,2.
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Mixodiaptomus kupelwieseri (Brehm)
- D. 12 *Santa-Julia*. — Marais au voisinage de la plage —
g.Cl/1 1,4; pH. 7,9; mg.Ca/1 40; mg.Mg/1 72; mg.SiO₂/1 8,8.
Halicyclops neglectus Kiefer
- D. 13 *Bufua*. — Etang —
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Megacyclops viridis (Jurine)
Attheyella trispinosa (Brady)
- D. 14 *Caldarello*. — Mare temporaire —
g.Cl/1 0,18; pH. 7; mg.Ca/1 12; mg.Mg/1 88; mg.SiO₂/1 9,2.
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Mixodiaptomus kupelwieseri (Brehm)
Megacyclops viridis (Jurine)
Microcyclops varicans Sars
Mesocyclops dybowski (Lande).
Attheyella trispinosa (Brady)
- D. 15 *Rondinara*. — Etang saumâtre —
g.Cl/1 5,7; pH. 7,6; mg.Ca/1 112; mg.Mg/1 311; mg.SiO₂/1 4,2.
Calanipeda aquae-dulcis Kritsch.
Halicyclops neglectus Kiefer

- D. 16 — *Trepadula*. — Mares temporaires caractéristiques de la Corse Méridionale. Elles sont en communication les unes avec les autres.
g.Cl/l 0,10; pH. 6,7; mg.Ca/l 28; mg.Mg/l 7, mg.SiO₂/l 2,5
7,4 2,8
7,9 2,9
Diaptomus cyaneus Gurney
Hemidiaptomus ingens inermis Kiefer
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Arctodiaptomus wierzejskii (Richard)
Megacyclops viridis (Jurine)
Attheyella trispinosa (Brady)
- D. 17 *Trepadula*. — Marais —
g.Cl/l 0,10; pH. 7,6; mg.Ca/l 34; mg.Mg/l 27; mg.SiO₂/l 2,1.
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Arctodiaptomus wierzejskii (Richard)
Megacyclops viridis (Jurine)
Canthocamptus microstaphylinus Wolf
- D. 18 *Lenna Longa*. — Ancien marais (Biotope détruit) —
Diaptomus cyaneus Gurney
Hemidiaptomus ingens inermis Kiefer
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Metacyclops minutus Claus
- D. 19 *Francolo Km. 8*. — Mare temporaire —
g.Cl/l 0,09; pH. 7,7; mg.Ca/l 52; mg.Mg/l 14; mg.SiO₂/l 0,5.
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
- D. 20 *Balistre*. — Estuaire —
g.Cl/l 19,6; mg.Ca/l 116; mg.Mg/l 1759; mg.SiO₂/l 1,2.
Calanipeda aquae-dulcis Kritsch.
Canuella perplexa T. et A. Scott
Microsetella rosea (Dana)
Dactylopodia tisboides (Claus)
Amonardia similis (Claus)
- D. 21 *Stagnolo*. — Etang saumâtre —
Halicyclops neglectus Kiefer
Canuella perplexa T. et A. Scott
Cletocamptus confluentis (Schmeil)
- D. 22 *Route de Sartène*. — Mares temporaires —
g.Cl/l 0,72; pH. 7,4; mg.Ca/l 44 à 220; mg.Mg/l 48 à 155;
mg.SiO₂/l 3,5 à 4,4.
Diaptomus cyaneus Gurney
Cyclops furcifer Claus

Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.

- D. 23 Gallo 1. — Mare temporaire —
g.Cl/l 0,46; pH. 8; mg.Ca/l 88; mg.Mg/l 19; mg.SiO₂/l 2,1.
Eudiaptomus numidicus (Gurney)
Megacyclops viridis (Jurine)
Attheyella trispinosa (Brady)
- D. 24 Gallo 2. — Petite mare temporaire —
g.Cl/l 0,15; pH. 7,5; mg.Ca/l 92; mg.Mg/l 8; mg.SiO₂/l 4.
Tropocyclops prasinus (Fischer)
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Canthocamptus staphylinus Jurine
- D. 25 *Piantarella*. — Etang saumâtre —
g.Cl/l 22,5; pH. 7,6; mg.Ca/l 40; mg.SiO₂/l 0,5.
Halicyclops neglectus Kiefer
Canuella perplexa T. et A. Scott
Mesochra heldti Monard
- D. 26 *Sperone*. — Estuaire —
g.Cl/l 1,36; mg.Ca/l 80; mg.Mg/l 1919; mg.SiO₂/l 2,3.
Megacyclops viridis (Jurine)
Diacyclops bicuspidatus odessanus Schmank.
Diacyclops bisetosus Rehberg
Canthocamptus microstaphylinus Wolf
- D. 27 *Sperone*. — Mare temporaire —
g.Cl/l 1,35; pH. 7,4; mg.Ca/l 68; mg.Mg/l 31; mg.SiO₂/l 8,7.
Tropocyclops prasinus Fischer)
Megacyclops viridis (Jurine)
Microcyclops varicans Sars
Attheyella trispinosa (Brady)
- D. 28 *Sperone*. — Etang saumâtre —
g.Cl/l 4,5; pH. 8; mg.Ca/l 126; mg.Mg/l 280; mg.SiO₂/l 4,5.
Halicyclops neglectus Kiefer
Canuella perplexa T. et A. Scott

LISTE DES ESPÈCES

Le tableau dépliant donne la liste des Copépodes récoltés au cours des prospections. Il montre clairement la répartition des espèces en fonction des caractères chimiques de ces stations.

Sur 38 espèces récoltées dans les différents milieux prospectés 29 sont nouvelles pour la Corse (6 Calanides, 9 Cyclopidés et 14 Harpacticidés).

REMARQUES ÉCOLOGIQUES ET BIOGÉOGRAPHIQUES

Plusieurs faits peuvent être dégagés de l'étude de la faune prospectée :

A. — Dans les stations étudiées, on distingue plusieurs types de peuplements :

1°) *Un peuplement dulçaquicole :*

Diaptomus cyaneus, *Hemidiaptomus ingens inermis*, *Eudiaptomus numidicus*, *Arctodiaptomus wierzejskii*, *Mixodiaptomus kupelwieseri*, *Mixodiaptomus laciniatus*, *Microcyclops fuscus*, *Macrocyclops albidus*, *Tropocyclops prasinus*, *Eucyclops serrulatus*, *Eucyclops serrulatus speratus*, *Cyclops strenuus*, *Cyclops furcifer*, *Megacyclops viridis*, *Acanthocyclops vernalis robustus*, *Diacyclops bicuspidatus odessanus*, *Diacyclops bisetosus*, *Microcyclops varicans*, *Mesocyclops dybowskii*, *Canthocamptus staphylinus*, *Canthocamptus microstaphylinus*, *Attheyella trispinosa*, *Moraria poppei*, *Bryocamptus pygmaeus*.

Cependant on remarque parmi les éléments d'eau douce cités, certaines espèces qui peuvent supporter une faible teneur en Cl :

Eudiaptomus numidicus, *Mixodiaptomus kupelwieseri*, *Tropocyclops prasinus*, *Eucyclops serrulatus*, *Cyclops strenuus*, *Megacyclops viridis*, *Acanthocyclops vernalis robustus*, *Diacyclops bicuspidatus odessanus*, *Diacyclops bisetosus*, *Microcyclops varicans*, *Metacyclops gracilis*, *Mesocyclops dybowskii*, *Canthocamptus staphylinus*, *Attheyella trispinosa*, *Moraria poppei*, *Bryocamptus pygmaeus*.

CORSE SEPTENTRIONALE

C. Montagneuse

CORSE MERIDIONALE

○ A. Côte occidentale

○ B. Côte orientale

◊ C.

□ D.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	
g Cl/l	15	0,15	0,02	6,4	0,2	0,06	0,08	3	0,15	0,5	0,16	10	0,08	7,4	0,11	7,8	1,7	0,15	-	1,05	0,5	0,12	0,7	1,5	0,05	-	0,03	0,05	0,05	0,04	-	2,8	-	0,15	7	0,13	0,14	18,6	0,5	0,55	0,08	0,08	1,4	-	0,18	5,7	0,10	0,10	-	0,09	19,6	-	0,72	0,46	0,15	22,5	1,36	1,35	4,5	
mg Ca/l	376	56	26	376	64	28	12	88	28	32	26	728	3,6	240	26	236	98	28	-	56	30	48	30	58	28	-	10	28	30	28	-	40	-	12	92	14	20 a	392	42	88	28	28	40	-	12	112	28	34	-	52	116	-	44 a	280	88	92	400	80	68	126
mg Mg/l	1156	19	3	1156	3	7	7	154	28	64	13	991	27	298	14	396	268	38	-	58	60	57	31	86	4	-	7	20	6	-	-	29	-	19	20	9	-	1001	35	48	13	13	72	-	88	311	7	27	-	14	1759	-	48 a	55	19	8	-	1919	31	280
mg SiO ₂ /l	5,4	0,3	5,1	5,4	3,1	4,3	6,0	4,4	1,2	3		6,0	9,3	4,4	5,2	4,0	1,9	1,3	-	0,7	4,0	2,28	4,8	0,5	4,0	-	1,2	-	4,5	5,0	5,5	5,5	-	3,6	12,2	2,1	4,8	0,9	1,8	1,1	1,6	1,2	8,8	-	9,2	4,2	2,8	2,1	-	0,5	1,2	-	3,5 a	4,4	2,1	4,0	0,5	2,3	8,7	4,5

CALANOIDA

- Calanipeda aquae-dulcis* Krisch
- Diaptomus cyaneus* Gurney
- Hemidiaptomus ingens inermis* Kiefer
- Eudiaptomus numidicus* (Gurney)
- Arctodiaptomus wierzejskii* (Richard)
- Mixodiaptomus kupelwieseri* (Brehm)
- Mixodiaptomus laciniatus* (Lillj.)

CYCLOPOIDA

- Halicyclops neglectus* Kiefer
- Macrocyclus fuscus* (Jurine)
- Macrocyclus albidus* (Jurine)
- Tropocyclops prasinus* (Fischer)
- Eucyclops serrulatus* (Fischer)
- Eucyclops serrulatus speratus* Lillj.
- Cyclops strenuus* Fischer
- Cyclops furcifer* Claus
- Megacyclops viridis* (Jurine)
- Acanthocyclops vernalis robustus* Sars
- Diacyclops bicuspidatus odessanus* Schmank
- Diacyclops bisetosus* Rehberg
- Microcyclus varicans* Sars
- Metacyclops gracilis* Lillj
- Metacyclops minutus* Claus
- Mesocyclops dybowskii* (Lande)

HARPACTICOIDA

- Canuella perplexa* T & A Scott
- Microsetella rosea* (Dana)
- Dactylopodia tisoïdes* (Claus)
- Euterpina acutifrons* (Dana)
- Amonardia similis* (Claus)
- Nitocra lacustris* (Schmank)
- Nitocra typica* Boeck
- Canthocamptus staphylinus* Jurine
- Canthocamptus microstaphylinus* Wolf
- Mesochra heldti* Monard
- Attheyella trispinosa* (Brady)
- Moraria poppei* (Mrazek)
- Bryocamptus pygmeus* (Sars)
- Cletocamptus confluens* (Schmeil)
- Cletocamptus retrogressus* Schmank

2°) Un peuplement mésohalin :

Halicyclops neglectus, *Diacyclops bicuspidatus odessanus*, *Nitocra typica*.

3°) Un peuplement d'estuaire :

Halicyclops neglectus, *Canuella perplexa*, *Microsetella rosea*, *Dactylopodia tisboïdes*, *Euterpina acutifrons*, *Amonardia similis*, *Mesochra heldtii*, *Cletocamptus confluens*.

4°) Un peuplement d'altitude :

Les biotopes situés entre 700 et 1 300 m montrent une seule espèce d'altitude — *Mixodiaptomus laciniatus* — récoltée dans le lac Creno (station C 3) uniquement. Les autres stations de montagne ne sont habitées que par une faune constituée d'éléments de plaine, appauvrie en espèces.

Il est à signaler que l'espèce *Cyclops rubens f. corsicana* Lindberg, recueillie par E. ANGELIER dans le lac Nino (alt. 2 200 m) n'a pas été retrouvée dans ces stations de moyenne altitude.

B. — En ce qui concerne leur aire de répartition, on distingue parmi les espèces récoltées :

1°) Des espèces cosmopolites :

Macrocyclus fuscus, *Macrocyclus albidus*, *Tropocyclops prasinus*, *Eucyclops serrulatus*, *Eucyclops serrulatus speratus*, *Cyclops strenuus*, *Megacyclus viridis*, *Acanthocyclops vernalis robustus*, *Diacyclops bisetosus*, *Microcyclus varicans*, *Metacyclus gracilis*, *Metacyclus minutus*, *Mesocyclops dybowskii*, *Canuella perplexa*, *Microsetella rosea*, *Euterpina acutifrons*, *Dactylopodia tisboïdes*, *Nitocra typica*, *Cletocamptus retrogressus*, *Cletocamptus confluens*.

2°) Espèces paléarctiques :

Arctodiaptomus wierzejskii, *Mixodiaptomus kupelwieseri*, *Halicyclops neglectus*, *Cyclops furcifer*, *Diacyclops bicuspidatus odessanus*, *Amonardia similis*, *Nitocra lacustris*, *Canthocamptus staphylinus*, *Canthocamptus microstaphylinus*, *Attheyella trispinosa*, *Moraria poppei*, *Bryocamptus pygmaeus*.

3°) *Espèce circum-méditerranéennes :*

Calanipeda aquae-dulcis, Diaptomus cyaneus, Mesochra heldti.

4°) *Espèces à affinité nord-africaine :*

Hemidiaptomus ingens inermis, Eudiaptomus numidicus.

Les peuplements composés d'éléments cosmopolites et paléarctiques auxquels s'ajoutent les espèces circum-méditerranéennes habitent les stations de la côte occidentale, de la côte orientale et pénètrent également dans la Corse méridionale.

Quant à la faune d'altitude, elle est trop mal connue pour qu'il soit possible d'envisager ses particularités.

Les espèces nord-africaines — *Hemidiaptomus ingens inermis* et *Eudiaptomus numidicus*, sont localisées dans les stations de la pointe sud-est, plus chaude et mieux abritée de la Corse méridionale. Elles s'y trouvent réunies avec des espèces à large répartition géographique.

De larges dépressions fermées, très répandues dans cette région, inondées en hiver, asséchées en été, qui répondent à des noms différents selon le pays — DAÏA en Afrique du Nord, TREPADULA en Corse méridionale —, forment les biotopes préférentiels de ces espèces à affinité nord-africaine.

La présence de ces espèces animales dans cette région, corrobore les observations des botanistes, lesquels avaient attiré l'attention sur l'existence dans cette zone d'éléments nord-africains à côté d'une végétation paléarctique et cosmopolite.

En effet, des relevés botaniques mentionnent la présence dans le voisinage de Bonifaccio, d'une flore nettement nord-africaine, pour laquelle cette région constitue la limite septentrionale, à savoir : *Artemisia arborescens, Anagyris foetida, Ambrosinia bassii, Praxium majus.*

Par ailleurs dans les « Trepadula », — les Daïa de la Corse méridionale —, on trouve également une fougère aquatique *Pilularia minuta*, pour laquelle les mares du Sud de la Corse constituent la limite septentrionale.

Ainsi la pointe sud-est de la Corse méridionale, limitée par une ligne qui joint le Golfe de Lovo Santo au Golfe de Figari constitue une zone d'interférence où des espèces végétales et animales nord-africaines trouvent des conditions minimales pour se maintenir.

RÉSUMÉ

Une série de prélèvements effectués en Corse au cours du mois de mars 1965 et en avril 1966 dans 59 stations aquatiques, réparties sur la côte occidentale, la côte orientale, dans la Corse montagnaise et dans la Corse méridionale, a fourni 38 espèces de Copépodes dont 29 nouvelles pour l'île.

L'examen écologique montre que les stations sont habitées par des peuplements dulçaquicoles, oligohalins, mésohalins et des peuplements d'estuaire.

L'étude des stations de moyenne altitude n'a pas permis de mettre en évidence un peuplement caractéristique.

L'étude biogéographique met en lumière la présence d'espèces cosmopolites, paléarctiques, circum-méditerranéennes et des espèces à affinité nord-africaine; ces dernières étant strictement localisées à la pointe sud-est de la Corse méridionale.

SUMMARY

A series of samplings has been carried out in Corsica, during the month of March 1965 and in April 1966, in 59 aquatic stations distributed along the western coast, the eastern coast, in the mountains, and in the southern Corsica. These stations produced 38 species of Copepods, of which 29 are new to the island collections.

The ecological survey shows that the stations are inhabited by freshwater, oligohaline, mesohaline and estuarine populations.

The survey of the stations in medium altitude did not show a characteristic population.

The biogeographic survey shows up the presence of cosmopolitan species, palearctic, circum-mediterranean, and species with North-African affinities; these last ones being strictly restricted to the south-east end of southern Corsica.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine Reihe von Probenahmen, ausgeführt in Korsika im Mai 1965 und im April 1966 in 59 aquatischen Stationen, die auf der West- und Ostküste, im Bergland und im Süden Korsikas verteilt sind, haben 38 neue Arten von Copepoden ergeben. Davon sind 29 Arten neu für die Insel.

Die oekologische Untersuchung zeigt, dass die Stationen von süßwasserbewohnenden, oligohalinen, mesohalinen und aestuarischen Populationen bewohnt sind.

Beim Studium der in mittlerer Höhe gelegenen Stationen ist es nicht möglich, eine charakteristische Population zu ermitteln. Die biogeographische Untersuchung ergibt die Anwesenheit von Arten kosmopolitischer, palaarktischer und circummediterranean Natur und solchen mit Affinität zu Nordafrika; die letzteren sind streng auf die Südostspitze vom Süden Korsikas beschränkt.

BIBLIOGRAPHIE

- DELEUIL, G., 1963. Excursion géologique et botanique en Corse. Ed. Ecole Normale Sup. Paris.
- LINDBERG, K., 1959. Contribution à l'étude de la Faune d'eau douce de Corse. Copépodes. In E. ANGELIER, Hydrobiologie de la Corse, Hermann. *Act. Sci Ind.*, 1274 : 57-63.
- PESTA, O., 1938. Neue Nachweise bemerkenswerter Diptomiden. *Zool. Anz.*, 121 : 150-155.
- QUEZEL, P., ZEVACO, C., 1964. Découverte en Corse de *Pilularia minuta* Dur. *Bull. Soc. Bot. France*, 111. — 5/6, 278-275.
- RÉMY, P., 1944. Notes faunistiques. II. Crustacés. *Bull. Soc. Linn.*, 13 : 72-73.
- RICHARD, J., 1895. Contribution à l'étude de la faune des Entomostracés de la France. *Feuilles des Jeunes Naturalistes*, 20 : 17-19.
- VAILLANT, J., 1956. Recherches sur la Faune madicole de France, de Corse et d'Afrique. *Mem. Mus. Nat., A.*, 11 : 1-258.

Reçu le 4 mai 1968.

58

geometrische Oberflächenstrukturen, die während seiner zur Larven-
mischen Reproduktion der Gallenfliegen (ATTEN, 1957)
die Vermutung, daß es sich um ein bisher nicht erkanntes Stridula-
tionsorgan handeln könnte, und gewisse noch zu klärende strukturelle
Eigenschaften des Pygidiums am Hinterende abhänge
eine interessante beschreibende Skizze beigefügt wurde. Den

DER STRIDULATIONSAPPARAT VON *LOBOGLOMERIS* UND SEINE FUNKTION IM SEXUALVERHALTEN

von Ulrich HAACKER

Zoologisches Institut der Technischen Hochschule Darmstadt, Germany

SOMMAIRE

Beschreibung eines bisher unbekanntes Stridulationsorganes bei *Loboglomeris pyrenaica*, bestehend aus einem Schriffelfeld auf den hinteren Telopoden und einer Schriffelleiste am Pygidium, sowie der Funktion desselben im Sexualverhalten.

Das Verhalten oniscormorpher Diplopoden hat in den letzten Jahren zunehmend Beachtung gefunden (JUBERTHIE, 1967a, b; HAACKER, 1964, 1968 a, b). An den seit langem (SAUSSURE und ZEHNTNER, 1902) als einzige stridulierende Diplopoden bekannten, exotischen Sphaerotheriiden wurde die Stridulation genauer untersucht und als Teil des Balzverhaltens beschrieben.

Dabei ergab sich, daß nicht alle als Stridulationsorgane interpretierten Strukturen (eine Uebersicht findet sich bei DUMORTIER, 1963) tatsächlich solche sind; Zahnleisten und Tuberkel an den Telopodenzangen werden nicht aneinander gerieben, sondern dienen der Griffsicherheit. Das Stridulationsgeräusch wird ausschließlich durch das Zusammenwirken von Schriffelleisten auf den Tibien der Telopoden und Höckerfeldern auf der Unterseite des Pygidiums erzeugt.

Auch bei den ♂ der in den Pyrenäen endemisch verbreiteten *Loboglomeris*-Arten befinden sich auf den hinteren Telopoden rip-

penartige Oberflächenstrukturen. Sie wurden sogar zur taxonomischen Kennzeichnung der Gattung herangezogen (ATTEMS, 1926). Die Vermutung, daß es sich um ein bisher nicht erkanntes Stridulationsorgan handelt, lag nahe und gewann noch an Wahrscheinlichkeit, als auf der Unterseite des Pygidiums am Hinterrand zahlreiche feine Einkerbungen beziehungsweise Rippen gefunden wurden. Den

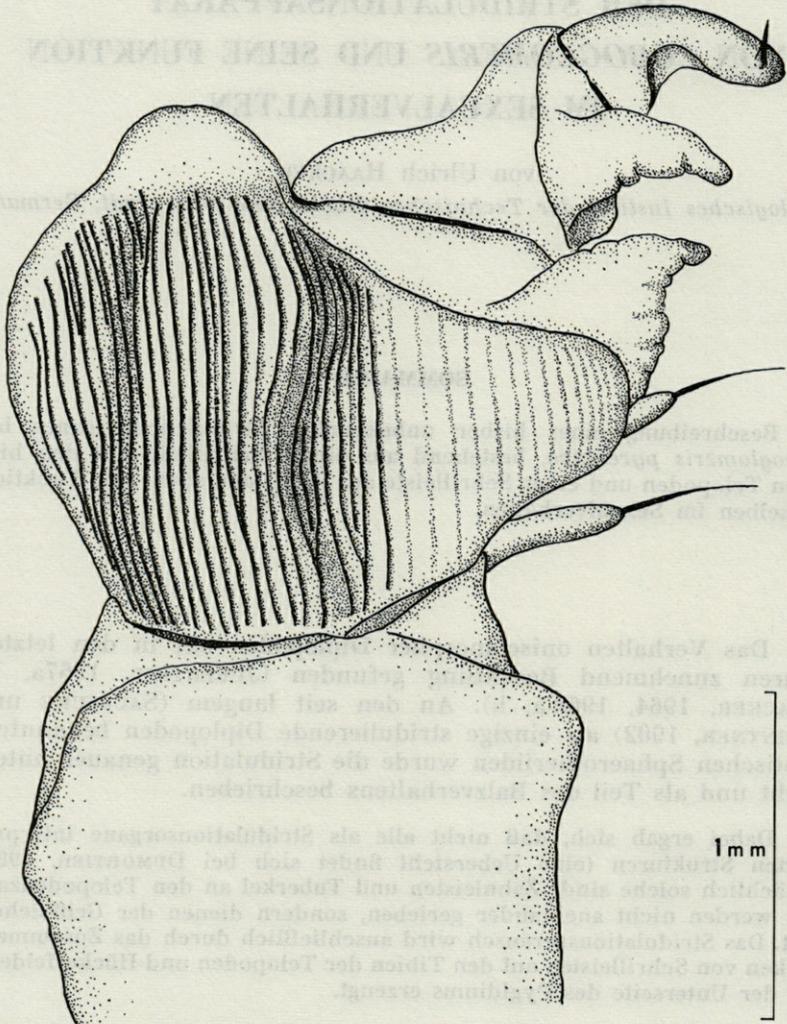


ABB. 1. — Schriffelfeld auf der Aboralseite des Telopodenfemurs von *Loboglomeris pyrenaica*.

Beweis für die Richtigkeit dieser Hypothese erbrachte die Untersuchung des Sexualverhaltens von *Loboglomeris pyrenaica* BROLE-MANN (HAACKER, 1968 c).

Die Untersuchungen wurden zum Teil unter Mitarbeit meiner Frau in der Abteilung für terrestrische Oekologie und den Außenstationen des Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer durchgeführt. Dem Direktor des Instituts, Herrn Professor Dr. P. DRACH, sind wir für Gastfreundschaft und Arbeitsmöglichkeit zu herzlichem Dank verpflichtet. Herrn Dr. Y. CORNEAU, Maître-Assistant, danke ich für Rat und Hilfe, Herrn Dr. J. MARTENS, Mainz, für die Ueberlassung der von ihm in den Pyrenäen gesammelten Diplopoden.

STRIDULATIONSAPPARAT

Der Stridulationsapparat von *Loboglomeris* besteht aus je einem Schrillfeld auf den Femora der hinteren Telopoden und einer Schrilleiste am Hinterrand des Pygidiums.

Das Schrillfeld nimmt fast die gesamte Aboralfläche des Telopodenfemurs ein (Abb. 1). Es wird von Längsrippen gebildet, die bei *L. pyrenaica* auf einem nierenförmigen Wulst besonders stark hervortreten. Ein nach FORREST (1962) und MARKL (1968) hergestellter Lackabzug zeigt, daß zwischen den Hauptrippen unterbrochene oder abgekürzte Nebenrippen verlaufen; vereinzelt kommen auch Gabelungen vor (Abb. 2). Der Abstand zwischen den Hauptrippen beträgt auf der Mitte des Schrillfeldes 80 - 100 μ .

Der als Schrilleiste fungierende Hinterrand des Pygidiums ist vier- bis fünfmal eingebuchtet, da das Pygidium bei den σ längsgefurcht ist. Mit Ausnahme kurzer, seitlicher Abschnitte ist der gesamte Hinterrand unterseits eingekerbt; die Zahl der in Längsrichtung des Körpers laufenden Rippen beträgt rund 350, ihr Abstand liegt bei 10-15 μ (Abb. 3).

STRIDULATIONSBEWEGUNG

Die Stridulation ist auch bei *Loboglomeris* in das Sexualverhalten eingebaut, das abgesehen von diesem Sondermerkmal dem für *Glomeris* beschriebenen Muster entspricht. Die Stridulation erfolgt im Unterschied zu *Sphaerotherium* erst, nachdem die Geschlechtspartner Berührungskontakt aufgenommen haben.

DISKUSSION

Mit *Loboglomeris* ist Stridulationsverhalten bei Diplopoden bekannt geworden, die zwar wie *Sphaerotherium* zu den Oniscomorpha zählen, phylogenetisch aber den bisher bekannten stridulierenden Formen relativ fernstehen. Die Frage, ob die funktionell ähnlichen Organe und Verhaltensweisen beider Gruppen als homolog gelten können, drängt sich auf und fordert eine vergleichende Gegenüberstellung.

Bei *Sphaerotherium* liegen aus Querrippen aufgebaute Schrilleisten auf den Tibien, bei *Loboglomeris* aus Längsrippen aufgebaute, breite Schrillfelder auf den Femora der Telopoden. Funktionelles Gegenstück sind bei *Sphaerotherium* zwei Höckerfelder auf der Unterseite des Pygidiums, bei *Loboglomeris* der unterseits Längsrippen tragende Hinterrand des Pygidiums, der als Schrilleiste fungiert. Die Stridulationsbewegung wird bei *Sphaerotherium* in Längsrichtung des Körpers, bei *Loboglomeris* quer zum Körper ausgeführt. *Sphaerotherium*- δ stridulieren, ehe sie Berührungskontakt mit dem φ aufgenommen haben oder bei der Paarungseinleitung, aber stets vor Ergreifen der Vulven mit den Telopoden. *Loboglomeris*- δ stridulieren in asymmetrischer Stellung und erst, nachdem sie eine Antenne und eine Vulva des φ ergriffen haben. *Sphaerotherium* striduliert mit beiden Telopoden, *Loboglomeris* oft nur mit einem.

Stridulationsapparat und Stridulationsbewegung von *Loboglomeris* und *Sphaerotherium* unterscheiden sich also in so wesentlichen Punkten, daß es sich wahrscheinlich um unabhängig voneinander entstandene, konvergente Merkmale handelt.

ZUSAMMENFASSUNG

Der bisher unbekannt Stridulationsapparat von *Loboglomeris pyrenaica* besteht aus je einem längsgerippten Schrillfeld auf den Femora der hinteren Telopoden und einer mit rund 350 feinen Rippen versehenen Schrilleiste auf der Unterseite des Pygidiumhinterrandes.

Die Stridulationsbewegung ist in das Sexualverhalten eingebaut, das im übrigen dem von *Glomeris* gleicht. Die *Loboglomeris*- δ ergreifen mit den Telopoden eine Antenne und eine Vulva des φ

und schwenken den Hinterkörper seitwärts hin und her; dabei reibt der gerippte Pygidiumrand über eines oder beide Schriffelder.

Die *Loboglomeris*-♀ nehmen die Stridulation vermutlich nicht als Luftschall, sondern als Vibrationsreiz wahr.

Der Vergleich mit der gleichfalls stridulierenden Gattung *Sphaerotherium* ergibt, daß Stridulationsapparat und Stridulationsverhalten beider Gruppen wahrscheinlich konvergent entstanden sind.

RÉSUMÉ

L'appareil stridulatoire, jusqu'ici inconnu de *Loboglomeris pyrenaica*, est formé par un groupe de côtes longitudinales situées sur les fémurs des télopodes et par la marge postérieure du pygidium qui porte à sa face ventrale environ 350 stries fines.

La stridulation fait partie du comportement sexuel, qui par ailleurs ressemble à celui de *Glomeris*. Les ♂ de *Loboglomeris* saisissent une antenne et une vulve de la femelle avec leurs télopodes; puis, par un mouvement latéral de la partie postérieure du corps, la marge du pygidium frictionne les deux télopodes ou seulement celui tenant la vulve.

Il est vraisemblable, que les femelles ne perçoivent pas les sons émis par la stridulation, mais des stimuli vibratoires.

La comparaison avec le genre *Sphaerotherium*, également stridulant, indique qu'appareil et comportement stridulatoires se sont développés indépendamment dans ces deux groupes de Diplopodes oniscomorphes.

SUMMARY

The stridulatory apparatus until now unknown of *Loboglomeris pyrenaica* is formed by a group of longitudinal ribs situated on the femur of the telopods and by the posterior margin of the pygidium which has about 350 fine striations on its ventral side.

Stridulation is a part of sexual behaviour, which resembles that of *Glomeris*. The males of *Loboglomeris* hold an antenna and a vulva of the female with their telopods; then with a lateral movement of the posterior part of the body, the pygidial margin rubs the two telopods or only the one holding the vulva.

It seems that the females do not perceive the sounds of stridulation, but the vibratory stimuli.

The comparison with the genus *Sphaerotherium*, also stridulant, shows that the stridulatory apparatus developed independently in these two groups of oniscomorph diplopods.

LITERATUR

- ATTEMS, C. von, 1926. Progoneata, in W. KÜKENTHAL : Handbuch der Zoologie. Berlin.
- DUMORTIER, B, 1963. Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda, in R.-G. BUSNEL : Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam, London, New York.
- FORREST, H.F. 1962. Instructive micro-replicas from nail-polish. *Amer. Biol. Teacher*, 24 : 523-525.
- HAACKER, U., 1964. Das Paarungsverhalten des Saftkuglers *Glomeris marginata*. *Natur u. Museum*, 94 : 265-272.
- HAACKER, U., 1968. Sperma-Transport beim Kugeltausendfüßler (*Sphaerotherium*). *Die Naturwiss.*, 55 : 89.
- HAACKER, U., 1968. Das Sexualverhalten von *Sphaerotherium* (Myriapoda, Diplopoda). *Verh. DZG in Innsbruck*.
- HAACKER, U., 1968. Stridulation bei *Loboglomeris*. *Die Naturwiss.* 55 : 656-657.
- HAACKER, U., 1969. Spermaübertragung von *Glomeris*. *Die Naturwiss.* 56 : 467.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L. 1967. Ponte et développement larvaire de *Spelaeoglomeris doderoi* Silvestri (Myriapode, Diplopode). *Ann. Spel.*, 22 : 147-166.
- JUBERTHIE-JUPEAU, L., 1967. Les Oothèques de quelques Diplopedes Glomeridia. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 4 : 131-142.
- MARKL, H., 1968. Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen. II. Erzeugung und Eigenschaften der Signale. *Z. vergl. Physiol.*, 60 : 103-150.
- SAUSSURE, H. de et L. ZEHNTNER, 1902. Myriapodes de Madagascar. Paris.

Reçu le 16 janvier 1969

ÉCOLOGIE ET BIOCÉNOTIQUE DES ORTHOPTÈRES DES PYRÉNÉES

par Robert MARTY

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 31-Toulouse

SOMMAIRE

1. Introduction, définitions, liste des espèces	66
2. Biocénoses caractéristiques : Biologie et répartition	71
2.1. zones littorales	71
2.2. zones méditerranéennes	75
2.3. zones subméditerranéennes	81
2.4. zones collinéennes	85
2.5. zones montagnardes	98
2.6. zones subalpines	114
2.7. zones alpines	126
3. Particularités biocénotiques comparées	132
3.1. Paramètres internes	132
3.2. Comparaison des biocénoses	139
3.3. Comparaison avec les groupements alpins	146
4. Logique et dynamique des biocénoses quaternaires	152
4.1. Etat actuel dans l'espace : Aspect logique	152
4.2. Aspect historique et dynamique	152
Les grands groupes d'Orthoptères au Quaternaire	152
Origine et dynamique du peuplement. Discussion	154
Résumés	160
Auteurs cités	165

INTRODUCTION

Les Orthoptères des Pyrénées ont été jusqu'alors peu étudiés. Dès nos premiers prélèvements effectués dans les Pyrénées centrales en 1960, les Orthoptères de montagne se sont révélés être un excellent matériel biologique. Les problèmes que nous avons antérieurement étudiés sont d'ordre biologique, génétique et biochimique et sont la conséquence des problèmes écologiques et biocénétiques analysés dans le présent travail. Si les méthodes utilisées dans ces deux études paraissent parfois éloignées les unes des autres cela tient, outre les particularités du matériel, au fait que nous avons cru devoir considérer simultanément trois ensembles : le *génome*, le *milieu intérieur* et le *milieu extérieur*, en interrelation permanente.

Les caractéristiques des milieux pyrénéens prospectés utilisées pour cette analyse sont définies dans l'article que nous consacrons à la biogéographie des Orthoptères des Pyrénées (MARTY, 1969 a). Il nous a paru intéressant, lorsqu'il s'agit de faune épigée comptant un nombre assez restreint d'espèces, d'étudier statistiquement les différents groupements parallèlement au milieu et en référence immédiate avec lui. C'est donc dans la voie d'une *biocénologie intégrée au milieu*, c'est-à-dire de type *écologique* que nous nous sommes engagés.

DÉFINITIONS

Nous emploierons par convention le terme de *biocénose* dans son sens restreint, voisin d'association, sans impliquer obligatoirement des relations trophiques ou biotiques, entre les différentes espèces et individus.

Il s'agit d'un groupement d'Orthoptères appartenant à plusieurs espèces et coexistant, dans un territoire donné, qui sera par exemple, l'étage alpin et subalpin. Ces biocénoses prendront souvent l'aspect d'étage biologique; de plus, elles se décomposeront en sous-unités : les faciès. Ces derniers représentent des cas particuliers de biocénoses. C'est ainsi que les Orthoptères de la biocénose subalpine donneront plusieurs faciès, synonymes de synusie, en fonction de l'exposition, de conditions édaphologiques particulières.

PRINCIPE BIOCÉNOTIQUE

L'étude chorologique du chapitre précédent, ainsi que l'examen comparé des différents prélèvements, font apparaître une individualité biocénotique, liée aux différentes séries de végétation.

Il en résulte une sériation altitudinale, avec formation d'« étages biologiques » dont la corrélation avec les différents étages de végétation est nette. C'est la raison pour laquelle nous avons été conduit, vers la définition de biocénoses, caractérisant les différents étages de végétation, avec des faciès différents selon le stade de la série de végétation (pelouse, lande, etc.) ou les conditions topographiques, climatiques, édaphiques...

MÉTHODE D'APPROCHE

On place en parallèle les différentes fiches de prélèvements provenant de biotopes identiques (altitude, exposition, etc.) d'une même région; en général, un massif, ou une portion de vallée. On établit une fiche de synthèse, dont le pourcentage d'individus de chaque espèce est un chiffre obtenu en faisant la moyenne des pourcentages des individus de cette espèce dans les différents prélèvements considérés. Le nombre de prélèvements, pour un massif, a varié en fonction de la densité des espèces et du nombre d'individus par espèce. Les indications sont fournies dans les paramètres externes des biocénoses. Ainsi, ont été définies les biocénoses types et les différents faciès qui en sont les variantes.

Nous distinguerons :

— les espèces *caractéristiques* qui sont présentes dans plus de la moitié des relevés appartenant au même biotope, en séparant dans celles-ci les caractéristiques exclusives liées à l'association et absentes de tout autre groupement des caractéristiques préférantes, lesquelles sont présentes dans plusieurs associations. L'expression « espèce caractéristique fondamentale » sera réservée aux espèces présentes dans tous les relevés du biotope, et représentées dans le relevé moyen par un chiffre supérieur à 30 %.

— les espèces *compagnes* présentes dans moins de la moitié des relevés d'un biotope.

— les espèces accidentelles rencontrées dans un seul relevé.

Les *paramètres internes* font intervenir les valeurs suivantes :

T	nombre, total, moyen, des individus (moyenne des différents prélèvements).
nE	nombre d'espèces
α	indice de diversité de FISHER-WILLIAMS (ANGELIER, 1953 b), (BONNET, 1964)
σ	écart type
$I = \frac{\sigma}{\alpha}$	BONNET (1964), nous appelons ce rapport « <i>indice de milieu</i> »
V	coefficient de variation exprimé sous forme de pourcentage de l'écart type à la moyenne (LAMOTTE, 1957)
% L	pourcentage de larves au 15 juillet (15-7), 15 août (15-8) et 15 septembre (15-9)
% E	pourcentage d'ensifères dans la moyenne des prélèvements.

LISTE DES ESPÈCES (CHOPARD, 1951)

Cette liste ne prétend pas englober l'ensemble des espèces Pyrénéennes. Etant donné l'étendue du territoire et l'ensemble des buts écologiques et biologiques poursuivis, une espèce rare, présente à peu d'exemplaires dans une vallée, échappe obligatoirement à notre technique de prélèvement. Son importance, pour la biocénose est faible. Du point de vue de l'écologie biocénotique, elle n'entre pas dans le cadre de ces recherches qui se proposent de définir les groupements caractéristiques des différents milieux.

Les populations pyrénéennes des moyennes et hautes altitudes, ainsi que les pénétrations aquitaines ou méditerranéennes sur le front nord pyrénéen, constituent un des points importants de nos recherches. Si nous avons cru devoir étendre nos investigations jusqu'à l'Atlantique et la Méditerranée, c'est pour mieux comprendre les différentes influences climatologiques et l'histoire du peuplement quaternaire pyrénéen. La plupart des zones, qui ont paru répondre à nos critères sont situées en France, néanmoins, nous avons effectué de nombreux relevés en Espagne afin de mieux saisir les pénétrations d'espèces plus chaudes.

Un certain nombre d'espèces typiquement méditerranéennes, vivant en Espagne, et ayant tendance à remonter sur certains versants des Pyrénées espagnoles, ne figurent pas dans cette étude, à moins que leur importance, biogéographique, écologique ou historique, pour les différents massifs, nous ait paru suffisante.

TETRIGIDAE :

Tetrix bipunctata

PYRGOMORPHIDAE :

Pyrgomorpha conica (Oliv.)

CATANTOPIIDAE :

Pezotettix giornai (Rossi)
Podisma alpina (L.)
Podisma pedestris (L.)
Cophopodisma pyrenaea (FISCH.)
Calliptamus italicus (L.)
Calliptamus ictericus Serville
Calliptamus barbarus (Costa)
Calliptamus wattenwylianus (Pastel.)
Paracaloptenus bolivari Uvarov

ACRIDIDAE :

Psophus stridulus (L.)
Oedaleus decorus (germ.)
Oedipoda germanica (Latr.)
Oedipoda coerulea (L.)
Oedipoda charpentieri Fréber
Acrotylus insubricus (Scep.)
Aiolopus strepens (Latr.)
Calephorus alliaceus (Germ.)
Mecostethus grossus (L.)
Euthystira brachyptera (Oosk.)
Stenobothrus (*s. str.*) *lineatus* (Panz.)
Stenobothrus (*s. str.*) *nigromaculatus* (H.S.)
Stenobothrus (*s. str.*) *stigmaticus* (Ramb.)
Stenobothrus (*s. str.*) *brölemanni* Azam.
Stenobothrus (*s. str.*) *grammicus* Cazurro
Omocestus viridulus (L.)
Omocestus ventralis (Zett.)
Omocestus haemorrhoidalis (Charp.)
Omocestus raymondi (Yersin)
Omocestus petraeus (Bris.)
Stauroderus scalaris (Fisch. Waldh.)
Glyptobothrus apricarius (L.)
Glyptobothrus binotatus (Charp.)
Glyptobothrus saulcyi (Kr.)
G. binotatus-saulcyi (MARTY, 1968e, 1969a)
Glyptobothrus apicalis (H.S.)
Glyptobothrus vagans (Everem.)
Glyptobothrus bicolor (Charp.)
Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis (1^{er} type génétique) (MARTY, 1968e, 1969a)

Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis (2° type génétique) (MARTY, 1968e, 1969a)

Chorthippus (s. str.) *jucundus* (Fisch)
Chorthippus (s. str.) *albomarginatus* (De G.)
Chorthippus (s. str.) *longicornis* (Latr.)
Chorthippus (s. str.) *montanus* (Charp.)
Euchorthippus pulvinatus (F.W.)
Euchorthippus declivus (Bris.)
Myrmeleotettix maculatus (Thumb.)
Aeropus sibiricus (L.)
Comphoceridius brevipennis (Bris.)
Dociaustaurus maroccanus (Thunb.)
Arcyptera fusca (Pall.)
Ramburiella hispanica (Ramb.)

TETTIGONIDOIDEA :

Phaneropteridae
Tylopsis liliifolia (F.)
Phaneroptera quadripunctata (Brunner)
Isophya pyrenaea (Serv.)
Barbitistes serricauda (F.)
Barbitistes fischeri (Yers.)
Orphania denticauda (Charp.)
Tettigoniidae
Tettigonia viridissima
Tettigonia cantans Fussely
Antaxius (s. str.) *hispanicus* Bolivar
Antaxius (s. str.) *pedestris* (F.)
Thyreonotus corsicus (Ramb.)
Pholidoptera chabrieri (Charp.)
Pholidoptera fallax (Fish.)
Pholidoptera griseoptera (De Gar.)
Platycleis (s. str.) *denticulata* (Panz.)
Platycleis (s. str.) *intermedia* (Serv.)
Platycleis (s. str.) *sabulosa* Azam
Platycleis (s. str.) *tessellata* (Charp.)
Metrioptera (s. str.) *brachyptera* (L.)
Metrioptera (s. str.) *saussuriana* (Fr. G.)
Metrioptera (s. str.) *buyssoni* Sauleyi
Metrioptera (s. str.) *abbreviata* (Serv.)
Decticus albifrons (L.)
Decticus verrucivorus (L.)

SAGIDAE :

Saga pedo (Pall.)

EPHIPPIGERIDAE :

Ephippiger ephippiger (Fiebig)
Ephippiger cunii Bolivar

Ephippiger perforatus (Rossi)
Uromenus rugosicollis (Serv.)
Callicrania monticola (Serv.)

GRYLLOIDEA :

Gryllus campestris De Geer
Nemobius sylvestris (Bosc.)
Pteronemobius linealatus (Brulle).
Acheta domestica.

2. — BIOCÉNOSES CARACTÉRISTIQUES :
 ÉCOLOGIE ET RÉPARTITION

2.1. ZONE LITTORALE

Biocénose type

Biocénose du littoral méditerranéen B₁.Mt. littoral
 (dunes basses, région St-Cyprien)

— Paramètres externes

Outre nos prélèvements (N° 260 à 265), nous avons tenu compte également des captures et résultats fournis par KUHNELT (1960). Les pourcentages sont établis sur un chiffre moyen de 80 individus.

Les stations correspondent à des dunes basses, non encore fixées, à *Ammophyle* ou *Oyat*, sol peu évolué, zone méditerranéenne.

— Paramètres internes de B₁.Mt.

<i>Calliptamus barbarus minimus</i>	65 %
<i>Calliptamus italicus</i>	20 %
<i>Oedalus decorus</i>	20 %
<i>Aiolopus</i> sp.	5 %

Autres espèces comme *Sphingonotus coeruleus* (L.) non signalées dans la liste des espèces, limitées au littoral et ne pénétrant pas dans les Pyrénées 10 %

T	80	V	94
n.E.	4 à 5	% L (15-7)	II
α	0,9	% L (15-8)	6
σ	23,5	% L (15-9)	1
I	26	% E	0 à 2

— Structures écologiques

Les *Calliptamus* représentent des espèces caractéristiques fondamentales préférantes et permettent de définir, au pied des Pyrénées, le littoral méditerranéen en sol peu évolué. Le nombre d'espèces et l'indice de diversité sont faibles. Le rapport σ/α qui correspond à l'indice de milieu I est élevé. Nous trouvons là les caractères d'un milieu extrême et la présence d'une biocénose de colonisation, sur sols peu évolués. Nous avons observé des phénomènes analogues au niveau des dunes du littoral des Landes de Gascogne, entre Arcachon et Bayonne, avec dominance de *Calliptamus*, mais par contre, présence d'*Oedipoda*, de *Glyptobothrus* et d'Ensifères tels que les *Platycleis*. Il faut donc souligner l'aptitude des *Calliptamus* à s'adapter à des zones extrêmes comme les sables vifs, ou peu fixés.

Biocénose du littoral atlantique $B_1.At.$ (substratum rocheux, zone de Biarritz à St-Sébastien)

— Paramètres externes

Les conditions ont varié, le sol est colonisé à 50 % et recouvert par une strate végétale à hautes tiges avec de nombreux passages vers la Lande. C'est une biocénose sub-littorale (prélèvements 230 à 234).

Il manque dans la zone des Pyrénées atlantiques des espèces susceptibles de s'installer sur les lithosols. On doit remonter vers le Nord, le long de la côte, pour retrouver, en quantité plus forte, des *Oedipoda* et des *Calliptamus* susceptibles de vivre en présence d'une végétation très réduite. C'est ainsi que, dans la zone rocheuse d'Hendaye, il faut s'avancer de 100 à 200 m à partir de la mer pour rencontrer un peuplement important.

— Paramètres internes de $B_1.At.$

<i>Chorthippus longicornis</i> et <i>montanus</i>	97 %
<i>Calliptamus italicus</i>	0 à 1 %
<i>Platycleis denticulata</i>	2 à 3 %
T	60
n.E.	3
α	0,8
σ	32
I	40
V	96
% L (15-7)	28
% L (15-8)	15
% L (15-9)	4
% E	2 à 3

— *Structure écologique*

Nous trouvons, ici aussi, des conditions très particulières, I est élevé. Un seul élément domine l'association et représente une espèce caractéristique fondamentale préférante. *Chorthippus longicornis* se retrouve dans d'autres groupements, cette espèce n'est pas exclusive et est présente en quantité importante, plus de 50 % des individus, dans des relevés effectués à 1 kilomètre de la côte. Donc, *C. longicornis* ne caractérise pas ici la biocénose, du point de vue de la possibilité de colonisation et de l'écologie. Il s'agit, simplement, d'individus acceptant une forte humidité (MARTY, 1960). Cette région reçoit près de 2 000 mm par an, alors que le littoral homologue méditerranéen reçoit moins de 500 mm. Ce facteur permet d'expliquer la structure, apparemment curieuse de cette association, ainsi que l'absence en quantité suffisante d'espèces colonisatrices. Les *Calliptamus* ne représentent que 1 % seulement de la population. Il ne faudrait pas négliger les embruns qui sont importants dans cette zone et influent sur les Orthoptères, à la fois de façon directe, sur la composition de l'atmosphère et indirecte, par l'intermédiaire de la végétation. *Platycoleis denticulata* se trouve également limité par les conditions océaniques extrêmes de ce milieu.

Principaux faciès

Faciès littoral méditerranéen F₁.Mt. (Sables)

— *Paramètres externes*

Entre Argelès et St-Cyprien, la biocénose B.Mt. change d'aspect dès que l'on quitte la zone littorale *sensu stricto*. On passe au faciès F₁.Mt. à *Calephorus compressicornis* (prélèvements 265 à 268).

— *Paramètres internes de F₁.Mt.*

<i>Calephorus compressicornis</i>	60 %
<i>Calliptamus italicus</i>	12 %
<i>Aiolopus</i> sp.	} en proportions respectives sensiblement identiques 28 %
<i>Sphingonotus coeruleans</i> (L.)	
<i>Acrida mediterranea</i>	
<i>Paracinema tricolor</i>	
(espèces déjà signalées par KUHNELT).	

T	90	V	114
n.E.	6	% L (15-7)	10
α	1,5	% L (15-8)	7
σ	19,5	% L (15-9)	1
I	13	% E	0 à 1

— Structures écologiques

L'espèce dominante du faciès est *Calephorus compressicornis* qui peut d'ailleurs devenir très dense. Toutefois, nous constatons une diminution du caractère extrême. L'indice de milieu, I, passe de 16,7 à 13.

Faciès-littoral méditerranéen F_2 .Mt. (rochers, littoral Banyuls)

— Paramètres externes

Les derniers reliefs pyrénéens se terminent sur le littoral, entraînant la formation d'une côte rocheuse, avec colonisation typique des rochers et éboulis (voir chapitre 1). La biocénose du littoral sableux se modifie. La roche mère apparaît en de nombreux points.

— Paramètres internes de F_2 .Mt.

<i>Calliptamus barbarus, monspeliensis et minimus</i>	42 %		
<i>Calliptamus italicus</i>	42 %		
<i>Oedipoda coeruleascens</i>	20 %		
<i>Oedipoda charpentieri</i>	20 %		
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	13 %		
<i>Decticus albifrons</i>	5 %		
T	84	V	61
n.E.	5	% L (15-7)	9
α	1,2	% L (15-8)	3
σ	12,2	% L (15-9)	2
I	10	% E	6

L'élément essentiel est la place prise par les *Oedipodinae* entraînant la formation d'un faciès à *Calliptamus* et *Oedipoda* correspondant au glissement du faciès F_1 .Mt. et du type B.Mt. lui-même, en zone méditerranéenne. Nous verrons, ultérieurement, l'importance qu'il faut attacher aux deux facteurs dominants qui se combinent ici : l'évolution édaphologique et les conditions thermiques. Toutes les espèces citées sont présentes dans l'ensemble des relevés sauf *D. albifrons*. Les espèces caractéristiques préférantes sont les *Calliptamus* et les deux espèces d'*Oedipoda*. Elles sont fondamentales selon le sens précédemment défini.

Faciès-littoral atlantique, F_1 .At. (littoral sableux, Landes-Gascogne)

— Paramètres externes

Sables vifs et sables fixés par des Oyats et des Pins, sur des

pentés opposées à l'Océan, zones comprises entre les premiers Pins et le sommet des dunes.

Si nous étudions ce faciès, qui correspond à plus de 100 km de côtes au nord de Bayonne, c'est pour mieux comprendre les biocénoses littorales pré-pyrénéennes, aussi bien méditerranéennes qu'atlantiques.

— Paramètres internes de *F₁.At.*

<i>Calliptamus italicus</i>	63 %		
<i>Oedipoda coerulea</i>	31 %		
<i>Platycleis denticulata hispania</i>	4 %		
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (ou autre espèce)	2 %		
T	91	V	98,8
n.E.	4	% L (15-7)	40
α	0,9	% L (15-8)	23
σ	24,5	% L (15-9)	3
I	27,2	% E	5

— Structures écologiques

Faciès à *Calliptamus* se rapprochant de *F₁.Mt.* et surtout de *F₂.Mt.* (littoral méditerranéen), beaucoup plus que *B₁.At.* (biocénose atlantique) où les *Calliptamus* étaient très faiblement représentés. Si l'on considère la pluviométrie de cette région qui diminue, du Sud vers le Nord, nous apportons une preuve de l'influence négative de l'humidité, sur les différentes associations du littoral des Pyrénées atlantiques. Cette influence est un facteur limitant, avec action parallèle de la nébulosité sur l'appauvrissement des biocénoses et leur caractère hygrophile.

S'il faut rechercher entre les deux côtes, méditerranéenne et atlantique, une analogie faunistique dans la physionomie systématique des biocénoses, c'est la côte rocheuse de la région de Banyuls et la côte landaise qu'il faut comparer, et non pas les deux rebords géographiques pyrénéens.

2.2. BIOCÉNOSES DE LA ZONE MÉDITERRANÉENNE

Leur analyse sera facilitée par l'étude précédente du littoral méditerranéen qui représente les conditions extrêmes pour les biocénoses méditerranéennes.

Biocénoses types

Biocénose de l'étage méditerranéen, B₁.Mt. (Garrigues)

— *Paramètres externes*

Les prélèvements suivants (212 à 218, 527 et 548) seront utilisés pour les calculs des moyennes. Ils correspondent au rebord est des Albères à une altitude variant entre 50 et 400 m. Ils englobent un périmètre, limité au sud-ouest par une ligne : tour de la Massane (pentes inférieures à 400 m d'altitude) - col de Banyuls et à l'est par la frange littorale, Argelès-Corbières.

Sur les 24 prélèvements de cette région, 9 sont retenus pour l'établissement de la biocénose, repérés écologiquement par la série du Chêne liège et du Chêne vert. Nos résultats sont en accord, sauf pour une ou deux espèces faiblement représentées, avec les observations de KUHNELT (1960). Nous tenons à souligner le fait que la biocénose définie représente l'aspect *physionomique* et *écologique* de la zone prospectée. Elle ne correspond pas strictement au pourcentage observé en un point, puisqu'elle résulte d'une moyenne entre plusieurs stations. Ce processus d'analyse, bien que plus long, car il nécessite une prospection détaillée et souvent délicate, en raison du terrain et de la mobilité des Insectes, peut paraître, ponctuellement moins précis, mais donne biocénotiquement des résultats supérieurs. D'autre part, le déplacement entre les biotopes permet de saisir, par les faciès d'appauvrissement ou d'accroissement, les aptitudes écologiques spécifiques.

La difficulté réside, essentiellement, dans la nécessité de n'utiliser que des prélèvements écologiquement comparables.

— *Paramètres internes de B₁.Mt.*

<i>Ephippiger cunii</i>	33 %
<i>Calliptamus italicus</i>	22 %
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	19 %
<i>Oedipoda germanica</i>	7 %
<i>Oedipoda coerulescens</i>	6 %
<i>Glyptobothrus vagans</i>	6 %
<i>Acrida mediterranea</i>	3 %
<i>Platycleis denticulata</i>	2 %
<i>Sphingonotus coerulans</i>	2 %
<i>Decticus albifrons</i>	1 %

<i>Pezotettix giornai</i>	1 %
<i>Aiolopus strepens</i>	1 %

T	91	I	2,9
n.E.	12	V	12,5
α	3,7	% L (15-8)	11 %
σ	10	% E	36 %

— Structures écologiques

Les cinq premières espèces sont fondamentales pour cette zone. Les autres sont faiblement représentées, bien que parfois, localement, il y ait des variations, en particulier *G. vagans* qui augmente dès que la hauteur de la couverture végétale diminue. Les Ensifères sont nombreux, 36 %; ce pourcentage est dû à la dominance des Ehippigeridés. Ils peuvent toutefois varier d'une année à l'autre. Nous avons, en effet, obtenu les chiffres extrêmes de 21 % et 40 %. L'indice de diversité de 1,2 sur le littoral passe en B₁.Mt. à 3,7. Douze espèces sont présentes alors que le littoral n'en compte que 4 à 5. Les conditions sont favorables aux espèces thermophiles comme les *Ehippiger*, *Euchorthippus*, *Oedipoda*, *G. vagans*, *A. mediterranea*.

Biocénose de l'étage méditerranéen, B₂.Mt. (Pelouses)

— Paramètres externes

Le biotope est défini par les caractéristiques écologiques de la strate herbacée (Chapitre 1). Nous avons utilisé la moyenne de 11 prélèvements, exposition sud et sud-est, correspondant à la définition de cette zone (n^{os} 220 à 228) dans le secteur géographique précédemment établi et les n^{os} 525 à 526 dans la Montagne de Périllou entre Tuchan et Opoul au nord de Rivesaltes. Les deux derniers prélèvements correspondent à la basse zone nord-est du Massif des Corbières.

— Paramètres internes de B₂.Mt.

<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	34 %
<i>Glyptobothrus vagans</i>	29 %
<i>Pezotettix giornai</i>	9 %
<i>Ehippiger cunii</i>	6 %
<i>Oedipoda germanica</i>	6 %
<i>Oedipoda coerulescens</i>	5 %
<i>Calliptamus italicus</i>	4 %
<i>Sphingonotus coerulans</i>	3 %

<i>Platycleis denticulata</i>		2 %	
<i>Decticus albifrons</i>		2 %	
T	88	I	4
n.E.	10	V	110
α	2,8	% L	8 %
σ	11	% E	10 %

— Structures écologiques

Cette biocénose à *Euchorthippus* et *G. vagans* caractérise la strate herbacée méditerranéenne. La plupart des espèces se retrouvent dans la garrigue, mais les proportions sont différentes ici, 10 % d'Ensifères, 36 % en B.Mt. (garrigue). Les espèces les plus fortement représentées sont les Coelifères, c'est-à-dire l'inverse de B.Mt. (garrigue). Ce phénomène qui s'amorce, dès l'étage méditerranéen, se retrouvera dans les autres étages et prendra l'aspect d'une véritable loi que nous nommerons : « *Loi du balancement écosystématique des séries végétales* ». Elle correspond à l'augmentation des Ensifères, dès que le stade pelouse est dépassé. Les exceptions sont peu nombreuses.

D'autre part, au niveau de l'étage méditerranéen, la pelouse présente un *Indice de milieu* $I = 4$, supérieur à celui de B.Mt. (garrigue) ou $I = 2,9$. La pelouse représente, dans cette zone, un milieu moins favorable que le milieu des garrigues. Il s'agit d'une notion qui découle des données statistiques; une variation de I, I dans le rapport de l'*écart-type* à l'*indice de diversité* étant très significative. Au niveau des Pyrénées centrales (MARTY, 1961), c'est l'inverse. Les peuplements les plus diversifiés et les plus nombreux se trouvent en pelouse. A l'intérieur de la limite de l'Olivier, donc dans des conditions bioclimatiquement méditerranéennes, nous avons vérifié cette notion pour d'autres zones (Corbières). Il y a sensiblement proportionnalité entre le nombre d'espèces recueillies et l'état de la végétation, du stade-pelouse au stade arbustif (arbres non compris), la décroissance étant ensuite très rapide. La loi précédente peut être complétée par le principe de « *corrélation physiologique* », valable de la zone littorale à l'étage subméditerranéen.

Quelle est sa signification biocénotique et comment l'interpréter écologiquement ? Nous pensons qu'il tient d'abord au contexte climatique, et par enchaînement, édaphique. Le sol est extrêmement sec, la végétation est peu dense et le coefficient de recouvrement des végétaux est faible. Il en résulte une pelouse peu fournie, représentant une niche écologique dont la densité foliaire, que l'on pourrait exprimer par la surface en cm^2 de feuille verte, par m^2 de sol, n'est pas très élevée. Il en résulte une chaîne trophique et un élément de protection pour l'Insecte, d'importance assez faible. Inversement, dès

que le stade pelouse commence à être dépassé, sans qu'il y ait élimination des végétaux de la strate herbacée, il apparaît de nouvelles formes végétales qui vont pouvoir être exploitées par l'Insecte, pour l'appel et la rencontre des mâles et des femelles (cas d'*Ephippiger*), ou encore pour la ponte et la nourriture.

C'est la raison pour laquelle il est extrêmement difficile de déterminer la densité du peuplement. Celle-ci varie pour la pelouse de 3 à 8 individus au m², alors qu'en zone de garrigue, des chiffres de 0 à 15 doivent exister. La notion de m² néglige une partie de l'information; il vaudrait mieux parler de nombre d'individus au m³ de végétation en place. Dans un m³ de végétation il existe un double gradient systématique : un *maximum d'Ensifères au sommet et un maximum de Coelifères sur les couches inférieures.*

Différents faciès :

Faciès méditerranéen, F₁.Mt. (sol peu évolué)

— *Paramètres externes*

Périmètre géographique précédent (Banyuls, Ville d'Amont, Les Abeilles; prélèvement 201 à 208) on trouve de nombreux biotopes rocheux sur sol peu évolué. La roche mère apparaît et les éboulis sont fréquents.

— *Paramètres internes*

<i>Calliptamus italicus</i>	48 %		
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	45 %		
<i>Pezotettix giornai</i>	4 %		
<i>Glyptothrus vagans</i>	3 %		
T	30	I	17,9
n.E.	4	V	8,6
α	1,2	% L	5 %
σ	21,5	% E	0 à 1 %

— *Structures écologiques*

Ce faciès F₁.Mt. (lithosol) voit confirmer l'importance de *Calliptamus*, comme genre pionnier, et son aptitude à vivre sur un substratum rocheux, comportant une surface recouverte très réduite (de l'ordre de quelques centièmes de l'aire totale). De plus, il continue à tracer les exigences écologiques, d'espèces comme *Pezotettix giornai* et avec plus de précision encore, celles d'*Euchorthippus pulvinatus*, dont l'aire écologique optimum doit comprendre la zone

de l'Olivier, avec un maximum pour les biotopes à strates végétales denses et peu épaisses. La densité est très faible ($d = 0,1$), on ne trouve pas plus de 1 individu pour 10 m².

Faciès méditerranéen, F₂.Mt. (Garrigues 300 m)

— *Paramètres externes*

Ce sont des garrigues comprises entre 200 et 400 m, avec présence de jeunes Châtaigniers. Ce faciès est à comparer avec les observations de KUHNELT (1960) dans un biotope assez analogue. Il correspond à trois prélèvements 246, 247, 249 (Massif des Albères, versant est de la forêt de Sorède).

— *Paramètres internes de F₂.Mt.*

<i>Platycleis denticulata</i>	36 %		
<i>Calliptamus italicus</i>	32 %		
<i>Glyptobothrus vagans</i>	19 %		
<i>Oedipoda coerulescens</i>	13 %		
T	84	I	10
n.E.	4	V	37
α	0,9	% L	13
σ	9,3	% E	36

— *Structures écologiques*

Les espèces fondamentales caractéristiques sont *P. denticulata*, *C. italicus*. F₂.Mt. se rapproche par les *Calliptamus* de F₁.Mt. On doit remarquer également le pourcentage d'Ensifères 36 %, qui est élevé et conforme au principe de *corrélation physionomique* précédemment établi. La hauteur de la végétation (souvent plus de 2 mètres) est ici à la limite pour la plupart des Orthoptères (I = 10). Il faut souligner, en rapport avec cette limite, l'importance de *Platycleis denticulata hispanica*, qui trouve, dans l'équilibre biocénologique général, une place libre (36 % de la population).

— *Localisations - Variations*

Nous ne parlerons pas des zones de culture, où l'Homme, en faisant disparaître la forêt et secondairement la pelouse, a détruit la biocénose d'ensemble. Même dans les espaces laissés libres, on ne retrouve pas les espèces caractéristiques. Il faut voir là, surtout pour les insectes, une conséquence de l'utilisation des insecticides, lesquels modifient profondément les populations. Le feu a également un rôle, et on doit s'efforcer de déterminer dans les biotopes, l'exis-

tence antérieure des zones incendiées. Ces zones sont appauvries en espèces et surtout en Ensifères, même si l'incendie est ancien.

Les groupements, précédemment définis, B₁ et B₂.Mt ainsi que leurs faciès, se retrouvent à l'intérieur de la zone de l'Olivier, dans toute la série du Chêne liège et du Chêne vert. Ils caractérisent les Albères, les zones basses du Conflent et s'étendent jusqu'au pourtour des Corbières en remontant, avec quelques modifications, dans la vallée de l'Aude. Ces modifications (région de Couiza, vers Rennesles-Bains) portent sur la réduction, parfois extrême, d'espèces comme *Acrida mediterranea*, *Sphingonotus coeruleans*, *Aiolopus strepens*; c'est-à-dire, des espèces qui étaient déjà faiblement représentées dans les biotopes types. Par contre, il s'ajoute localement d'autres espèces, comme *Paracaloptenus bolivari*, *Stenobothrus lineatus*, *Omocestus viridulus*, *Omocestus ventralis*, qui annoncent les groupements subméditerranéens. *Euchorthippus pulvinatus* maintient son importance numérique en pourcentage et en densité.

Vers les Corbières, en dépassant 300 m d'altitude, c'est-à-dire théoriquement à la limite des conditions méditerranéennes, aussi bien dans la zone est que sud-est ou ouest, le nombre d'espèces diminue. *Sphingonotus coeruleans* disparaît statistiquement. *Ephippiger cunii* occupe souvent moins de 10 % des relevés, et les *Clyptobothrus* prennent de plus en plus d'importance.

2.3. BIOCÉNOSE DE LA ZONE SUB-MÉDITERRANÉENNE (entre 300 et 600 m)

Au pourtour des Corbières on passe des biocénoses précédentes aux biocénoses collinéennes typiques de la série du Chêne vert. La place est étroite entre ces deux types, pour des associations de la série du Pin de Salzman et du Chêne vert, présent par humidité édaphique. Il y a là une charnière écologique assez fine et les zones de cette série, si nous n'avions pas eu les prélèvements de la région d'Olette et d'Esparro, vers lesquels nous avons été guidés par les travaux de GAUSSEN, REY, nous eussent certainement échappé.

Biocénoses types

Biocénose de l'étage sub-méditerranéen B₃.SMT. (Pelouses)

— *Paramètres externes*

Prélèvements 551 à 554 correspondant aux stations de *Serdinya*

entre Olette et Esparro, dans les pelouses de la forêt de Pin de Salzman.

— Paramètres internes de *B₃.Mt.*

<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	37 %		
<i>Pezotettix giornai</i>	33 %		
<i>Glyptobothrus-bicolor-biguttulus-mollis</i> (1 ^{er} type génétique)	21 %		
<i>Nemobius sylvestris</i>	7 %		
Autres espèces (Ensifères et Coelifères)	2 %		
T	64	I	11,5
n.E.	5	V	69
α	1,2	% L (15-8)	12
σ	13,8	% E	1

— Structures écologiques

Ce groupement est caractérisé par l'association *E. pulvinatus* et *P. giornai*, en proportions sensiblement identiques. La présence de cette deuxième espèce est significative des nombreux passages en *lithosols*, dans cette zone, où les phénomènes d'érosion sont intenses, élevant localement les horizons superficiels. *N. sylvestris* (7 %) correspond à la présence immédiate de la forêt de Pins, laquelle appauvrit les groupements d'Orthoptères.

Biocénose de l'étage sub-méditerranéen B₂.SMt. (Landes)

— Paramètres externes

Stations (Landes), à la limite du Chêne vert, qui correspondent à la série des premiers Chênes pubescents. Ces derniers s'installent sur un sol devenu plus humide. Le changement est net au niveau des groupements d'Orthoptères. Les deux phénomènes précédemment évoqués pour la vallée de l'Aude, jouent. Il y a diminution des espèces à optimum biogéographique méditerranéen, et apparition d'espèces plus ubiquistes, on ne peut pas parler d'espèces plus hygrophiles, car elles conservent une préférence pour les biotopes à forte insolation. Ce sont les *Glyptobothrus*, *Platyceis tessellata*. Cette biocénose correspond à 7 prélèvements, 499 à 503 (versant Sud des Corbières, entre 400 et 500 m d'altitude, entre les gorges de Galamus et le Grau de Maury), 504 et 507 entre Amélie-les-Bains et St-Marsal.

— Paramètres internes de *B₂.SMt.*

<i>Euchorthippus pulvinatus</i> et <i>Euchorthippus declivus</i>	26 %
<i>Paracaloptenus bolivari</i>	24 %

<i>Oedipoda coerulescens</i>	15 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i>	11 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	10 %
<i>Platycleis tessellata</i>	8 %
<i>Pezotettix giornai</i>	4 %
<i>Oedalus decorus</i> et autres espèces	2 %

T	86	I	4,2
n.E.	8	V	74
α	2,1	% L (15-8)	9
σ	8,9	% E	8

— Structures écologiques

Nous retrouverons l'importance de *E. pulvinatus*, avec toutefois un affaiblissement par rapport à B₂.Mt où ils représentaient 34 %. La deuxième espèce caractéristique est *P. bolivari*. Elle permet de définir cette biocénose. Les *Calliptamus* sont statistiquement absents et n'occupent que des niches écologiques très restreintes. Le substratum prend très souvent l'aspect d'un lithosol, à roche mère calcaire. La colonisation dans ce cas, se fait par *P. bolivari* qui remplace les *Calliptamus*. Il existe, peut-être, une relation entre la roche mère calcaire, la végétation et la présence de cette espèce, mais nous n'avons pu statistiquement le démontrer. Il faudrait pouvoir disposer, dans les Pyrénées, de stations voisines à fort pourcentage de *P. bolivari*, sur sol neutre ou siliceux, ce qui n'est pas le cas.

Quoi qu'il en soit, cette espèce définit presque tous les biotopes subméditerranéens, tout au moins la partie supérieure de cet étage, au-dessus de la biocénose B₁.SMt, cette dernière prolonge les biocénoses euméditerranéennes. La transition est géographiquement peu étendue. B₁.SMt. n'a ni l'extension, ni la constance de B₂.SMt. qui prépare avec F₁.SMt. et F₂.SMt. les biocénoses collinéennes, où vont s'affaiblir les conditions bioclimatiques méditerranéennes.

Différents faciès :

Nous ne retiendrons, comme étant significatif, qu'un seul faciès.

Faciès subméditerranéen F₁.SMt. (lande et sol peu évolué)

— Paramètres externes de F₁.SMt.

<i>Calliptamus italicus</i>	48 %
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	45 %

<i>Pezotettix giornai</i>				4 %
<i>Glyptobothrus vagans</i> (et autres espèces)				3 %
T	30	I		17,9
n.E.	4	V		86
α	1,2	% L (15-7)		5
σ	21,5	% E		0 à 1

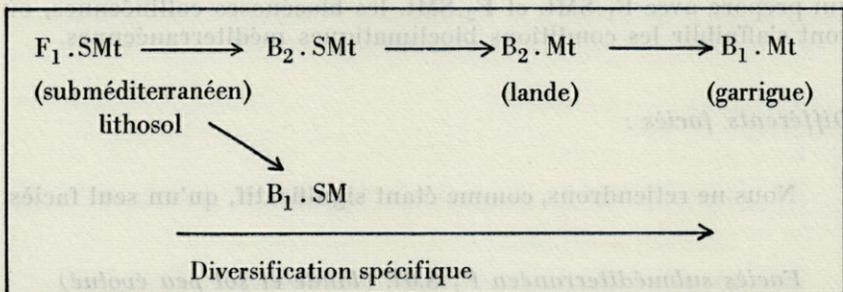
-- Structures écologiques

Nous voyons se confirmer la position écologique, dans la biocénose, de *Paracaloptenus bolivari*, espèce pionnière sub-méditerranéenne, peut-être préférante pour les zones calcaires. *St. lienatus* présent dans la moitié des prélèvements de B₂.SMt., est absent ici, en raison de l'affaiblissement du recouvrement herbacé.

Nous remarquerons la place des *Oedipodinae*, dans le processus de colonisation des sols, ainsi que la position de *G. vagans*, lorsque le substratum végétal reste peu épais. Le fort pourcentage d'*Euchorthippus* continue à donner l'empreinte méditerranéenne à ce faciès.

— Variations. Evolution structurale des groupements

Dans les Pyrénées orientales, sur les sols peu évolués, les *Calliptamus*, ainsi d'ailleurs que les *Oedipoda*, colonisent les premiers stades de la série végétale. La participation des *Paracaloptenus* à ce processus, est très forte, au niveau des Corbières (B₂.F.SMt.). Ensuite interviennent *Pezotettix*, puis apparaissent des espèces de sols plus avancées comme *Euchorthippus* et *G. vagans*. Du point de vue dynamique, dans les différents groupements déjà étudiés, nous pouvons établir la progression suivante :



Dans la zone des Pyrénées orientales, les biocénoses subméditerranéennes correspondent à un affaiblissement faunistique. Le peuplement orthoptérologique obéit à la loi de *proportionalité physionomique* ou de *corrélation physionomique*, précédemment établie.

2.4. BIOCÉNOSE DE LA ZONE COLLINÉENNE (600 à 800 m)

L'étage collinéen englobe toute une frange pyrénéenne, approximativement entre 600 et 800 m, sous l'étage montagnard, de la Méditerranée à l'Atlantique.

Les groupements collinéens des Pyrénées orientales ne se superposent pas à ceux de la zone centrale ou atlantique.

— ZONE ORIENTALE DES PYRÉNÉES

— Biocénoses et faciès types

C'est peut-être la plus diversifiée, nous pensons qu'il faut simplement voir là une manifestation des tendances xérophiles de la plus grande partie des Orthoptères du Sud de la France.

Biocénose collinéenne B₁.C (Landes, Corbières, 650 à 700 m)

— Paramètres externes

C'est dans les Corbières, au-delà de 600 m (9 prélèvements 200 à 208, stations entre Furtou et Col Linas), que se dégage le plus nettement l'unité de cette biocénose.

— Paramètres internes de B₁.C.

<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	24 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (surtout 2° type génétique) ..	20 %
<i>Platycleis tessellata</i>	16 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	15 %
<i>Stauroderus scalaris</i>	13 %
<i>Paracaloptenus bolivari</i>	5 %
<i>Oedipoda germanica</i>	3 %
<i>Oedipoda coerulescens</i> (quelques <i>O. charpentieri</i>) (?)	2 %
<i>Omocestus viridulus</i>	1 %
<i>Oedalus decorus</i>	1 %
T	88
n.E.	10
α	2,8
σ	8,1
I	2,8
V	81
% L (15-7)	17
% L (15-8)	8
% L (15-9)	2
% E	16

— Structures écologiques

La parenté biocénotique avec B₂.S.Mt. (Corbières, altitude 500 m) est forte. On retrouve toujours *E. pulvinatus* qui domine la plupart des biocénoses chaudes. Les espèces fondamentales caractéristiques sont *E. pulvinatus* et *G. bicolor-biguttulus-mollis* (2° type génétique surtout). La différence apparaît, dans l'augmentation des *Glyptobothrus* qui passent de 11 % à 20 %. *Stenobothrus lineatus* augmente également et les Ensifères passent de 8 à 16 %, avec importance particulière de *Platycleis tessellata*. Enfin, on doit souligner du point de vue biocénotique et écologique, la place occupée par les *Stauroderus scalaris* qui apparaissent.

L'indice de milieu I passe de 4,2 pour B₂.S.Mt à 2,8 pour l'étage collinéen. Les conditions paraissent donc plus favorables que précédemment. Nous pensons qu'il faut voir, dans cette diminution de l'indice de milieu, l'interpénétration de deux groupes faunistiques : d'abord des espèces méditerranéennes, puis des espèces à répartition plus large comme les *Glyptobothrus*, *Stenobothrus*, *Platycleis*. C'est là un phénomène assez général; lorsque l'on se trouve à la limite de deux grands types biocénotiques, il est fréquent de rencontrer des groupements plus diversifiés, dont l'étude renseigne souvent sur les limites des espèces. C'est le cas, ici, pour *Stauroderus scalaris* situé normalement au-dessus de 1 000 à 1 400 m (MARTY, 1961) dans les zones très ensoleillées des Pyrénées centrales. Dans les Corbières, cette espèce descend jusqu'à 600 à 700 m, où elle représente, en de nombreux points, plus de 10 % des groupements. Si l'on se réfère à l'ensoleillement et aux conditions pluvio-thermiques des Corbières, ainsi qu'aux biotopes toujours très ensoleillés, de cette espèce, dans les Pyrénées centrales, le préférendum de cette dernière apparaît déjà pour les facteurs : rayonnement et température.

Biocénose collinéenne B₂.C. (Corbières, Landes, alt. 700 à 800 m)

— Paramètres externes

Même territoire géographique que précédemment (8 prélèvements, 209 à 216, — quadrilatère : Bugarach, Furtou, Massac, Cubières, entre 700 et 800 m d'altitude —, soit une frange biogéographique située au-dessus de B₁.C.

— Paramètres internes de B₂.C.

<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	22 %
<i>Stauroderus scalaris</i>	21 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (surtout 2° type génétique).	18 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	12 %

<i>Platycleis denticulata</i>	10 %		
<i>Chorthippus longicornis</i>	9 %		
<i>Oedipoda germanica</i>	5 %		
<i>Arcyptera fusca</i>	2 %		
<i>Decticus verrucivorus</i>	1 %		
T	82	V	67
n.E.	9	% L (15-7)	17
α	3,5	% L (15-8)	10
σ	7,4	% L (15-9)	2
I	2,1	% E	11

— Structures écologiques

Trois espèces sont fondamentales et caractéristiques : *E. pulvinatus*, *St. scalaris*, *Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis* (2° type génétique). L'élément essentiel est l'importance croissante de *St. scalaris*. Dans les Ensifères *P. denticulata* remplace *P. tessellata*. A la faveur de la micro-topographie, dans les zones plus humides, apparaissent *Chorthippus longicornis* et *A. fusca*. Il faut souligner le caractère collinéen de B₂.C. qui s'affirme par rapport à B₁.C., en raison de l'augmentation des *Stauroderus* et de l'apport de *Chorthippus* et *Arcyptera*.

*Biocénose collinéenne B₃.C. (Canigou, 700 à 850 m,
Pelouse et Lande)*

— Paramètres externes

Sont considérés : 6 prélèvements typiques, 217 à 222 de la fin de l'étage collinéen, au niveau du massif du Canigou, dans la zone Fillols, Taurynia, Col de Millières; le sol est varié et irrégulier, avec des aspects de pelouse-lande et des passages vers la garrigue. Des prélèvements de plus faible importance et limités à une strate végétale très précise, sont ici sans valeur biocénotique, étant donné les interpénétrations phytionomiques.

— Paramètres internes de B₃.C.

<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2° type génétique)	26 %
<i>Calliptamus italicus</i>	13 %
<i>Oedipoda coerulescens</i>	12 %
<i>Sphingonotus coerulans</i>	11 %
<i>Glyptobothrus vagans</i>	11 %
<i>Stauroderus scalaris</i>	10 %
<i>Platycleis denticulata</i>	4 %

<i>Psophus stridulus</i>	4 %
<i>Oedipoda germanica</i>	3 %
<i>Paracaloptenus bolivari</i>	2 %
<i>Ephippiger cunii</i>	2 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	1 %
<i>Oedalus decorus</i>	1 %
<i>Tettigonia cantans</i>	0,1 %

T	92	V	98
n.E.	14	% L (15-7)	20
α	4,6	% L (15-8)	11
σ	6,9	% L (15-9)	3
I	1,5	% E	6

— Structures écologiques

L'indice de diversité spécifique, $\alpha = 4,6$, possède une valeur très élevée pour un peuplement orthoptérologique. Bien qu'atteignant précédemment 3,5 en B₂. C., cette valeur est dépassée par les groupements collinéens de la base du Canigou. Ce phénomène s'explique, si l'on examine l'orographie générale. Bien que proche de la Méditerranée, cette zone est en relation avec des réservoirs faunistiques et écologiques très différents; d'une part les étages inférieurs plus secs et plus chauds, en communication directe avec la zone eu-méditerranéenne, et d'autre part les stations plus humides et plus froides des étages montagnards subalpins et alpins du Canigou et des massifs voisins.

On comprend dès lors, les possibilités normales d'interpénétration, sans variation climatique, entre faune typiquement méditerranéenne et faune montagnarde, ainsi que les possibilités de translations écologiques verticales. Ces dernières sont rendues possibles, par l'existence, au contact de la zone méditerranéenne, de reliefs dépassant 2 700 mètres. *Très rapidement, l'équilibre faunistique et climatique peut se rétablir sans aucune perte.* C'est sûrement là, une des raisons majeures, de l'extrême richesse de ces régions. Ce phénomène a joué de façon plus atténuée pour les Corbières. L'équilibre, au cours des variations climatiques extrêmes, post-glaciaires, n'a sûrement jamais été atteint dans les Pyrénées centrales, compte tenu de cette *inertie de la translation écologique*. Cette inertie est liée à la distance, et à l'orographie entre les foyers spécifiques. On peut admettre que cette *inertie de translation écologique* a été nulle dans la partie orientale des Pyrénées. Nous trouvons, là, l'explication possible, au niveau collinéen, d'un indice α supérieur à 4,5.

Faciès collinéen, F₁.C. (Albères, landes, alt. 800 m)

— *Paramètres externes*

Pyrénées orientales, Massif des Albères, entre l'Albère et le Col de l'Ouillat, 5 prélèvements, nos 227 à 231 sur pelouse et lande, avec passages locaux sur sol peu évolué, roche mère apparente.

— *Paramètres internes de F₁.C.*

<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	24 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2° type génétique)	21 %
<i>Oedipoda coerulescens</i> (quelques <i>O. Charpentieri</i> (?))	19 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (1 ^{er} type génétique)	15 %
<i>Omocestus ventralis</i>	8 %
<i>Calliptamus</i> sp. (larves)	8 %
<i>Platycleis tessellata</i>	5 %

T	78	V	48,5
n.E.	7	% L (15-7)	18
α	1,8	% L (15-8)	10
σ	6,8	% L (15-9)	1
I	3,7	% E	5

— *Structures écologiques*

La densité représente un des éléments les plus fluctuants en dessous de l'étage montagnard et particulièrement dans les Pyrénées orientales. Nous insistons dans la définition de B₃.C. sur le polymorphisme physiologique de la strate végétale; les Albères n'échappent pas à cette règle, si l'on y ajoute une topographie d'ensemble irrégulière, un sol inégalement évolué, on voit combien toute mesure de densité devient délicate et combien sa généralisation peut être critiquable. Seulement, à titre indicatif, nous donnons pour les étages subméditerranéens et collinéen des valeurs extrêmes de 1 individu pour 100 m² à 7 individus au m², soit une densité au m² de d = 0,01 sur lithosol à d = 12 sur sol très évolué à pelouse continue avec une moyenne de d = 7 pour les landes collinéennes des Albères.

Le groupement F₁.C. représente un faciès d'appauvrissement par rapport à B₁.C. et B₃.C. Les caractéristiques édaphologiques disparaissent dans la présence des *Calliptamus*, des *Glyptobothrus* et *Omocestus*. Ces espèces soulignent le caractère de transition de ce faciès. Les espèces caractéristiques fondamentales sont *E. pulvinatus* et *Glyptobothrus* (2° type génétique).

Faciès collinéen F₂.C. (Pelouse, lande, Col de Jau, alt. 800 m)

— Paramètres externes

Les calculs sont effectués à partir de 241 individus répartis en 3 prélèvements (n^{os} 232 à 235) dans des biotopes identiques de lande-pelouse (série du Chêne pubescent, descente col de Jauvallée de Castellane - face sud-est, altitude 800 m).

— Paramètres internes de F₂.C.

<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (1 ^{er} et 2 ^o type génétique) ..	31 %
<i>Euchorhippus pulvinatus</i>	26 %
<i>Platycleis tessellata</i>	24 %
<i>Chorhippus dorsatus</i>	12 %
<i>Platycleis denticulata</i>	7 %
T	81
n.E.	5
α	1,2
σ	9
I	7,5
V	45
% L (15-7)	22
% L (15-8)	9
% L (15-9)	3
% E	31

— Structures écologiques - Principe du pincement oroécologique

L'analyse de ce faciès révèle un indice de diversité spécifique faible, par rapport aux autres groupements collinéens. L'indice de milieu (I = 7,5) est supérieur aux valeurs précédentes : 2,8; 2,1; 1,5; 3,7, pour B₁.C., B₂.C., B₃.C. et F.C. Le caractère extrême, par rapport aux autres groupements collinéens, paraît difficile à analyser, en étudiant seulement la seule strate herbacée. Par contre, si l'on considère l'orographie, on constate que ce groupement s'étale dans une vallée relativement étroite. L'analyse de la carte de végétation au 1/250 000 de GAUSSEN fait apparaître la pénétration du Chêne vert entre les Hêtres et les Sapins; d'autre part, l'extrémité de la vallée est également fermée par les conditions écologiques de la hêtraie-sapinière.

Il y a là, pour les Orthoptères, un effet de « pincement oroécologique » constaté de nombreuses fois. En 1961, nous avons attiré l'attention sur ce problème dans les Pyrénées centrales (courbe de variations des espèces, MARTY, 1961, fig. 2), mais nous n'avions perçu, seulement, que la fin du phénomène, au niveau de l'étage forestier.

Ce fait correspond à la diminution des espèces le long des vallées, au niveau de l'étage montagnard, avec début dans l'étage

collinéen. Ce phénomène serait banal, s'il n'entraînait pas une *dislocation biocénotique*, avec création de milieux extrêmes, constituant de nombreuses niches écologiques, pour des espèces très différentes (froides, hygrophiles ou xérophiles). D'autre part, si les groupements faunistiques établis précédemment suivent les variations de la strate herbacée, au cours du pincement oroécologique, ils anticipent nettement sur le substratum végétal. C'est ainsi que dans la vallée étudiée (vallée de Castellane, pentes du col de Jau) la série du Chêne pubescent ne porte pas les associations correspondantes d'Orthoptères, comme on les trouve dans les différentes stations de cet étage. Il se crée, localement, des conditions extrêmes pour la biocénose, il apparaît, cartographiquement, des plaquages, presque unispécifiques, formés soit de *Glyptobothrus*, soit de *Platycleis tessellata*, soit de *Chorthippus dorsatus*. Les *Euchorthippus* sont plus uniformément répartis.

Lorsqu'une biocénose se trouve bloquée par un ou plusieurs facteurs, ici l'orographie et la variation altitudinale, le pincement écologique entraîne une fragmentation des groupements, *en avance sur le taux de corrélation avec le facteur considéré*.

Il y a création de nombreux milieux différents, donnant des faciès à tendance extrême, au sens systématique et écologique (contenant un grand nombre d'individus et peu d'espèces). Eventuellement il apparaît un groupement intermédiaire ou « biocénose de contrainte », avant l'installation de la nouvelle biocénose. Dans l'exemple étudié, ce que nous appelons « *biocénose de contrainte* » apparaît vers 900 m, avec les espèces suivantes :

<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i>	35 %
<i>Chorthippus dorsatus</i>	32 %
<i>Chorthippus longicornis</i>	31 %
Autres espèces (F ₂ .C.)	2 %

Ce groupement précède les biocénoses nouvelles de la fin de l'étage montagnard et de l'étage subalpin. On peut admettre, plus généralement, que les biocénoses d'Orthoptères des étages forestiers et des franges limitantes, sont des biocénoses de contraintes pour les Orthoptères (surtout les Caelifères) essentiellement liés, à peu d'exceptions près, à un taux de rayonnement lumineux élevé. Il serait intéressant de connaître la validité du principe de « pincement écologique » des biocénoses pour d'autres groupes zoologiques, étant donné que le *facteur de contrainte actif*, n'est pas obligatoirement un facteur limitant et peut être un facteur abiotique ou biotique.

Faciès collinéen F₃.C. (Vallespir, alt. 800 m)

— *Paramètres externes*

Les statistiques portent sur 4 prélèvements (nos 241 à 243) dans le Vallespir, région de Prats-de-Mollo, vers 800 m d'altitude, dans la pelouse et la garrigue du Chêne pubescent.

— *Paramètres internes de F₃.C.*

<i>Stenobothrus lineatus</i>	42 %		
<i>Oedipoda coerulescens</i>	37 %		
<i>Platycleis denticulata</i>	11 %		
<i>Ephippiger cunii</i>	5 %		
<i>Euchorhippus pulvinatus</i>	3 %		
<i>Glyptobothrus vagans</i>	2 %		
T	79	V	97
n.E.	6	% L (15-7)	29
α	1,5	% L (15-8)	17
σ	16,5	% L (15-9)	2
I	11	% E	11

— *Structures écologiques*

Présence de *Stenobothrus lineatus* (42 %), recul important de *Euchorhippus pulvinatus*, ainsi que de *Glyptobothrus vagans*. Ces deux espèces étaient jusqu'ici fortement représentées dans les zones ensoleillées, chaudes et surtout peu humides.

Si l'on considère les données météorologiques, on s'aperçoit qu'il s'agit d'une région plus humide que le Conflent. De nombreuses pluies sont arrêtées par cette zone; il en résulte au niveau collinéen, des groupements non pas hygrophiles, mais plus pauvres en individus xérophiles.

— ZONE CENTRALE DES PYRÉNÉES

Biocénoses et faciès collinéens

Un des traits essentiels des groupements collinéens des Pyrénées centrales, et à un moindre degré des Pyrénées atlantiques, est la diversité du peuplement. Cette diversité est liée aux différentes tonalités écologiques qui s'y superposent, méditerranéenne, atlantique, ainsi qu'à l'influence humaine qui a modifié les séries végé-

tales et les climax, d'où l'extrême difficulté pour percevoir les structures biocénotiques. Celles-ci sont modifiées, souvent diffuses, avec des faciès extrêmes. La difficulté de l'analyse réside dans la recherche de la biocénose d'équilibre, qui n'apparaît pas obligatoirement dans les relevés pris au hasard.

Ces derniers figurent plutôt des « *biocénoses relais* », ou des faciès extrêmes dus à la prédominance locale, d'un ou de plusieurs facteurs. La discrimination de ces facteurs permet de compléter l'écologie des espèces.

Biocénose collinéenne B₄.C (pelouse, soulane, alt. 750 m)

— Paramètres externes

Etant donné les remarques précédentes, nous définirons cette biocénose par la moyenne de 11 prélèvements (n^{os} 362 à 372), effectués, entre 700 et 800 m, dans des stations de pelouse, dont l'état d'humidité édaphique, la composition floristique, la topographie nous ont paru assez voisins. Ces stations couvrent les différentes vallées de l'Ariège à la vallée d'Ossau. Nous donnerons ensuite, au-delà de cette approche synthétique collinéenne, les principaux faciès dans lesquels s'étendent parfois des espèces, souvent faiblement représentées dans les biocénoses d'ensemble.

— Paramètres internes de B₄.C.

<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (1 ^{er} type génét. dominant) .	42 %
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	23 %
<i>Omocestus ventralis</i>	14 %
<i>Chorthippus longicornis</i>	11 %
<i>Platycleis denticulata hispanica</i>	5 %
<i>Nemobius sylvestris</i>	2 %
<i>Gryllus campestris</i>	1 %
Autres Ensifères variables (<i>Tettigonia</i> , <i>Decticus</i> , <i>Metrioptera</i> , ...) ..	1 %
Autres Coelifères (<i>Glyptobothrus</i> , <i>Tetrix</i> , <i>Chorthippus</i> , <i>Pezotettix</i>) .	1 %

T	97	V	119
n.E.	9	% L (15-7)	62
α	2,6	% L (15-8)	31
σ	13	% L (15-9)	3
I	5	% E	9

— Structures écologiques

Les quatre premières espèces du groupement sont *caractéristiques et fondamentales* pour la biocénose. L'élément remarquable

est l'importance des *Glyptobothrus* (42 %) dont plus des deux tiers appartiennent au premier type génétique, alors que, dans les Pyrénées orientales, c'est souvent le phénomène inverse qui est observé.

La position biocénotique d'espèces chaudes, comme les *Euchorthippus*, est également significative et il sera intéressant d'analyser l'importance zoocinétiq ue de différentes stations à tendance xérothermique.

La présence de *C. longicornis* (11 %), à tendance mésophile et très souvent hygrophile (MARTY, 1961), s'explique par l'augmentation de pluviosité, par rapport à la partie orientale de la chaîne.

Platycleis denticulata, occupe une position biocénotique faible (5 %) devenant localement plus forte, jusqu'à 13 %, dès que la strate herbacée est progressivement colonisée, ou aux abords des forêts (principe de corrélation physiionomique). Il en est de même des autres ensifères qui représentent sur les soulanes, en moyenne 9 %.

Biocénose collinéenne B₅.C.

(pelouse collinéenne, ombrée, alt. 750 m)

— Paramètres externes

Situés dans les mêmes secteurs géographiques que précédemment, mais en ombrée (entre 700 et 800 m), 9 prélèvements (nos 373 à 381) dans des stations écologiquement voisines, permettent d'approcher les groupements faunistique de la série du Chêne pubescent et du Chêne sessile (fond des vallées - Région de Vicdessos, Loudenvielle, Région d'Arreau).

— Paramètres internes de B₅.C.

<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (1 ^{er} type génét. dominant) .	29 %
<i>Chorthippus longicornis</i>	27 %
<i>Omocestus ventralis</i>	17 %
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	11 %
<i>Platycleis denticulata</i>	9 %
<i>Nemobius sylvestris</i>	4 %
<i>Gryllus campestris</i>	1 %
Autres Ensifères variables (<i>Tettigonia</i> , <i>Metrioptera</i> , <i>Decticus</i>)	1 %
Autres Coelifères variables (<i>Tetrix</i> , <i>Glyptobothrus</i> , <i>Chorthippus</i>) .	1 %

T	90	V	84,5
n.E.	9	% L (15-7)	82
α	2,5	% L (15-8)	41
σ	9,3	% L (15-9)	3
I	3,7	% E	15

— Structures écologiques

Au niveau collinéen, apparaît l'importance de l'exposition dans la structure des biocénoses. D'influence pratiquement négligeable dans les étages méditerranéens, ou tout au moins à la limite de l'analyse, ce nouveau facteur s'inscrit statistiquement ici. L'espèce la plus fortement représentée reste toujours *Glyptobothrus*, mais avec 29 % seulement. Les *Chorthippus* occupent en moyenne 27 %, alors que les *Euchorthippus* regressent. Outre leur valeur biocénotique, nous voyons se dessiner les aptitudes écologiques de ces trois espèces. Les Ensifères représentent 15 % contre 9 % précédemment. Il sera intéressant de rechercher ultérieurement, les rapports existant entre les Ensifères et les expositions nord, rapports qui s'ajouteraient à la *corrélation physionomique* déjà établie.

La densité n'est guère affectée, au niveau collinéen par la topographie, dans la mesure où la couverture végétale conserve son épaisseur. Des valeurs $d = 3$ à 6 (individus au m^2) sont moyennes pour la soulane. En ombrée, les chiffres sont inférieurs et peuvent diminuer de 50 %. La composition qualitative est également différente, il y a augmentation du contraste écologique : sur une distance de 200 mètres, on peut trouver des populations denses et unispécifiques de *Chorthippus longicornis*, séparées de populations moins denses de *Glyptobothrus*. Cela tient, en général, à des données écoclimatiques fines, comme l'augmentation de l'humidité édaphique pour l'extension des *Chorthippus*, ou à une évolution du sol plus faible, avec pelouse moins dense et plus sèche pour les *Glyptobothrus*. Sans pouvoir en donner une démonstration statistique, les observations sur le terrain, nous font émettre l'hypothèse de la plus grande continuité et régularité des biocénoses en soulane, par rapport à celles de l'ombrée. Cela tient, peut-être, au fait que la microtopographie crée beaucoup plus rapidement, en ombrée, des conditions facilitantes ou contraignantes pour les espèces. Il en résulte en exposition nord, des variations quantitatives, dans la structure des communautés, qui ont beaucoup plus d'ampleur qu'en soulane.

Faciès collinéen F₄C.

(Vallée d'Aspe, pelouse, alt. 400 à 700)

— Paramètres externes

Prélèvements (n^{os} 382 à 384) situés en vallée d'Aspe, alt. 400 m. Ils proviennent de différentes expositions, dont l'influence ne peut être dégagée de manière significative dans le fond des vallées, où les facteurs humidité et altitude dominent. Seule la nature du sol induit des écoclimats différents.

— Paramètres internes de F₄.C.

<i>Chorthippus longicornis</i>	}	77 %
<i>Chorthippus sp.</i> (grande espèce verte)			
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i>	12 %	
<i>Omocestus ventralis</i>	5 %	
<i>Euthystira brachyptera</i>	2 %	
<i>Tettigonia cantans</i>	2 %	
Autres Ensifères variables (<i>Metrioptera</i> , <i>Decticus</i>)			1 %
Autres Coelifères variables (<i>Glyptobothrus</i> , <i>Chorthippus</i>)			1 %
T	82	V	183
n.E.	8	% L (15-7)	93
α	2,2	% L (15-8)	49
σ	23,9	% L (15-9)	6
I	10	% E	3

— Structures écologiques

Les deux espèces de *Chorthippus* sont caractéristiques, *C. longicornis* est caractéristique et fondamentale. Cette espèce est présente dans tous les prélèvements, avec plus de 70 % des individus. Elle représente l'élément majeur de la biocénose, dans une vallée où l'humidité édaphique et atmosphérique est très forte. On doit souligner la présence d'*Euthystira brachyptera*, inégalement représenté en fonction des années, mais toujours présent dès 500 m en vallée d'Aspe. Dans les autres vallées, plus à l'est il faut atteindre 1 000 m pour la trouver. Ce fait est à relier avec les conditions climatiques de cette vallée, toujours très humide. Les zones à lithosol, créent des conditions éoclimatiques différentes, favorisant l'augmentation locale des espèces du genre *Glyptobothrus*.

Faciès collinéen F₅.C. (Vallée d'Ossau, pelouse, alt. 500 à 700 m)

— Paramètres externes

Conditions voisines de F₄.C. (prélèvements nos 402, 404 et 405).

— Paramètres internes de F₅.C.

<i>Chorthippus longicornis</i>	86 %	
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i>	9 %	
Autres espèces de plaine ubiquistes (<i>Stenobothrus</i> , <i>Tettigonia</i>) ...			5 %
T	79	V	158,5
n.E.	5	% L (15-7)	89
α	1,2	% L (15-8)	38
σ	30,7	% L (15-9)	7
I	25,5	% E	2

— Structures écologiques

Comme en F₄.C., l'espèce caractéristique fondamentale est *C. longicornis*, ce qui traduit l'extrême hygrophilie de ces biotopes. L'influence humaine, par l'irrigation et les prairies, ne fait qu'accroître le phénomène.

— ZONE ATLANTIQUE DES PYRÉNÉES

Biocénose et faciès collinéen

Biocénose collinéenne atlantique B₆.C.
(zone de la Rhune, alt. 200 à 800 m)

— Paramètres externes

L'analyse porte sur 5 prélèvements (n^{os} 420 à 424) au niveau de la pelouse typique de la zone atlantique. Le passage est direct, de la zone littorale à l'étage collinéen, dans le secteur géographique compris entre l'Atlantique et la région de St-Jean-Pied-de-Port. Pour une altitude ne dépassant pas 800 m, le gradient altitudinal est effacé pour les populations d'Orthoptères, par rapport à l'influence océanique.

Entre zéro et 800 mètres, on ne trouve pas, sur le bord occidental, de strates biocénologiques aussi apparentes que celles qui se dessinent sur le bord oriental.

— Paramètres internes de B₆.C.

<i>Chorthippus longicornis</i>	62 %		
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	21 %		
<i>Stenobothrus lineatus</i>	6 %		
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (1 ^{er} et 2 ^e type génétique) ..	5 %		
<i>Platycleis denticulata</i>	4 %		
Autres espèces (coelifères et ensifères variables : <i>Omocestus ven-</i>			
<i>tralis</i> , <i>Metrioptera abbreviata</i>)			
2 %			
T	81	V	124
n.E.	6	% L (15-7)	51
α	1,5	% L (15-8)	23
σ	21,2	% L (15-8)	2
I	14,1	% E	6

— Structures écologiques

L'élément dominant par rapport aux biocénoses collinéennes précédentes est l'augmentation de l'indice de milieu qui passe de valeurs inférieures ou égales à 5, dans la zone centrale, à 14,1 ici. Par rapport aux biocénoses méditerranéennes, l'étage collinéen atlantique représente un faciès extrême pour les Orthoptères. Sur le plan spécifique, nous trouvons une biocénose à *C. longicornis* et *St. stigmaticus*, ces deux espèces étant caractéristiques fondamentales avec *St. lineatus*. Si les deux premières espèces de B₆.C. occupent une position correcte dans notre échelle hygrométrique des Orthoptères, établie dans le massif de Néouvielle (MARTY, 1961), il faudra, au niveau de l'ensemble des Pyrénées, déplacer *Chorithippus longicornis* vers des degrés hygroécologiques inférieurs et le rapprocher de *St. stigmaticus*.

2.5. BIOCÉNOSES DES ZONES MONTAGNARDES

Là encore vont se retrouver les deux gradients, atlantique et méditerranéen, qui ont déjà dominé les structures biocénétiques antérieures.

— ZONE ORIENTALE DES PYRÉNÉES

Biocénose montagnarde B₁.M.

(soulane, pelouse-lande, massif du Canigou, atl. 950 m)

— Paramètres externes

Quatre prélèvements exposés au sud et au sud-est, dans le massif du Canigou sont utilisés et se rapprochent de la station 30 de KUHNELT (1960). La végétation est une lande-pelouse avec quelques passages vers la garrigue.

— Paramètres internes de B₁.M.

<i>Stauroderus scalaris</i>	31 %
<i>Glyptobothrus vagans</i>	27 %
<i>Glyptobothrus binotatus-sauleyi</i>	23 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	8 %
<i>Oedipoda germanica et coerulescens</i>	4 %

<i>Paracaloptenus bolivari</i>					3 %
<i>Calliptamus italicus</i>					2 %
<i>Decticus verrucivorus</i>					1 %
Autres espèces variables :					
<i>Oedalus decorus</i>	}				
<i>Chorthippus vagans</i>					
<i>Ephippiger cunii</i>					
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>					
T	76	V	104		
n.E.	9	% L (15-7)	55		
α	2,6	% L (15-8)	12		
σ	11,5	% L (15-8)	3		
I	4,4	% E	1		

— Structures écologiques

Les espèces caractéristiques et fondamentales sont *St. scalaris* et *G. vagans*. Les *Stauroderus* prennent ici une importance dominante; mais, leur répartition au niveau de l'étage montagnard est très inégale, et ils n'ont peut-être pas, dans les Pyrénées, l'importance qu'ils ont dans les Alpes. La compétition, plus forte, avec les espèces méditerranéennes ou avec les espèces de plaine fortement ubiquistes est sans doute en cause.

Les *G. binotatus* peuvent avoir une densité locale élevée, d'ailleurs variable, en fonction des années. Dans la plupart des cas, ils restent localisés sur des biotopes à strate végétale peu élevée, voire même sur les lithosols (éboulis faiblement colonisés).

Biocénose montagnarde, B₂.M.

(ombrée, lande, garrigue, Canigou, alt. 950 à 1 100 m)

— Paramètres externes

Même zone géographique que B₁.M., 4 prélèvements (n^{os} 103 à 106), végétation de lande avec garrigue.

— Paramètres internes de B₂.M.

<i>Glyptobothrus binotatus-saulcyi</i>	29 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	27 %
<i>Calliptamus italicus</i>	19 %
<i>Stauroderus scalaris</i>	12 %
<i>Oedipoda coerulescens</i>	9 %
<i>Ephippiger cunii</i>	2 %

Autres espèces variables :

<i>P. denticulata</i>	}	2 %
<i>D. verrucivorus</i>			
<i>M. maculatus</i>			
<i>C. apricarius</i>			

T	82	V	72,8
n.E.	7	% L (15-7)	53
α	1,7	% L (15-8)	31
σ	10,2	% L (15-9)	3
I	6	% E	4

— Structures écologiques

Diminution du pourcentage de *Staurodus* qui passe de plus de 30 % en soulane à moins de 15 % en ombrée, alors que les *G. binotatus* dominent ce groupement. Cette espèce que l'on rencontre au-delà de 2 000 m, souvent en soulane, descend vers 1 000 m avec compensation écologique, par passage en ombrée. L'importance des *Calliptamus* (19 %) et des *Oedipoda* (9 %), traduit la présence de nombreux éboulis et de zones à sols peu évolués.

Biocénose montagnarde, B₃M.

(ombrée, lande-pelouse, Py, Col de Mantet, Pla Guilhem, alt. 1 200 m)

— Paramètres externes

Groupement type, établi d'après 6 prélèvements (nos 107-112) à 1 200 m d'altitude, à l'intérieur d'un triangle, Py - Col de Mantet - Pla Guilhem sur pelouse et lande.

— Paramètres internes de B₃M.

<i>Stenobothrus lineatus</i>	33 %
<i>Glyptobothrus binotatus sauleyi</i>	21 %
<i>Paracaleptenus bolivari</i>	12 %
<i>Stauroderus scalaris</i>	11 %
<i>Oedipoda coerulescens</i>	8 %
<i>Calliptamus italicus</i>	7 %
<i>Pholidoptera griseoptera</i>	3 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	2 %
<i>Nemobius sylvestris</i>	2 %
<i>Gryllus campestris</i>	1 %

T	72	V	9,6
n.E.	10	% L (15-7)	46
α	3,2	% L (15-8)	27
σ	9,6	% L (15-9)	5
I	3	% E	8

— Structures écologiques

On remarquera l'augmentation de *St. lineatus* par rapport au groupement précédent, situé à altitude plus faible. L'indice de diversité de 3,2 est élevé pour une ombrée. Nous retrouvons pour cette zone, appartenant au massif du Canigou, le même phénomène qu'au niveau collinéen, en ce qui concerne la richesse du peuplement lors des variations climatiques quaternaires; il y a eu possibilité immédiate de migration verticale et de translation horizontale.

Faciès montagnard, $F_1.M.$

(soulane, pelouse, région Col de Jau, alt. 1 200 m)

— Paramètres externes

Ce faciès correspond à 5 prélèvements (nos 113 à 117), région des premières pelouses, de la série du Hêtre, avec des conditions microclimatiques favorables. Outre l'exposition de la vallée, le sol est bien drainé, avec présence de blocs apparents favorisant un réchauffement général rapide et la formation d'écoclimats indépendants.

— Paramètres internes de $F_1.M.$

<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	33 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2 ^e type génétique surtout)	27 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	15 %
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	11 %
<i>Platycleis denticulata</i>	8 %
<i>Chorthippus longicornis</i> et <i>montanus</i> (parfois)	5 %
Autres espèces variables :	
<i>G. brevipennis</i> }	1 %
<i>G. campestris</i> }	
<i>O. raymondi</i> }	

T	73	V	77,8
n.E.	7	% L (15-7)	59
α	1,9	% L (15-8)	16
σ	10,9	% L (15-9)	3
I	5,7	% E	9

— Structures écologiques

Les espèces caractéristiques sont *M. maculatus* et *G. bicolor-biguttulus-mollis*. La première espèce est surtout localisée vers les écoclimats froids, à pelouse rase, alors que les *Glyptobothrus* et les *Euchorthippus* recherchent les écoclimats chauds précédem-

ment définis. *St. lineatus*, se situe dans une zone intermédiaire. Les *Chorthippus* se groupent dans les zones d'humidité édaphique élevée (voisinage des sources, filets d'eau, sol faiblement drainé à pente plus faible et à microtopographie d'ombrée).

Cette diversité de position spécifique explique l'individualité de ce faciès et illustre le polymorphisme écologique des différentes espèces constitutives de la biocénose. D'où, la nécessité de l'étude détaillée sur le terrain.

Faciès montagnard F₂.M.
(pelouse, région col de Jau, alt. 1 500 m)

— Paramètres externes

Les conditions ont maintenant varié, l'augmentation d'altitude entraîne une diminution de température et une augmentation de l'humidité générale de cette zone. Certains passages sont situés en expositions nord-est au voisinage des Hêtres et des Sapins, il s'agit donc d'un faciès montagnard humide, 3 prélèvements (n^{os} 118 à 120).

— Paramètres internes de F₂.M.

<i>Omocestus viridulus</i>	42 %
<i>Chorthippus longicornis</i>	35 %
<i>Omocestus raymondi</i> et <i>haemorrhoidales</i> (?)	12 %
<i>Stauroderus scalaris</i>	5 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	4 %
Autres espèces variables :	
<i>D. verrucivorus</i>	}
<i>P. denticulata</i>	
<i>G. bicolor-biguttulus-mollis</i>	
<i>St. lineatus</i>	
<i>M. brachyptera</i> (?) <i>saussuriana</i> (?)	
..... 2 %	

T	78	V	89,4
n.E.	6	% L (15-7)	67
α	1,4	% L (15-8)	21
σ	15,9	% L (15-9)	4
I	11,3	% E	2

— Structures écologiques

Ce faciès à *O. viridulus* et *C. longicornis*, lesquelles sont les espèces caractéristiques fondamentales du groupement, traduit les éléments caractéristiques des paramètres externes : diminution de

la température et augmentation de l'humidité. *St. scalaris* ne représente plus que 5 % de la population. Enfin l'indice de milieu $I = 11,3$ (alors qu'il était de 5,7, 500 mètres plus bas à 1 200 m) souligne les conditions difficiles pour les Orthoptères de la zone forestière et semi-forestière de l'étage montagnard. Cette valeur de I est favorable au principe du pincement écologique des biocénoses, lié à la fois, à l'humidité, à la nébulosité et à la diminution de lumière. Ce phénomène qui a débuté comme nous l'avons montré à la fin de l'étage collinéen, se poursuit donc dans tout l'étage montagnard, malgré la formation de « biocénoses relais », ou de nouvelles biocénoses ($F_2.M.$), qui, avec l'expansion des espèces à large champ écologique comme *O. viridulus*, tendent à dépasser ces facteurs limitants.

Faciès montagnard $F_3.M.$

(pelouse, hêtraie, alt. 1 000 à 1 100, massif du Quérigut)

— Paramètres externes

Conditions édaphologiques voisines de $F_2.M.$ mais avec une pelouse plate, dégagée de l'influence forestière, donnant un ensoleillement supérieur, 4 prélèvements (n° 161 à 124).

— Paramètres internes de $F_2.M.$

<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2° type génétique surtout)	36 %
<i>Omocestus viridulus</i>	22 %
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	17 %
<i>Chorthippus longicornis</i>	13 %
<i>Mecosthetus grossus</i>	11 %

Autres espèces variables :

<i>Antaxius hispanicus</i> (?)	}	1 %
<i>Stauroderus scalaris</i>			
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>			

T	81	V	62,9
n.E.	6	% L (15-7)	66
α	1,5	% L (15-8)	32
σ	10,7	% L (15-9)	3
I	7,1	% E	1

— Structures écologiques

Le recul d'*O. viridulus* et surtout de *C. longicornis* correspond à l'augmentation du facteur lumière-température et à la diminution de l'humidité. Ce groupement confirme les exigences hygrophiles des *Chorthippus*, non seulement de *Ch. montanus* (MARTY,

1961), mais également de *C. longicornis*. Le dualisme virtuel des deux premières espèces caractéristiques, *Glyptobothrus* et *Omocestus* traduit donc les deux tendances de ce groupement :

- humidité édaphique non négligeable avec présence de la hêtraie voisine (22 % d'*Omocestus*)
- rayonnement élevé (36 % de *Glyptobothrus*, 2^e type génétique), lié à l'existence de vastes clairières non refroidies par la présence d'écrans montagneux, dans le mouvement solaire journalier.

Faciès montagnard, F₄.M.

(pelouse, hêtraie, Quérigut, alt. 1 300 à 1 400 m)

— *Paramètres externes*

Même secteur édaphologique que le précédent, mais 300 à 400 m au-dessus, 4 prélèvements dans la zone comprise entre les forêts du Quérigut et le Col de la Quillane (n^{os} 125 à 128). Le faciès forestier a localement diminué, les conditions de nébulosité et de luminosité sont supérieures à F₄.M.

— *Paramètres internes de F₄.M.*

<i>Chorthippus longicornis</i>		41 %	
<i>Stauroderus scalaris</i>		25 %	
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>		14 %	
<i>Omocestus viridulus</i>		11 %	
<i>Arcyptera fusca</i>		9 %	
Autres espèces :			
<i>Euchorthippus pulvinatus</i> }		1 %	
<i>St. lineatus</i> }			
T	78	V	79,8
n.E.	6	% L (15-7)	68
α	1,5	% L (15-8)	23
σ	12,9	% L (15-9)	3
I	8,6	% E	1

— *Structures écologiques*

Ce faciès à *Chorthippus* et *St. scalaris* marque l'augmentation de la lumière. En effet, cette dernière espèce vit surtout dans les zones ensoleillées (MARTY, 1961). L'humidité édaphique reste forte; on remarquera ici encore, la corrélation de ce facteur avec l'importance biocénotique de *C. longicornis* 41 %.

Faciès montagnard, F₅.M.

(pelouse, soulane, 1 500 à 1 600 m, Mont-Louis)

— *Paramètres externes*

On utilise, dans cette zone, 5 prélèvements (n^{os} 129-133) en prairie rase et en prairie haute. Les conditions d'ensoleillement sont favorables, la nébulosité est faible, c'est la série du Pin sylvestre.

— *Paramètres internes de F₅.M.*

<i>Stauroderus scalaris</i>	26 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i>	19 %
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	16 %
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	11 %
<i>Omocestus viridulus</i>	10 %
<i>Calliptamus italicus</i>	6 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	5 %

Ensifères variables :

<i>Platycleis denticulata</i>	}	4 %
<i>Tylopsis liliifolia</i> (?)		
<i>Phaneroptera falcata</i> (?)		
<i>Metrioptera</i> sp.		
<i>Decticus verrucivorus</i>		

Autres espèces :

<i>Oedalus decorus</i>	}	3 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>		
<i>Chorthippus longicornis et montanus</i>		

T	90	V	6,9
n.E.	9	% L (15-7)	57
α	2,5	% L (15-8)	16
σ	7,6	% L (15-9)	2
I	3	% E	4

— *Structures écologiques*

Les valeurs de l'indice de milieu passent de I = 7,1 à 1 100 m (F₃.M.), à I = 8,6 à 1 400 m (F₄.M.). Le phénomène s'inverse au-delà, nous assistons à une diminution, c'est-à-dire à une amélioration des conditions, I = 3 à 1 600 m (F₅.M.) dans le présent groupement. Ce changement dans les peuplements que nous avons mis en évidence dans les massifs du Néouvielle vers 1 700 à 1 800 m

(MARTY, 1961), apparaît assez général dans les Pyrénées. Il se manifeste, dans la région de Mont-Louis, de manière plus précoce et correspond pour les Orthoptères au principe de l'amélioration ou de la stabilisation des paramètres biocénotiques internes entre 1 500 et 1 800 m, malgré l'augmentation de l'altitude. Nous verrons que ce phénomène de stabilisation biocénotique, lié à des facteurs externes abiotiques, comme l'augmentation de la lumière, vers 1 500 à 1 800 m dans l'ensemble des Pyrénées, dépend également en partie de facteurs biotiques liés au changement des espèces de la biocénose.

F₅.M., avec *St. scalaris*, *Glyptobothrus* et *Euchorthippus*, représente l'étage montagnard sec et caractérise la zone du Pin sylvestre dans cette partie des Pyrénées.

Faciès montagnard F₅.M.
(ombrée, montée du Canigou, alt. 1 600 m)

— Paramètres externes

Trois prélèvements (n^{os} 134 à 136) effectués dans les conditions les plus sévères de la sapinière : ombrée, forêt ancienne, clairière de moins de 10 000 m² anciennement occupée par les Sapins, donc avec une humidité édaphique maximum; révèlent une population assez riche en individus $d = 4$ à 5 au m².

— Paramètres internes de F₆.M.

<i>Omocestus viridulus</i>	96 %
Ensifères (<i>Metrioptera</i> sp.)	2 %
Autres espèces :	
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> }	2 %
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i> }	
T	97
n.E.	3
α	0,6
σ	44,3
I	73,8
V	134,2
% L (15-7)	72
% L (15-8)	51
% L (15-9)	1
% E	2

— Structures écologiques

La richesse en individus est ici corrélative d'une pauvreté spécifique, $\alpha = 0,6$ et l'indice de milieu dépasse 70 alors qu'il n'est que de 6 dans l'ombrée située 500 mètres plus bas. Ce faciès à *Omocestus viridulus* (plus de 90 %) est assez original. Il témoigne de l'aptitude de cette espèce à vivre en milieu très humide. Pourquoi

cette espèce se trouve-t-elle dans des biotopes isolés en forêt, plutôt que *Chorthippus longicornis* ou *montanus*, qui fréquente, également, des zones aussi humides ? Seule, l'analyse parallèle du facteur lumière et de la position du biotope permet d'envisager cette question. *O. viridulus* est plus tolérant à l'égard de la diminution de l'éclairement, et peut s'infiltrer en forêt pour s'étendre en densité, localement, s'il rencontre des clairières moyennement éclairées. Les *Chorthippus* aussi hygrophiles sont limités par le facteur lumière. Cette limitation joue dans la pénétration géographique du substratum forestier et, ensuite, dans l'expansion au niveau de biotopes faiblement éclairés. Le facteur limitant est ici la lumière et explique sans doute ce faciès extrême. Il permet, de plus, l'analyse écologique détaillée de l'espèce dominante du groupement.

— ZONE CENTRALE DES PYRÉNÉES

Biocénose montagnarde B₄M.
(pelouse, soulane, alt. 900 à 1 000 m, Col d'Aspin)

— Paramètres externes

Zone de prairies, améliorées par irrigation; prélèvements (n^{os} 137 à 139). Soulane 900 à 1 000 m de la région du Col d'Aspin. L'intérêt de ces prairies de soulane est de réaliser une expérimentation écologique, en augmentant l'humidité édaphique sous fort rayonnement.

— Paramètres internes de B₄M.

<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i>	35 %
<i>Chorthippus longicornis</i>	21 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	14 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	9 %
<i>Oedipoda coerulescens</i>	8 %
<i>Calliptamus barbarus</i> et <i>italicus</i>	4 %
<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	3 %
<i>Metrioptera abbreviata</i>	3 %
<i>Nemobius sylvestris</i>	2 %

Autres espèces variables :

<i>Pholidoptera griseoptera</i>	}	1 %
<i>Platycleis denticulata</i>		
<i>Decticus verrucivorus</i>		

T	89	V	107
n.E.	10	% L (15-7)	72
α	2,8	% L (15-8)	33
σ	10,7	% L (15-9)	5
I	3,8	% E	3

— Structures écologiques

L'indice de diversité spécifique $\alpha = 2,8$ est favorable ainsi que l'écart-type. L'humidité édaphique est en corrélation positive avec le pourcentage de *Chorthippus* (21 %). L'importance des *Glyptobothrus* (35 %) traduit, peut-être, la xérophilie de ce groupe spécifique et son développement possible dans des zones bien exposées. Dans ce cas, ces prairies à humidité édaphique expérimentale démontrent, pour *Glyptobothrus*, la dominance du facteur exposition (température-rayonnement), sur le facteur humidité. En effet, ils s'accoutument d'une forte augmentation du deuxième facteur, à condition que le premier soit augmenté ou maintenu. Ainsi s'explique cette structure biocénotique :

- importance des *Glyptobothrus* liée à l'exposition (malgré la forte humidité);
- importance des *Chorthippus* due à l'humidité édaphique.

Biocénose montagnarde, B₅M. (ombrée, pelouse, vallée d'Aure et d'Aulon, alt. 800 à 900 m)

— Paramètres externes

Si de nombreuses vallées pyrénéennes offrent des zones fortement ensoleillées, elles donnent inversement des biotopes très humides et assez peu éclairés. C'est le cas de certains biotopes en amont d'Arreau, en vallée d'Aure, et notamment, dans la vallée conduisant à Aulon, prélèvements (n^{os} 142 à 146).

— Paramètres internes de B₅M.

<i>Chorthippus longicornis et montanus</i>	36 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	18 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (1 ^{er} et 2 ^e type génétique) .	17 %
<i>Omocestus ventralis</i>	13 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	8 %
<i>Nemobius sylvestris</i>	5 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	2 %
Autres espèces :	
<i>Gryllus campestris</i> }	1 %
<i>Tetrix bipunctata</i> }	

T	87	V	89,1
n.E.	8	% L (15-7)	77
α	2,1	% L (15-8)	36
σ	10,7	% L (15-9)	6
I	5	% E	8

— Structures écologiques

Les espèces caractéristiques et fondamentales sont : *Ch. longicornis*, *St. stigmaticus*, qui occupent, réunies, plus de 50 % du peuplement. Les *Glyptobothrus* se trouvent en condition de faible éclaircissement et de forte humidité au sol. Ils représentent 17 % de la population contre 35 % dans B₅.M., avec les mêmes conditions d'humidité. C'est donc bien le facteur, éclaircissement et température, qui règle la plus ou moins grande expansion des *Glyptobothrus*, et explique, ici, la présence d'une biocénose à *Chorthippus*. Enfin, les conditions thermiques moyennes des vallées semblent en accord avec les 13 % d'*O. centralis*. Cette espèce pouvant localement augmenter et représenter 50 % des individus vers 1 500 mètres (MARTY, 1961).

Faciès montagnard, F₇.M. (pelouse, vallée de Luchon)

— Paramètres externes

Faciès correspondant à différentes vallées encaissées entre 800 et 1 000 m, prairies en lisière de forêts, notamment vallée de Luchon et vallée du Lys vers Superbagnères. Les notions de soulane et d'ombrée perdent leur signification, et les différences statistiques sont inférieures aux variations dues à l'échantillonnage sur un seul versant. Ceci est dû à l'hygrométrie de l'air et à la forte humidité édaphique. Cette dernière uniformise les fonds de vallées, créant ainsi un faciès microclimatique nouveau, très souvent lié, et c'est le cas dans les prélèvements 147-148 et 149, à une végétation de prairie élevée, souvent exubérante (plus de 1 m de haut).

— Paramètres internes de F₇.M.

<i>Chorthippus longicornis</i>	57 %
<i>Platycleis denticulata</i>	20 %
<i>Metriopectera abbreviata</i> et <i>roeseli</i>	11 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	8 %
<i>Arcyptera fusca</i>	3 %
Autres espèces (<i>Tettigonia cantans</i>)	1 %

T	96	V	112,3
n.E.	6	% L (15-7)	73
α	1,4	% L (15-8)	50
σ	19,1	% L (15-9)	4
I	13,6	% E	40

— Structures écologiques

Etant donné nos observations antérieures sur l'écologie des

biocénoses, celle-ci apparaît dominée par deux phénomènes : grande expansion d'espèces hygrophiles, *Chorthippus longicornis* (57 %) et d'autre part, présence de 40 % d'Ensifères, ce qui est considérable. La *corrélation physiologique* joue au niveau de ces biotopes à herbes hautes et situés, de plus, en lisière de forêt. Etant donné les biocénoses précédemment analysées, contenant *Platycleis denticulata* et appartenant à des soulanes, des ombrées des zones sèches et humides, il apparaît que l'un des éléments principaux dans la localisation des *Platycleis*, à l'intérieur de l'aire, est le couvert végétal, la xérophilie de l'écoclimat, venant comme deuxième élément; un couvert végétal important et relativement sec, représentant évidemment un optimum.

Faciès montagnard, F₈.M. (pelouse, ombrées, région vallée d'Aure, alt. 1 300 m)

— Paramètres externes

F₈.M. caractérise les pelouses des différentes vallées adjacentes à la neste d'Aure, entre 1 300 et 1 400 m, 6 prélèvements (n^{os} 149 à 154) sont utilisés sur sols plats ou peu inclinés, en relation avec des ombrées.

— Paramètres internes de F₈.M.

<i>Chorthippus longicornis</i>	47 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	36 %
<i>Omocestus ventralis</i>	12 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	3 %

Autres espèces variables :

<i>Oedipoda germanica</i>	}	2 %
<i>Stauroderus scalaris</i>			
<i>Gryllus campestris</i>			
<i>Nemobius sylvestris</i>			

T	79	V	91
n.E.	5	% L (15-7)	57
α	1,2	% L (15-8)	24
σ	18,2	% L (15-9)	2
I	15	% E	4

— Structures écologiques

Le groupement est dominé par trois espèces fondamentales et caractéristiques, *Ch. longicornis*, *St. lineatus*, *O. ventralis*. Le nombre et la quantité des espèces compagnes peut ensuite varier en fonction des microclimats, de la topographie et des activités humaines.

Faciès montagnard, F₉.M. (pelouses, soulanes, région vallée d'Aure, alt. 1 300 m)

— Paramètres externes

Les 6 stations analysées (nos 159 et 162 à 166) sont en soulanes, ou sur sol plat relié à des soulanes et complémentaires des stations précédentes.

— Paramètres internes de F₉.M.

<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2 ^e type génétique et formes voisines de <i>biguttulus</i>)	28 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	22 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	19 %
<i>Omocestus ventralis</i>	17 %
<i>Stauroderus scalaris</i>	6 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	3 %

Autres espèces variables :

<i>Platycleis denticulata</i>	}	5 %
<i>Chorthippus longicornis</i>		
<i>Euthystira brachyptera</i>		
<i>Oedipoda germanica</i>		
<i>Arcyptera fusca</i>		
<i>Psophus stridulus</i>		

T	89	V	63,5
n.E.	7	% L (15-7)	52
α	1,7	% L (15-8)	25 à 30
σ	8,9	% L (15-9)	2
I	5,2	% E	6

— Structures écologiques

L'indice de milieu passe de I = 15 (F₈.M. ombrée) à I = 5,2 (F₉.M. soulane) pour le présent groupement. La densité de l'ordre d = 3 à 5 en soulane est souvent inférieure à d = 2 en ombrée. Les *Glyptobothrus* dominant et remplacent les *Chorthippus* de (F₈.M. ombrée), mais plus faiblement (28 %), alors que les *Chorthippus* représentaient 47 % précédemment. Cette différence dans l'intensité de la vicariance paraît assez difficile à expliquer, si ce n'est par la différence de possibilité d'expansion des deux espèces.

Faciès montagnard F₁₀.M. (ombrée, vallée d'Aure, région Azet, alt. 1 300 m)

— Paramètres externes

Biotopes particulièrement hygrophiles (ombrée, région d'Azet et d'Ens, vallée d'Aure), 3 prélèvements (n^{os} 167-168-169), humidité édaphique élevée, liée à des conditions microclimatiques, entraînant des précipitations plus fortes que dans le reste de la vallée (CHOUARD, 1949a).

— Paramètres internes de F₁₀.M.

<i>Chorthippus longicornis</i> et <i>montanus</i>	83 %
<i>Glyptobothrus apricarius</i>	9 %
<i>Pholidoptera griseoptera</i>	7 %
Autres espèces variables :	
<i>Nemobius sylvestris</i> }	1 %
<i>Tetrix bipunctata</i> .. }	

T	87	V	134
n.E.	4	% L (15-7)	75
α	0,9	% L (15-8)	20
σ	33,6	% L (15-9)	2
I	37,3	% E	7

— Structures écologiques

L'indice de milieu passe ici à 37,3, ce qui traduit suffisamment les caractéristiques extrêmes de ce faciès à *Chorthippus*. Celui-ci dépasse plus de 80 % de la population. On signalera également la position biocénotique des *Pholidoptera* (7 %), qui se situent dans les vallées humides jusqu'à 1 400 m (MARTY, 1961).

Faciès montagnard F₁₁.M. (pelouse, soulane, lithosol, alt. 900 à 1 200 m)

— Paramètres externes

Faciès sur pelouses fortement exposées, avec roche mère apparente, donnant des écoclimats très chauds, 3 prélèvements : col d'Aspin, région d'Arreau et de Payolle (n^{os} 170-171-172).

— Paramètres internes de F₁₁.M.

<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i>	54 %
(1 ^{er} type génétique 2/3; 2 ^e type 1/3)	

<i>Euchorthippus pulvinatus</i>	23 %
<i>Calliptamus italicus</i>	14 %
<i>Oedipoda coerulescens</i>	5 %
<i>Pezotettix giornai</i> (avec autre espèce : <i>P. denticulata</i>)	4 %

T	92	V	92,5
n.E.	5	% L (15-7)	60
α	1,1	% L (15-8)	15
σ	18,5	% L (15-9)	2
I	16,8	% E	4

— Structures écologiques

Ce faciès à *Glyptobothrus* et *Euchorthippus*, représentant ensemble plus de 70 % du peuplement, rappelle des groupements plus chauds des étages inférieurs, ou à altitude égale, des faciès plus méditerranéens. La présence de *C. italicus* et de *P. giornai* est ici en corrélation positive avec l'évolution du sol (tendance vers les lithosols).

— ZONE ATLANTIQUE DES PYRÉNÉES

Biocénose montagnarde atlantique B₆.M. (pelouse, alt. 1 400 m)

— Paramètres externes

Pelouses situées à 1 500 m (n^{os} 173 à 176) dans la zone du col Burdin-Curutcheta (région St-Jean-Pied-de-Port).

— Paramètres internes de B₆.M.

<i>Chorthippus longicornis</i>	61 %
<i>Omocestus viridulus</i>	13 %
<i>Chorthippus</i> sp. (?)	11 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	9 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i>	3 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	2 %
Autres espèces (<i>Glyptobothrus</i> , <i>Omocestus</i>)	1 %

T	86	V	139
n.E.	7	% L (15-7)	71
α	1,7	% L (15-8)	52
σ	19,5	% L (15-9)	9
I	11,4	% E	2

— Structures écologiques

Le groupement est marqué par la chute des espèces du genre *Glyptobothrus* (inférieur à 10 %), alors que *Ch. longicornis* dépasse 60 %. Cette dernière espèce, caractéristique et fondamentale, traduit le caractère hygrophile des biocénoses de la partie orientale de la chaîne. L'empreinte montagnarde est marquée par *O. viridulus* qui augmente, dès l'altitude de 1 000 m. Nous soulignerons le retard général dans les cycles. Au 15 août, près de la moitié de la population est encore à l'état larvaire. La distinction soulane-ombrée est à peine marquée : augmentation des *Glyptobothrus* et diminution des *Chorthippus* pour les expositions sud. Le groupement est dominé par une forte humidité édaphique et atmosphérique.

2.6. BIOCÉNOSES DES ZONES SUBALPINES (alt. 1 700 à 2 000 m)

— ZONE ORIENTALE DES PYRÉNÉES

Biocénose subalpine B₁.SA. (ombrée, pelouse, lande, Canigou, alt. 1 850 m)

— Paramètres externes

Pelouses situées en ombrée entre 1 800 et 1 950 m dans le massif du Canigou, forte humidité édaphique, 4 prélèvements n^{os} 1 à 3).

— Paramètres internes de B₁.SA.

<i>Omocestus viridulus</i>	37 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	22 %
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	19 %
<i>Cophopodisma pyrenaea</i>	12 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2 ^e type génétique)	6 %
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	3 %

Autres espèces variables :

<i>Antaxius hispanicus</i>	
<i>Chorthippus longicornis</i> }	1 %
<i>Euthystira brachyptera</i> . }	

T	78	V	77,1
n.E.	7	% L (15-7)	73
α	1,8	% L (15-8)	41
σ	11,8	% L (15-9)	3
I	6,5	% E	1

— Structures écologiques

Deux espèces sont fondamentales et caractéristiques : *O. viridulus* et *St. stigmaticus*. Nous signalerons l'importance des *O. viridulus*, au niveau des ombrées semi-forestières des Pyrénées orientales (Canigou), non seulement au niveau de l'étage montagnard (F₆.M.), mais également au début de l'étage subalpin. Cette espèce peut coloniser des soulanes (Col de Jau, F₂.M.). Il ne s'agit pas d'une espèce *exclusive* de l'ombrée, mais elle est une des rares espèces à pouvoir supporter les éclaircissements moyens des ombrées ou des clairières mal exposées.

Biocénose subalpine B₂.SA (pelouse, soulane, Canigou, alt. 1 900 m)

— Paramètres externes

Ce groupement est représenté par de nombreux biotopes de pelouse en soulane et exposition est, entre 1 800 et 1 950 m, dans le territoire du Canigou (Pla Guilhem, Pic de Costabonne), 6 prélèvements (n^{os} 4 à 9). La microtopographie est variable mais, dans tous les cas, dominant un ensoleillement favorable et une pelouse dense.

— Paramètres internes de B₂.SA.

<i>Stauroderus scalaris</i>	32 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2 ^e type génétique)	21 %
<i>Omocestus viridulus</i>	19 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	12 %
<i>Chorthippus longicornis</i> et <i>montanus</i>	9 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	5 %
<i>Ephippiger cunii</i> (ou autres espèces)	2 %
T	84
n.E.	7
α	1,8
σ	9,4
I	5,2
V	67,1
% L (15-7)	66
% L (15-8)	31
% L (15-9)	2
% E	7

— Structures écologiques

Par rapport au groupement B₁.SA. précédent, celui-ci est dominé par *St. scalaris* et *Glyptobothrus*. Ainsi se trouve marquée l'opposition entre des biotopes d'exposition différente. *O. viridulus* représente 19 % et 35 % en ombrée. Il ne faut pas voir là absolument une tendance hygrophile, puisque l'espèce est bien représentée en zone plus sèche, mais seulement une possibilité d'adaptation et

d'expansion écologique supérieure aux autres espèces de l'aire. *O. viridulus* trouve une « *place vide* » et l'envahit.

Il faut admettre une saturation biologique en Orthoptères, au-delà de 4 à 7 individus au m² de pelouse, malgré des chiffres locaux de 10 à 12 au m². En dessous de cette valeur, pour des pelouses subalpines, une certaine « *dépression écologique* » apparaît : c'est le problème du peuplement des clairières et des lisières des forêts qui se pose.

L'espèce la moins sténocène s'installe, en donnant des populations extrêmes (cas de F₆.M).

Lorsque l'espèce pénètre dans le milieu, étant donné l'absence de compétition elle prolifère rapidement. Si nous insistons sur cet exemple (F₆.M), qui est un cas extrême, c'est pour souligner la prudence à observer lors de la *déduction des aptitudes et optima écologiques spécifiques, en fonction des caractéristiques physiques ou physico-chimiques d'un milieu*. Dans une biocénose quelconque, il se produit un balancement entre l'appétence pour les facteurs externes et les compétitions interspécifiques, dépendant à la fois de ces facteurs et des *potentialités génétiques adaptatives spécifiques*; d'où les peuplements *unispécifiques* de biotopes dont les paramètres biotiques physico-chimiques *ne correspondent nullement à l'optimum écologique spécifique*.

*Biocénose subalpine B₃.SA. (pelouse, ombrée,
Canigou, alt. 2 000 m)*

— *Paramètres externes*

Même secteur géographique que B₁.SA, mais 150 à 200 mètres au-dessus, 3 prélèvements (n^{os} 10 à 12), l'humidité édaphique est toujours forte; par contre, il y a diminution de la nébulosité par rapport à B₁.SA.

— *Paramètres internes de B₃.SA.*

<i>Omocestus viridulus</i>	34 %
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	21 %
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	19 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	12 %
<i>Omocestus raymondi, haemorrhoidalis</i> (?)	9 %
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	3 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (et autres espèces)	2 %
T	91
n.E.	7
α	1,7
σ	8,1
I	4,7
V	57,8
% L (15-7)	91
% L (15-8)	47
% L (15-9)	3
% E	1 à 3

— Structures écologiques

C'est une biocénose à *O. viridulus*, comprenant toutefois des espèces de haute montagne, comme *G. brevipennis*. Nous voyons s'affronter des espèces largement répandues depuis la plaine, comme les *Omocestus* et des espèces plus sténotopes, comme *G. brevipennis*.

Faciès subalpin *F₁.SA.* (pelouse, soulane, région Font-Romeu, alt. 1 800 m)

— Paramètres externes

Faciès correspondant au peuplement des pelouses avec *Juniperus*, en clairière et en bordure de forêt de Pins à crochets; 4 prélèvements (n^{os} 10 à 13). L'ensoleillement est très favorable mais l'humidité édaphique est forte.

— Paramètres internes de *F₁.SA.*

<i>Chorthippus longicornis</i> et <i>montanus</i>	44 %
<i>Ephippiger cunii jugicola</i>	19 %
<i>Glyptobothrus apricarius</i>	15 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2 ^e type génétique)	9 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	6 %
<i>Arcyptera fusca</i>	5 %

Autres espèces variables :

<i>Platycleis denticulata</i> }	2 %
<i>Chorthippus longicornis</i> }	

T	87	V	95
n.E.	7	% L (15-7)	69
α	1,8	% L (15-8)	20
σ	13,3	% L (15-9)	3
I	7,3	% E	27

— Structures écologiques

Les trois espèces caractéristiques et fondamentales sont : *C. longicornis*, *E. cunii* et *G. apricarius*. L'intercalation d'un Ensifère *E. cunii* dans la biocénose peut paraître curieux. Si l'on se réfère aux paramètres externes et aux observations de terrain, il apparaît que les *Ephippiger* sont localisés surtout sur les touffes de *Juniperus*, ce qui n'implique pas une liaison entre les deux, mais éclaire simplement un aspect de l'éthologie de ce genre, recherchant, par des variations verticales locales, la température et l'éclairement optimum. Parallèlement aux observations de terrain, cette biocénose nous renseigne sur les exigences de *G. apricarius*. Cette espèce de-

mande un fort ensoleillement, lié à une strate herbacée dense, plus élevée (10 à 20 cm) avec, en plus, une humidité édaphique moyenne.

— ZONE CENTRALE DES PYRÉNÉES

Biocénose subalpine B₄. SA. (pelouse, soulane, Haute-Ariège, alt. 1 700 à 1 800 m)

— Paramètres externes

Cette biocénose s'établit sur les soulanes subalpines de la haute Ariège, entre le plateau de Bonascre (Ax-les-Thermes et l'Andorre) ainsi que dans la zone ouest du Massif du Carlit, 5 prélèvements au total (n^{os} 14 à 18) sur les pelouses fortement exposées, de la série du Pin à crochets.

— Paramètres internes de B₄.SA.

<i>Stauroderus scalaris</i>	22 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2 ^e type génétique surtout)	15 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	13 %
<i>Psophus stridulus</i>	10 %
<i>Chorthippus longicornis et montanus</i>	9 %
<i>Omocestus viridulus</i>	8 %
<i>Cophopodisma pyrenaea</i>	5 %
<i>Podisma pedestris</i>	5 %
<i>Arcyptera fusca</i>	4 %
<i>Platycleis denticulata</i>	3 %
<i>Ephippiger cunii</i>	2 %

Autres espèces variables :

<i>O. germanica</i>	}	2 %
<i>O. coerulescens</i>		
<i>O. haemorrhoidalis</i>		
<i>Antaxius hispanicus</i>		

T	92	V	71
n.E.	13	% L (15-7)	72
α	4,1	% L (15-8)	28
σ	5,4	% L (15-9)	4
I	1,3	% E	6

— Structures écologiques

Les trois premières espèces sont caractéristiques et fondamentales. Elles expriment les caractères écologiques de cette région qui

subit encore, climatiquement, certaines influences méditerranéennes. Cela explique la valeur de l'indice de diversité $\alpha = 4,1$ et de l'indice de milieu $I = 1,3$. Nous soulignerons le caractère moyen de ces chiffres, pour les limites géographiques et altitudinales définies. C'est ainsi que les *Stenobothrus* augmentent régulièrement de 1 600 à 1 800 m dans cette zone. Inversement, les *Glyptobothrus* diminuent. L'augmentation des *Podisma* et *Cophopodisma* est corrélative de l'augmentation altitudinale et de l'élévation de l'humidité atmosphérique et édaphique. Localement, certaines espèces peuvent être fortement représentées (KUHNELT, 1960, station 23).

Nous retiendrons le caractère favorable des soulanes subalpines ($\alpha = 4,1$; $\sigma = 5,4$; $I = 1,3$) pour le peuplement orthoptérologique.

*Biocénose subalpine B₅.SA. (pelouse-ombrée,
Haute-Ariège, 1 700 à 1 800 m)*

— Paramètres externes

Aire biogéographique identique à la précédente (B₄.SA) mais biotopes d'ombrée ou d'exposition nord-ouest, 5 prélèvements (n^{os} 19 à 23).

— Paramètres internes de B₅.SA.

<i>Chorthippus longicornis</i>	33 %
<i>Omocestus viridulus</i>	29 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	20 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (1 ^{er} et 2 ^e type génétique)	11 %
<i>Mecosthetus grossus</i>	3 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	2 %

Autres espèces variables :

<i>Stauroderus scalaris</i> , espèce de B ₄ .SA avec en plus : <i>Euthystira brachyptera</i>	2 %
---	-----

T	89	V	87,1
n.E.	7	% L (15-7)	86
α	1,7	% L (15-8)	49
σ	12,2	% L (15-9)	4
I	7,1	% E	4

— Structures écologiques

Les trois premières espèces caractérisent le groupement et existent dans tous les relevés. Les *Glyptobothrus* ont régressé par rapport à B₄.SA.; *St. scalaris* est souvent absent. L'indice de milieu passe de $I = 1,3$ pour la soulane, à $I = 1,7$ pour l'ombrée. Le nombre

d'espèces dont le pourcentage est supérieur à 2 % passe de 13 à 7. Ces chiffres indiquent l'intensité du contraste qui s'établit au niveau des pelouses subalpines entre les versants exposés au nord et ceux exposés au sud.

Biocénose subalpine B₆.SA. (soulane, Haute-Ariège, alt. 2 000 à 2 100 m)

— Paramètres externes

Les conditions géographiques sont celles de B₄.SA, avec pelouses en soulane, entre 2 000 et 2 100 m. Les conditions d'ensoleillement et de rayonnement sont très favorables; mais les contrastes thermiques, entre la nuit et le jour, augmentent, ainsi que la durée de la phase enneigée. Ce dernier phénomène diminue la période favorable pour les insectes.

— Paramètres internes de B₆.SA.

<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	22 %
<i>Stauroderus scalaris</i>	19 %
<i>Glyptobothrus binotatus-saulcyi</i>	16 %
<i>Cophopodisma pyrenaica</i>	14 %
<i>Chorthippus montanus</i> et <i>longicornis</i>	12 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2 ^e type génétique)	10 %
<i>Antaxius hispanicus</i>	5 %

Autres espèces variables :

<i>Oedipoda germanica</i> ...	}	2 %
<i>Podisma pedestris</i>		
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>		
<i>Platycleis saussuriana</i> ..		

T	88	V	52,5
n.E.	8	% L (15-7)	71
α	2,1	% L (15-8)	32
σ	6,3	% L (15-9)	5
I	3	% E	6

— Structures écologiques

Il s'agit d'une biocénose à *Gomphoceridius* et *Stauroderus*, mais ces dernières n'occupent plus avec les *Glyptobothrus* une position dominante. Les caractéristiques de la haute altitude marquent les structures biocénotiques. Malgré une exposition favorable, l'indice de milieu ne dépasse pas I = 3.

*Biocénose subalpine B₇.SA. (pelouse, ombrée,
Haute-Ariège, alt. 2 100 m)*

— Paramètres externes

Les biotopes sont situés dans le secteur biogéographique de (B₄.SA), en ombrée, entre 2 000 et 2 200 m.

— Paramètres internes de B₇.SA.

<i>Cophopodisma pyrenaea</i>	23 %
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	21 %
<i>Chorthippus longicornis</i> et <i>montanus</i>	19 %
<i>Glyptobothrus binotatus-saulcyi</i>	12 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	11 %
<i>Podisma pedestris</i>	8 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	5 %

Autres espèces variables :

<i>Decticus verrucivorus</i> ...)	}	1 %
<i>Euthystira brachyptera</i> ..)		
et espèces de B ₅ .SA.)		

T	84	V	61,6
n.E.	8	% L (15-7)	87
α	2,1	% L (15-8)	49
σ	7,4	% L (15-9)	4
I	3,5	% E	1 à 2

— Structures écologiques

Au niveau des biocénoses subalpines, outre les variations spécifiques qualitatives et quantitatives, les variations de densité deviennent intenses. En soulane les chiffres varient de $d = 3$ à $d = 9$ au m² avec un chiffre moyen : $d = 4$ (MARTY, 1961). En ombrée, au contraire, nous trouvons des valeurs : $d = 0,5$ à $2,5$ avec des moyennes de $d = 1$, donc des biocénoses numériquement 4 à 5 fois plus riches en soulane. Les espèces caractéristiques et fondamentales sont *C. pyrenaea* et *G. brevipennis*, c'est-à-dire des espèces de haute montagne. Nous passons, dans la Haute-Ariège, à partir de 2 000 m, en ombrée, à des biocénoses froides étroitement localisées, comme l'analyse biogéographique nous a permis de l'établir.

Biocénose subalpine B₈.SA. (soulane, vallée d'Aure, Arbizon, alt. 1 800 m)

— Paramètres externes

Pelouses, en soulane, situées entre 1 700 et 1 800 m en avant de l'axe de la chaîne pyrénéenne, zone de la Hourquette d'Arreau, du Pic d'Arbizon, du Soum de Matte, 5 prélèvements (n^{os} 24 à 28). Ces derniers englobent, parfois, des faciès à lithosols, particulièrement chauds.

— Paramètres internes de B₈.SA.

<i>Stauroderus scalaris</i>	22 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	18 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	17 %
<i>Omocestus raymondi</i>	12 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i>	8 %
<i>Chorthippus longicornis</i>	7 %
<i>Platycleis denticulata</i>	7 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	4 %
<i>Metrioptera abbreviata</i>	2 %
<i>Arcyptera fusca</i>	2 %

Autres espèces variables :

<i>Oedipoda germanica</i>	}	1 %
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>		
<i>Euthystira brachyptera</i>		
<i>Ephippiger cunii</i>		

T	89	V	73,3
n.E.	11	% L (15-7)	52
α	3,3	% L (15-8)	21
σ	6,6	% L (15-9)	2
I	2	% E	13

— Structures écologiques

L'indice de milieu, I = 2, est inférieur aux indices de zones situées à plus basse altitude, même si elles sont situées plus à l'est. De plus, α = 3,3; nous trouvons donc, avec les soulanes subalpines reliées à la vallée d'Aure, une série de conditions favorables, fournissant des biocénoses dont les caractéristiques se rapprochent de celles de groupements bien exposés de la région de Puymorens et du Carlit (B₄.SA; plus de 20 % de *St. scalaris* dans les 2 cas). La

zone comprise entre la vallée d'Aure et le Pic du Midi de Bigorre et englobant la *Réserve naturelle du Néouvielle* (ANGELIER, 1965), représente, pour la faune épigée, une limite écobioécologique fondamentale. Elle est très nette au niveau subalpin, les versants exposés au sud et au sud-est, ainsi que les versants est, sont très favorables et rappellent les biocénoses des Pyrénées orientales. Les versants nord et nord-ouest accusent l'influence altitudinale et sont sous la dominance de biocénoses froides et hygrophiles, à caractère atlantique.

Faciès subalpin F₂.SA (pelouse, soulane, région Lac d'Orédon et Pic du Midi, alt. 1 800 m)

— Paramètres externes

Dans la caractérisation de ce faciès subalpin, nous utilisons des stations déjà signalées (MARTY, 1961), dans lesquelles nous remplaçons *Blyptobothrus apicalis*, introduit par erreur à ce niveau (KRUSEMAN et JEEYELS), par le groupe *Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis* (2^e type génétique). Nous élargissons ce groupement au niveau des soulanes de 1 800 à 1 900 m entre Orédon, La Gaubie (Barrèges) et le Pic du Midi (La Mongie), prélèvements (n^{os} 29 à 32).

Etant donné que nous avons caractérisé les groupements subalpins types, par des biocénoses situées plus à l'est, nous considérerons, par convention, les groupements du Néouvielle et du Pic du Midi comme des faciès à niveau du subalpin pyrénéen.

— Paramètres internes de F₂.SA.

<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	47 %
<i>Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (2 ^e type génétique)	26 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	16 %
<i>Stauroderus scalaris</i>	6 %

Autres espèces variables :

<i>Oedipoda germanica</i>	}	5 %
<i>Isophya pyrenaea</i>		
<i>Chorthippus longicornis</i>		
<i>Decticus verrucivorus</i>		
<i>Arcyptera fusca</i>		

T	8	V	78
n.E.	5	% L (15-7)	67
α	1,2	% L (15-8)	31
σ	15,6	% L (15-9)	4
I	13	% E	3

— Structures écologiques

Pour les deux massifs (Pic de Néouvielle et Pic du Midi), il s'agit d'un groupement à *St. stigmaticus*, tel que nous l'avions défini en 1961 pour la région de Néouvielle (MARTY, 1961).

*Faciès subalpin F₃.SA. (Plateau d'Aumar,
massif du Néouvielle, alt. 2 200 m)*

— Paramètres internes de F₃.SA. (MARTY, 1961, p. 13)

<i>Stenobothrus lineatus</i>	50 à 60 %
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	20 à 30 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	10 %
<i>Aeropus sibiricus</i>	8 %
<i>Cophopodisma pyrenaea</i>	3 %

*Faciès subalpin F₄.SA. (ombrée,
massif du Néouvielle, alt. 2 200 m)*

— Paramètres internes de F₄.SA. (MARTY, 1961, p. 14)

<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	50 à 60 %
<i>Podisma pedestris</i>	20 à 30 %
<i>Aeropus sibiricus</i>	10 à 15 %
<i>Cophopodisma pyrenaea</i>	moins de 5 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	moins de 5 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	moins de 5 %

*Faciès subalpin F₅.SA. (pelouse, soulane,
Vignemale au Pic d'Anie, alt. 2 000 à 2 200 m)*

— Paramètres externes

Groupements à l'ouest des Pyrénées centrales, correspondant aux dernières franges subalpines vers l'atlantique; 6 prélèvements (n^{os} 29, 32, 34, 39 à 41), Vignemale, Pic du Midi d'Ossau, Somport, Pic d'Anie).

— Paramètres internes de F₅.SA.

<i>Aeropus sibiricus</i>	31 %
<i>Cophopodisma pyrenaea</i>	22 %
<i>Stauroderus scalaris</i>	17 %
<i>Arcyptera fusca</i>	13 %

<i>Podisma pedestris</i>	12 %
<i>Omocestus viridulus</i>	11 %
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	6 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	4 %
<i>Decticus verrucivorus</i>	3 %
Autres espèces (<i>Platycleis</i> sp.)	1 %

T	86	V	91
n.E.	10	% L (15-7)	73
α	2,9	% L (15-8)	39
σ	9,1	% L (15-9)	4
I	3,1	% E	4

— Structures écologiques

Le groupement *A. sibiricus*, *St. scalaris* et *C. pyrenaea*, n'apparaît pas lié à la partie occidentale des Pyrénées centrales. On y retrouve des espèces typiques des pelouses subalpines des Pyrénées orientales.

C. pyrenaea se trouve au-delà de 1 800 m, en général, sur tous les sommets, du Canigou au Pic d'Anie. A la fin des zones subalpines, vers 2 100 m il se dégage une *unité biocénétique pyrénéenne, relativement indépendante* des influences atlantiques, centrales ou méditerranéennes.

*Faciès subalpin F₆.SA. (pelouse, ombrée,
Vignemale au Pic d'Anie, alt. 2 000 à 2 200 m)*

— Paramètres externes

Même définition géographique et altitudinale que F₅.SA.

— Paramètres internes de F₆.SA.

<i>Cophopodisma pyrenaea</i>	19 %
<i>Podisma pedestris</i>	18 %
<i>Aeropus sibiricus</i>	17 %
<i>Omocestus viridulus</i>	15 %
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	12 %
<i>Arcyptera fusca</i>	6 %
<i>Euthystira brachyptera</i>	5 %
<i>Mecosthetus grossus</i>	4 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	3 %

Autres espèces variables :

<i>Chorthippus longicornis</i> .	}	1 %
<i>P. alpina</i>			
<i>Platycleis</i> sp.			
<i>Decticus verrucivorus</i> ...)			
T	84	V	65
n.E.	10	% L (15-7)	92
α	2,9	% L (15-8)	54
σ	6,5	% L (15-9)	6
I	2,2	% E	1 à 2

— Structures écologiques

La biocénose est dominée, en ombrée, par *C. pyrenaica* et *P. pedestris*. Cette dernière espèce est surtout fréquente dans les zones riches en Rhododendrons. La densité est très réduite et se trouve souvent inférieure à $d = 0,5$ au m^2 . Nous trouvons des points comparables aux ombrées subalpines de la haute Ariège. Ces analogies, dans les biocénoses subalpines, annoncent l'unité des groupements alpins.

2.7. BIOCÉNOSES DES ZONES ALPINES

Ce sont les groupements des hauts sommets pyrénéens, au-delà de 2 200 m, jusqu'à la limite des pelouses. Ils sont exclusivement limités aux Pyrénées orientales et centrales qu'ils caractérisent. La notion de Pyrénées méditerranéennes ou atlantiques a perdu toute sa signification, surtout au-delà de 2 500 m. Nous examinerons les groupements d'est en ouest.

Biocénose alpine, B₁.A.
(pelouse, ombrée, Canigou, alt. 2 250 m)

— Paramètres internes de B₁.A.

<i>Cophopodisma pyrenaica</i>	73 %		
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	21 %		
<i>Podisma pedestris et alpina</i>	4 %		
Autres espèces variables :			
<i>Myrmeleotettix maculatus</i> ...	}	2 %
<i>Glyptobothrus apricarius</i> ...			
<i>Antaxius hispanicus</i>			
<i>C. binotatus-saulcyi</i>			
<i>Stauroderus scalaris</i>			
<i>Ch. montanus et longicornis</i> .			

T	48	V	42
n.E.	4	% L (15-7)	92
α	1	% L (15-8)	26
σ	10,5	% L (15-9)	1
I	10,5	% E	0

— Structures écologiques

La densité est inférieure à $d = 0,2$ au m^2 . La biocénose est caractérisée par 3 espèces représentant plus de 95 % de la population; *C. pyrenaea*, *G. brevipennis* et *P. pedestris*. Ces trois espèces sont présentes dans tous les points du biotope. L'indice de diversité est faible, l'indice de milieu est, inversement, très élevé. Les Orthoptères sont soumis à des conditions sévères, les caractéristiques subalpines s'accroissent, la phase enneigée dépasse localement 9 mois.

Biocénose alpine, B₂.A.

(ombrées et soulanes, Pyrénées-Orientales, alt. 2 300 m)

— Paramètres externes

Pelouses du massif du Puigmale (Haute Cerdagne), Col de Lio et col de Nuria, avec des orientations variables, étant donné la difficulté du terrain et la faible densité : d est inférieur à 0,1 au m^2 . Il est difficile de faire un travail statistique portant électivement sur la soulane ou l'ombrée, 2 prélèvements (n^{os} 49 et 52).

— Paramètres internes de B₂.A.

<i>Cophopodisma pyrenaea</i>	36 %
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	25 %
<i>Aeropus sibiricus</i>	23 %
<i>Myrmeleotettix maculatus</i>	7 %
<i>Glyptobothrus apricarius</i>	6 %

Espèces variables :

<i>Podisma pedestris</i> }	3 %
<i>Antaxius hispanicus</i> }	

T	53	V	71
n.E.	6	% L (15-7)	89
α	1,7	% L (15-8)	24
σ	12,1	% L (15-9)	2
I	7,1	% E	3

— Structures écologiques

Nous retrouvons les mêmes éléments biocénotiques qu'en B₁.A.;

C. pyrenaea et *G. brevipennis* dominent le groupement. Vers la soulane, on trouve des faciès à *A. sibiricus*, *M. maculatus* et *A. hispanicus*. Vers l'ombrée, on retrouve des biotopes à *P. pedestris*.

L'indice de milieu, comme dans le groupement B₁.M. est supérieur à 7. Pour B₁.M., I = 10,5; pour B₂.M., I = 7,1; ce qui semble indiquer, bien que dans les deux cas il s'agisse de milieux extrêmes, que les pelouses alpines de la haute Cerdagne, notamment celles exposées à l'est, seraient plus favorables que le massif du Canigou. Les observations comparées sur le terrain sont difficiles à interpréter. Les éléments qui paraissent jouer sont : la nébulosité plus faible, l'ensoleillement plus fort, pour la Haute Cerdagne par rapport à la région du Canigou et du Carlit. Mais nous ne disposons pas d'enregistrements continus sur la climatologie comparée entre ces deux massifs.

Biocénose alpine B₃.A.

(pelouse, soulanes et ombrées, Canigou, alt. 2 400 m)

— Paramètres externes

Situé exclusivement dans le massif du Canigou (2 prélèvements, nos 53 et 54), ce groupement correspond au peuplement des pelouses en soulane et ombrée à 2 400 m d'altitude. Ici aussi, le terrain et la densité ne permettent pas une séparation statistique significative entre les différentes expositions.

— Paramètres internes de B₃.A.

<i>Cophopodisma pyrenaea</i>			53 %
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>			46 %
<i>Podisma pedestris</i> ..}			1 %
<i>Glyptobothrus sp.</i> ...}			
T	49	V	69,6
n.E.	3	% L (15-7)	92
α	0,8	% L (15-8)	26
σ	23	% L (15-9)	0
I	28,7	% E	0

— Structures écologiques

Trois espèces au maximum parviennent à vivre dans ce biotope. Les caractéristiques écologiques sont extrêmes. α est inférieur à I et l'indice de milieu I = 28,7 prend une valeur jamais atteinte par un groupement antérieur.

Faciès étage alpin, F₁.A.
(pelouse, soulane, Canigou, alt. 2 800)

— Paramètres externes

Peuplement correspondant aux pelouses alpines, exposition sud à sud-est à 2 800 m dans le Massif du Canigou; 2 prélèvements (n^{os} 55 et 56).

— Paramètres internes de F₁.A.

<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	90 %		
<i>Cophopodisma pyrenaica</i>	10 %		
T	56	V	80
n.E.	2	% L (15-7)	97
α	0,5	% L (15-8)	18
σ	40	% L (15-9)	0
I	80	% E	0

— Structures écologiques

Les conditions deviennent très difficiles pour la faune épigée, étant donné l'augmentation de la phase enneigée. Deux espèces seulement peuvent s'adapter ici à ces conditions, mais avec une densité inférieure à $d = 0,1$ au m². Nous signalerons en soulane l'importance de *Gomphoceridius brevipennis* (90 %).

Faciès étage alpin, F₂.A.
(pelouse, ombrée, Canigou, alt. 2 800 m)

Mêmes caractéristiques que précédemment, Canigou, 2 800 m mais exposition nord, 1 prélèvement (n° 57).

— Paramètres internes de F₂.A.

<i>Cophopodisma pyrenaica</i>	96 %		
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	4 %		
T	48	V	92
n.E.	2	% L (15-7)	100
α	0,4	% L (15-8)	26
σ	46	% L (15-9)	0
I	115	% E	0

— Structures écologiques

La biocénose est limitée à deux espèces avec des caractéristi-

ques encore plus sévères : $I = 115$. On observe une inversion écologique : *C. pyrenaea* est l'espèce dominante en ombrée. Donc, bien que souvent présentes ensembles, au niveau de l'étage alpin, *G. brevipennis* et *C. pyrenaea*, n'ont pas les mêmes exigences écologiques. *C. pyrenaea* présente, peut être, une résistance au froid supérieure à *G. brevipennis*, comme peut le laisser supposer l'observation de la motricité à $+2^{\circ}\text{C}$ (les deux espèces étant placées, en chambre froide, dans des bacs contenant un fragment de pelouse, on constate à cette température que *C. pyrenaea* présente une activité supérieure).

Biocénose alpine, B₄A.

(pelouse, massif du Carlit et Puymorens, alt. 2 200 à 2 300 m)

— Paramètres externes

Groupement correspondant aux pelouses alpines sur sol a orientation différente, en contact avec des soulanes et des ombrées, entre le Carlit et la vallée de l'Ariège, altitude 2 200 à 2 300 m, 2 prélèvements (n^{os} 58 et 59).

— Paramètres internes de B₄A.

<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	38 %
<i>Aeropus sibiricus</i>	31 %
<i>Cophopodisma pyrenaea</i>	27 %
<i>Podisma alpina</i> ou <i>pedestris</i>	3 %

Autres espèces variables :

<i>Antaxius hispanica</i>	}	1 %
<i>G. binotatus-saulcyi</i>		
<i>Stauroderus scalaris</i> (soulanes) ..		
<i>Chorthippus montanus</i> (ombrées))		

T	61	V	75,5
n.E.	5	% L (15-7)	97
α	1,3	% L (15-8)	26
σ	15,1	% L (15-9)	2
I	11,6	% E	1

— Structures écologiques

Entre 2 200 et 2 300 m, si la pente et l'évolution du sol permettent la fixation de la pelouse, on peut observer des groupements ayant fréquemment 4 à 5 espèces. L'influence des expositions sud et est, dans ces biotopes, permet la présence d'une biocénose à 3 espèces, représentant individuellement plus de 25 % des indi-

vidus. Les *Podisma* varient en fonction de la topographie et de la végétation. Ils se localisent en face nord, parallèlement aux Rhododendrons. Cette corrélation, à la fois, physionomique et écologique est valable pour plus de 75 % des *Podisma* pyrénéens.

Biocénose alpine, B₅.A.
(soulane, Pyrénées d'Andorre, alt. 2 500 m)

— Paramètres externes

Groupements biocénotiques des pelouses exposées au sud entre 2 500 et 2 600 m sur les sommets du nord de l'Andorre. Ce sont des prairies de soulanes typiques, du Port d'Envalira vers le Port de Fontargente (nord de Soldeu), le Pic de L'Estanyo et le Pic de Casamanya, 4 prélèvements (n^{os} 62 à 64).

— Paramètres internes de B₅.A.

<i>Glyptobothrus binotatus-saulcyi</i>	39 %
<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	21 %
<i>Chorthippus montanus</i> et <i>longicornis</i>	14 %
<i>Cophopodisma pyrenaea</i>	13 %
<i>Stenobothrus lineatus</i>	11 %
<i>Stenobothrus stigmaticus</i>	9 %
T	63
n.E.	6
α	1,6
σ	11
I	6,8
V	64,7
% L (15-7)	88
% L (15-8)	29
% L (15-9)	5
% E	0

— Structures écologiques

A l'exception de *St. stigmaticus* les autres espèces existent au niveau de tous les biotopes signalés. On assiste à des variations locales; les *Chorthippus* augmentent dans les zones plus humides, les compensations précédemment signalées (F₁.A. et F₂.A.) entre *G. brevipennis* et *C. pyrenaea*, s'observent, dès que la microtopographie oriente le biotope vers une exposition de soulane (surtout *G. brevipennis*) ou d'ombrée (surtout *C. pyrenaea*). Il est à remarquer l'importance de *G. binotatus* qui a tendance à passer en soulane vers 2 400 m alors qu'il se situe assez souvent en ombrée à des altitudes inférieures.

Il faut souligner la richesse relative de ces biocénoses, dépassant pourtant 2 400 m. Elle est à rattacher à l'étendue des pelouses alpines, en exposition sud, qui ont créé un vaste réservoir génétique, avec de nombreuses possibilités de migrations horizontales et verticales, lors des variations climatiques du Quaternaire.

Biocénose alpine, B₆A.
(pelouse, ouest des Pyrénées centrales, alt. 2 600 m)

— Paramètres externes

Prélèvements des pelouses alpines des hauts sommets, des Pyrénées centrales et de l'ouest des Pyrénées centrales, Massif du Néouvielle, Pic du Midi de Bigorre, Massif du Vignemale et Pic du Midi d'Ossau. La difficulté du terrain dans ces stations ne permet pas une séparation statistique entre les différents versants et oblige à grouper les relevés.

— Paramètres internes de B₆A.

<i>Gomphoceridius brevipennis</i>	51 %
<i>Cophopodisma pyrenaica</i>	48 %

Autres espèces :

<i>Stenobothrus lineatus</i> .)	}	1 %
<i>G. binotatus-saulcyi</i> ..)			

T	51	V	69,3
n.E.	3	% L (15-7)	95
α	0,8	% L (15-8)	39
σ	22,0	% L (15-9)	4
I	28,6	% E	0

— Structures écologiques

Cette biocénose, à *G. brevipennis* et *C. pyrenaica*, très largement répandue sur les sommets des Pyrénées centrales est identique aux groupements alpins des Pyrénées orientales. Ainsi se dégage, au niveau des populations orthoptérologiques de haute montagne, une incontestable unité biocénotique.

3. — PARTICULARITÉS BIOCÉNOTIQUES COMPARÉES

3.1. COMPARAISON DES PARAMÈTRES INTERNES

Variations du nombre d'espèces

A l'aide des résultats précédemment obtenus dans l'analyse biocénotique, il est possible d'établir les courbes de variations du nombre d'espèces. La valeur du nombre d'espèces (n.E.), pour une

biocénose, résulte de la moyenne entre les différents prélèvements utilisés (voir paramètres externes et internes). On effectue ensuite la moyenne des nombres d'espèces des biocénoses types de l'étage.

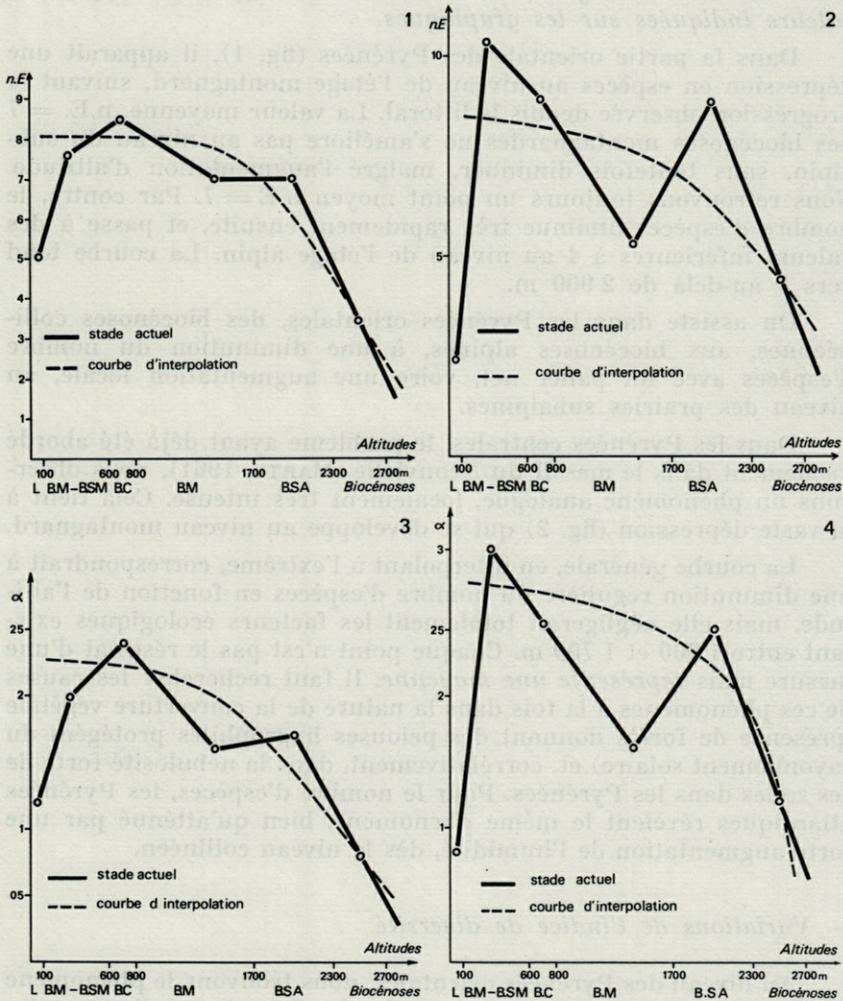


FIG. 1. — Variations du nombre d'espèces ($n.E$) au niveau des différentes biocénoses des Pyrénées orientales.

FIG. 2. — Variations du nombre d'espèces ($n.E$). Biocénoses des Pyrénées centrales et atlantiques.

FIG. 3. — Variations de l'indice de diversité (α) - Biocénoses de la partie orientale des Pyrénées.

FIG. 4. — Variations de l'indice de diversité (α) - Biocénoses des Pyrénées centrales et atlantiques.

On obtient ainsi une valeur moyenne, pour chaque étage. Ce chiffre est sûrement inférieur au chiffre réel, mais il représente un comparateur écologique, indiquant que, sur 80 à 100 individus capturés, dans une aire homogène, on trouvera, aux différents étages, les valeurs indiquées sur les graphiques.

Dans la partie orientale des Pyrénées (fig. 1), il apparaît une dépression en espèces au niveau de l'étage montagnard, suivant la progression observée depuis le littoral. La valeur moyenne, n.E. = 7 des biocénoses montagnardes ne s'améliore pas au niveau du subalpin, sans toutefois diminuer, malgré l'augmentation d'altitude. Nous retrouvons toujours un point moyen n.E = 7. Par contre, le nombre d'espèces diminue très rapidement ensuite, et passe à des valeurs inférieures à 4 au niveau de l'étage alpin. La courbe tend vers 0 au-delà de 2 900 m.

On assiste dans les Pyrénées orientales, des biocénoses collinéennes, aux biocénoses alpines, à une diminution du nombre d'espèces avec un palier net, voire une augmentation locale, au niveau des prairies subalpines.

Dans les Pyrénées centrales, le problème ayant déjà été abordé localement dans le massif du Néouvielle (MARTY, 1961), nous observons un phénomène analogue, localement très intense. Cela tient à la vaste dépression (fig. 2) qui se développe au niveau montagnard.

La courbe générale, en interpolant à l'extrême, correspondrait à une diminution régulière du nombre d'espèces en fonction de l'altitude, mais elle négligerait totalement les facteurs écologiques existant entre 1 000 et 1 700 m. Chaque point n'est pas le résultat d'une mesure mais *représente une moyenne*. Il faut rechercher les causes de ces phénomènes à la fois dans la nature de la couverture végétale (présence de forêts donnant des pelouses hygrophiles protégées du rayonnement solaire) et, corrélativement, dans la nébulosité forte de ces zones dans les Pyrénées. Pour le nombre d'espèces, les Pyrénées atlantiques révèlent le même phénomène, bien qu'atténué par une forte augmentation de l'humidité, dès le niveau collinéen.

— Variations de l'indice de diversité

Au niveau des Pyrénées orientales, nous trouvons le phénomène précédent, plus nettement exprimé (fig. 3). Cela tient à l'augmentation d'information contenue dans α , par rapport à n.E., dans lequel les variations du nombre d'individus de chaque prélèvement n'intervenaient pas. Le pincement écologique des biocénoses, entre l'étage collinéen et subalpin, est ainsi graphiquement démontré.

Dans les Pyrénées centrales (fig. 4), pour les différentes valeurs de α , ce principe est également valable. Son intensité supérieure par

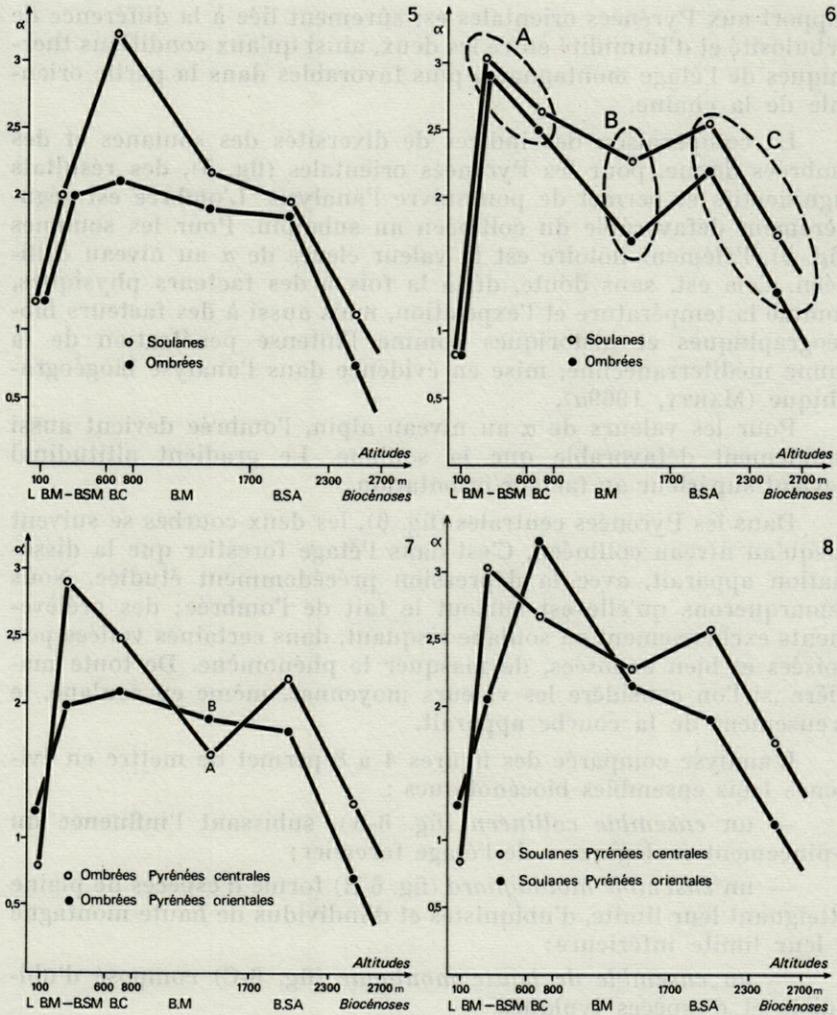


FIG. 5. — Analyse comparée de l'indice de diversité (α) entre les peuplements biocénotiques des soulanes des Pyrénées centrales et ceux des ombrées des Pyrénées orientales.

FIG. 6. — Comparaison de l'indice de diversité (α) entre les peuplements biocénotiques des soulanes et des ombrées des Pyrénées centrales et atlantiques.

FIG. 7. — Analyse comparée de l'indice de diversité (α) entre les peuplements biocénotiques des ombrées des Pyrénées centrales et ceux des ombrées des Pyrénées orientales.

FIG. 8. — Analyse comparée de l'indice de diversité (α) entre les peuplements biocénotiques des soulanes des Pyrénées centrales et ceux des soulanes des Pyrénées orientales.

rapport aux Pyrénées orientales est sûrement liée à la différence de nébulosité et d'humidité entre les deux, ainsi qu'aux conditions thermiques de l'étage montagnard, plus favorables dans la partie orientale de la chaîne.

La comparaison des indices de diversités des soulanes et des ombrées donne, pour les Pyrénées orientales (fig. 5), des résultats significatifs et permet de poursuivre l'analyse. L'ombrée est régulièrement défavorable du collinéen au subalpin. Pour les soulanes (fig. 5), l'élément notoire est la valeur élevée de α au niveau collinéen. Cela est, sans doute, dû à la fois à des facteurs physiques, comme la température et l'exposition, mais aussi à des facteurs biogéographiques et historiques comme l'intense pénétration de la faune méditerranéenne, mise en évidence dans l'analyse biogéographique (MARTY, 1969a).

Pour les valeurs de α au niveau alpin, l'ombrée devient aussi rapidement défavorable que la soulane. Le gradient altitudinal devient supérieur au facteur orientation.

Dans les Pyrénées centrales (fig. 6), les deux courbes se suivent jusqu'au niveau collinéen. C'est dans l'étage forestier que la dissociation apparaît, avec la dépression précédemment étudiée. Nous remarquerons qu'elle est surtout le fait de l'ombrée; des prélèvements exclusivement en soulane risquant, dans certaines vallées peu boisées et bien exposées, de masquer le phénomène. De toute manière, si l'on considère les valeurs moyennes, même en soulane, le creusement de la courbe apparaît.

L'analyse comparée des figures 4 à 8 permet de mettre en évidence trois ensembles biocénotiques :

— un *ensemble collinéen* (fig. 6-A), subissant l'influence du « pincement écologique » de l'étage forestier;

— un *ensemble montagnard* (fig. 6-B) formé d'espèces de plaine atteignant leur limite, d'ubiquistes et d'individus de haute montagne à leur limite inférieure;

— un *ensemble de haute montagne* (fig. 6-C) composé d'ubiquiste et d'espèces typiques.

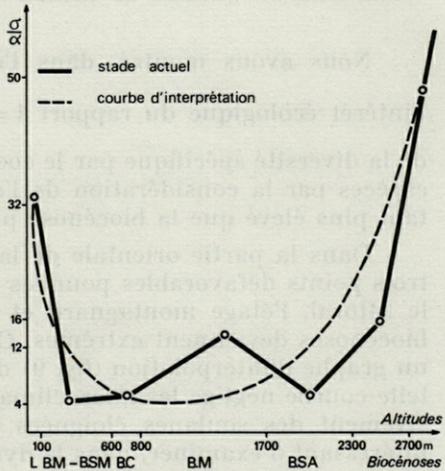
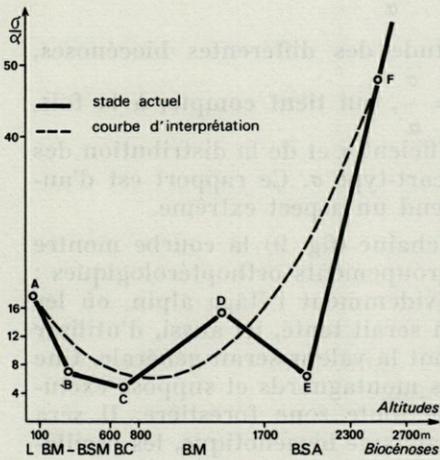
L'analyse écologique des Trichoptères de la vallée d'Aure (DECAMPS, 1967) aboutit à des résultats voisins.

La comparaison des ombrées entre elles (fig. 7) permet d'apercevoir le contraste des peuplements montagnards des ombrées des Pyrénées centrales (fig. 7, point A), par rapport aux étages qui l'encadrent et également par rapport aux ombrées des Pyrénées orientales (fig. 7, point B).

La comparaison des soulanes (fig. 8) révèle peu de différence au niveau montagnard. Les biocénoses subalpines des soulanes des Pyrénées centrales sont favorables à l'expansion spécifique.

9

10



11

12

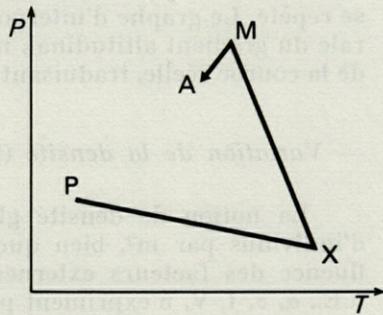
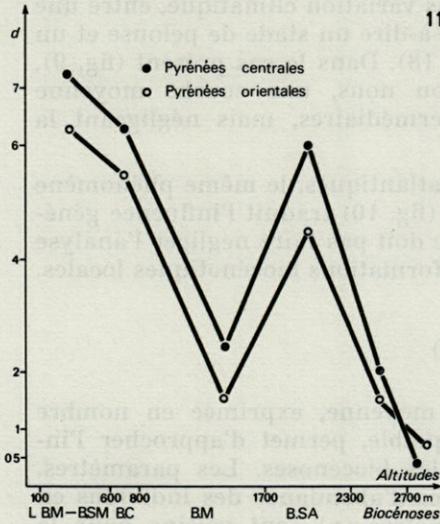


FIG. 9. — Variations de l'indice de milieu $I = \frac{\sigma}{\alpha}$ - Biocénoses des Pyrénées orientales.

FIG. 10. — Variations de l'indice de milieu $I = \frac{\sigma}{\alpha}$ - Biocénoses des Pyrénées centrales et atlantiques.

FIG. 11. — Variations de la densité moyenne d'Orthoptères (prélèvement de 100 individus) pour les différentes biocénoses des Pyrénées centrales et orientales.

FIG. 12. — Cheminement ombrothermique du post-glaciaire quaternaire d'après REY, 1960.

Variations de l'indice de milieu $I = \frac{\sigma}{\alpha}$

Nous avons montré, dans l'étude des différentes biocénoses, l'intérêt écologique du rapport $I = \frac{\sigma}{\alpha}$, qui tient compte, à la fois, de la diversité spécifique par le coefficient α et de la distribution des espèces par la considération de l'écart-type σ . Ce rapport est d'autant plus élevé que la biocénose prend un aspect extrême.

Dans la partie orientale de la chaîne (fig. 9) la courbe montre trois points défavorables pour les groupements orthoptérologiques : le littoral, l'étage montagnard et évidemment l'étage alpin, où les biocénoses deviennent extrêmes. On serait tenté, ici aussi, d'utiliser un graphe d'interpolation (fig. 9) dont la valeur serait générale. Une telle courbe néglige les microclimats montagnards et suppose exclusivement des soulanes éloignées de toute zone forestière. Il sera intéressant d'examiner, dans le dynamisme biocénotique, les oscillations possibles des peuplements, sans variation climatique, entre une phase de déboisement complet, c'est-à-dire un stade de pelouse et un stade climatique forestier (fig. 13 à 18). Dans le cas présent (fig. 9), le graphe d'interpolation est, selon nous, une courbe moyenne rendant compte de biocénoses intermédiaires, mais négligeant la réalité écologique.

Dans les Pyrénées centrales et atlantiques, le même phénomène se répète. Le graphe d'interpolation (fig. 10) traduit l'influence générale du gradient altitudinal, mais ne doit pas faire négliger l'analyse de la courbe réelle, traduisant les déformations biocénotiques locales.

— Variation de la densité (fig. 11)

La notion de densité globale moyenne, exprimée en nombre d'individus par m², bien que critiquable, permet d'approcher l'influence des facteurs externes sur les biocénoses. Les paramètres, n.E., α , σ , I, V, n'expriment pas l'idée d'abondance des individus en un point donné. Parfois les paramètres (α) sont voisins pour la soulane et l'ombrée (fig. 6 et 7).

Les valeurs suivantes révèlent l'influence dominante de l'exposition sur la densité des groupements : fort au niveau montagnard,

d. moyenne = 3,6 en soulane,

d. moyenne = 1 en ombrée;

le contraste se poursuit à l'étage subalpin :

d. moyenne = 9 en soulane,

d. moyenne = 3 en ombrée.

Il devient extrême dans les pelouses alpines :

	soulane d. moyenne	ombrée d. moyenne
alt. 2 300 m	d = 3,5	d = 0,5
alt. 2 600 m	d = 0,5 à 0,2	d = 0,1 à 0,01

Ces chiffres, densité au m², ont été calculés pour les Pyrénées centrales et atlantiques. Dans la partie orientale, les valeurs sont légèrement inférieures (fig. 11), sauf à la fin de l'étage alpin où le phénomène s'inverse assez souvent au-delà de 2 700 m.

étages	Plaine	C.	M.	S.A.	A.
d. moyenne P. orientales	6,2	5,5	1,5	4,5	1,6 à 0,6

Ce fait est à rapprocher d'un processus voisin observé entre les Alpes du nord et les Alpes du sud (DEHX, 1962, fig. 197), bien qu'à ce point de vue, le contraste soit moins net, entre les Pyrénées centrales et orientales, qu'entre les Alpes du nord et les Alpes du sud.

3.2. COMPARAISON DES BIOCÉNOSES

Au-delà de l'analyse des paramètres internes, l'examen des biocénoses et faciès, mis en évidence, révèle deux lignes directrices autoécologiques : d'abord une certaine *convergence* ou identité d'est en ouest dans les grands groupes d'espèces entre les biocénoses appartenant à un même étage végétal, soit à une même frange altitudinale horizontale, ceci malgré un certain nombre de variations.

Il se dégagerait donc d'une part, une « *convergence biocénotique horizontale* » et, d'autre part, en corrélation directe avec les variations verticales du substratum végétal, c'est-à-dire avec les variations altitudinales, une divergence de plus en plus forte entre les groupements des différents étages. Donc, à l'opposé de la convergence précédente, se définirait une « *divergence biocénotique verticale* ».

Divergence biocénétique verticale

— *Pour les Pyrénées orientales* : si l'on compare les groupements typiques des principaux étages, on assiste progressivement à des modifications dans le pourcentage des différentes espèces, avec en plus des phénomènes de vicariances spécifiques, de remplacement des faunes de plaine par des faunes d'altitude.

Si l'on compare B₁.C. qui est une biocénose collinéenne à *E. pulvinatus* et *Glyptobothrus* avec B₁.M., biocénose montagnarde, on assiste : d'abord à un changement de l'espèce dominante, *E. pulvinatus* est remplacé en B₁.M., par *St. scalaris*, ensuite à une modification des proportions des espèces communes. *St. scalaris* existe bien en B₁.C., mais il ne représente que 13 % alors qu'il occupe 31 % des individus de B₂.C. Enfin, un autre élément de variation des structures biocénétiques est la disparition ou l'apparition d'espèces nouvelles : *G. binotatus* apparaît en B₁.M., alors qu'il n'existe pas en B₁.C. Par contre des espèces comme *P. bolivari*, qui existent (5 %) en B₁.M., peuvent se maintenir en B₁.M. où elles représentent encore 3 %.

Si l'altitude augmente, on passe à B₂.S.A. (soulane) qui est une biocénose à *St. scalaris*. Les deux espèces fortement représentées sont *G. bicolor-biguttulus-mollis* (2° type génétique) et *O. viridulus*, très faiblement représentées en B₁.M. En ombree subalpine (B₂.S.A.) apparaissent *St. stigmaticus* et surtout *C. pyrenaea* et *G. brevipennis*, qui n'existaient pas dans les groupements inférieurs. Il apparaît donc une divergence biocénétique qui devient schématique si l'on passe au niveau alpin. B₁.A. est dominé (plus de 94 %) par deux espèces qui n'existaient pas en B₁.M. : *C. pyrenaea* et *G. brevipennis*. Ces deux dernières espèces ont commencé seulement à apparaître en B₁.S.A. et ont relayé les *Stauroderus* et les *Omocestus*.

Dans les Pyrénées centrales, la comparaison de B₄.C. (700 m), B₄.M. (1 000 m), B₅.S.A. (1 700 m), B₆.S.A. (2 000 m), B₄.A. (2 200 m) et B₆.A. (2 800 m), démontre cette divergence biocénétique. Elle se manifeste, comme dans les Pyrénées orientales, par des variations des différents paramètres internes (voir fig. 1 à 11) avec en plus :

— des modifications dans les rapports des espèces, surtout pour les ubiquistes,

— des disparitions d'espèces avec phénomène de relais, surtout à la fin des séries végétales montagnardes et au début du subalpin.

Un exemple peut en être fourni par B₈.S.A. et F₅.S.A., où l'on trouve des ubiquistes comme les *Stenobothrus* et les *Glyptobothrus*

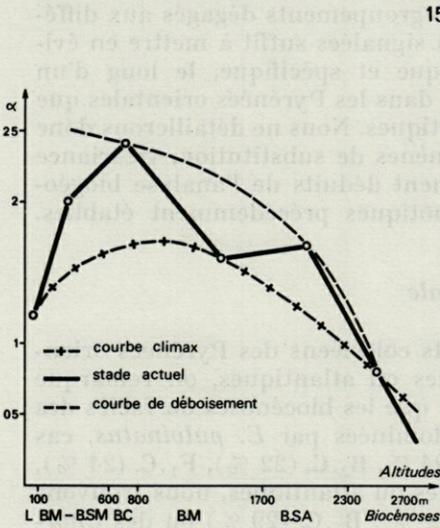
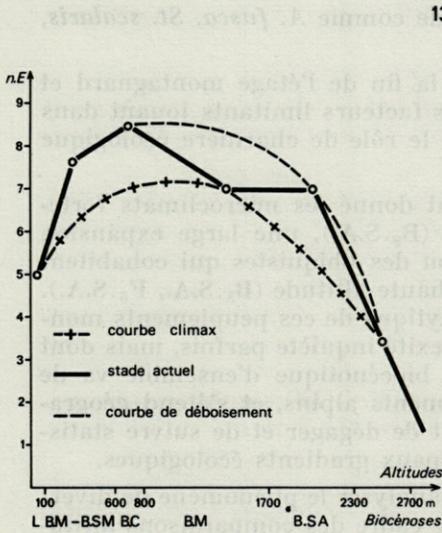


FIG. 13. — Variations du nombre d'espèces ($n.E$), par prélèvements de 100 individus - Pyrénées orientales.

FIG. 14. — Variations du nombre d'espèces ($n.E$) par prélèvements de 100 individus - Pyrénées centrales et atlantiques.

FIG. 15. — Variations de l'indice de diversité (α) - Biocénoses des Pyrénées orientales.

FIG. 16. — Variations de l'indice de diversité (α) - Biocénoses des Pyrénées centrales et atlantiques.

qui se mêlent à des espèces d'altitude comme *A. fusca*, *St. scalaris*, *E. brachyptera*.

La richesse des biocénoses de la fin de l'étage montagnard et surtout du subalpin, étant donné les facteurs limitants jouant dans les séries montagnardes, tient dans le rôle de charnière écologique joué par ces zones.

En effet, elles permettent, étant donné les microclimats fortement ensoleillés qu'elles procurent (B₈.S.A.), une large expansion des groupes spécifiques de plaine ou des ubiquistes qui cohabitent avec les espèces de moyenne ou de haute altitude (B₈.S.A., F₅.S.A.). De là, vient l'extrême difficulté analytique de ces peuplements montagnards et subalpins dont la complexité inquiète parfois, mais dont la signification apparaît, si l'étude biocénotique d'ensemble va de groupements de plaine aux groupements alpins, et s'étend géographiquement. Autrement dit, il s'agit de dégager et de suivre statistiquement la progression des principaux gradients écologiques.

La place nous manque ici pour analyser le phénomène de divergence biocénotique verticale, dans le cadre des comparaisons altitudinales. La simple confrontation des groupements dégagés aux différentes altitudes et des particularités signalées suffit à mettre en évidence le polymorphisme biocénotique et spécifique, le long d'un gradient altitudinal; ceci, aussi bien dans les Pyrénées orientales que dans les Pyrénées centrales ou atlantiques. Nous ne détaillerons donc pas davantage les différents phénomènes de substitution, vicariance ou relais, qui peuvent être directement déduits de l'analyse biogéographique et des structures biocénotiques précédemment établies.

Convergence biocénotique horizontale

Si l'on compare les groupements collinéens des Pyrénées orientales, et ceux des Pyrénées centrales ou atlantiques, on remarque des divergences. Notamment, le fait que les biocénoses ou faciès des Pyrénées orientales sont souvent dominées par *E. pulvinatus*, cas de B₁.C. où cette espèce représente 24 %, B₂.C. (22 %), F₁.C. (24 %), alors que, dans les Pyrénées centrales ou atlantiques, nous trouvons surtout des *Glyptobothrus*, B₄.C. (42 %), B₅.C. (29 %) ou des *Chorthippus*, B₆.C. (62 %). Par contre, à l'opposé de ces divergences, nous trouvons des éléments convergents, représentés par des espèces communes comme les *Glyptobothrus bicolor-biguttulus-mollis*. Ils occupent la deuxième place en B₁.C., la première en B₃.C. et presque toujours la première dans les Pyrénées centrales : B₄.C.

Au niveau des groupements montagnards, si l'on compare F₄.M. dans la partie orientale, avec B₅.M. dans les Pyrénées centrales, l'espèce dominante est la même : *Ch. longicornis* 41 % en

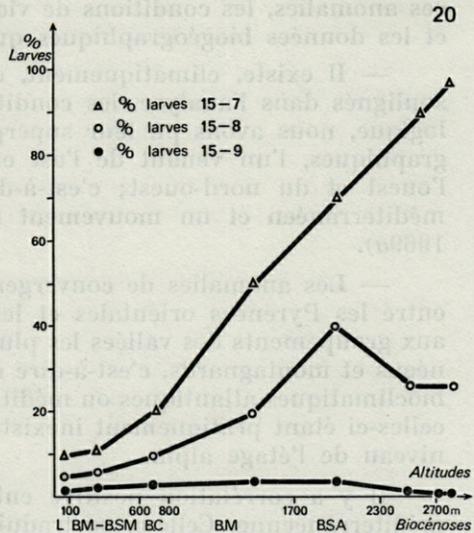
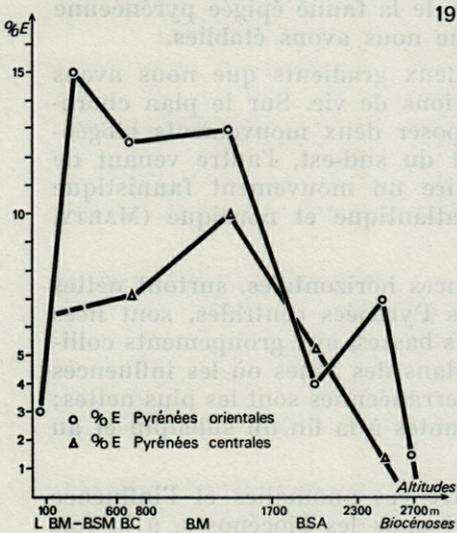
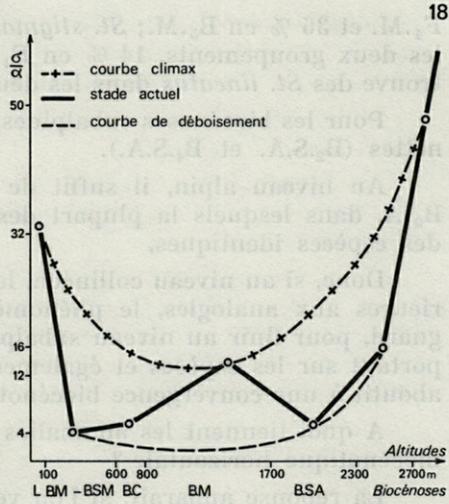
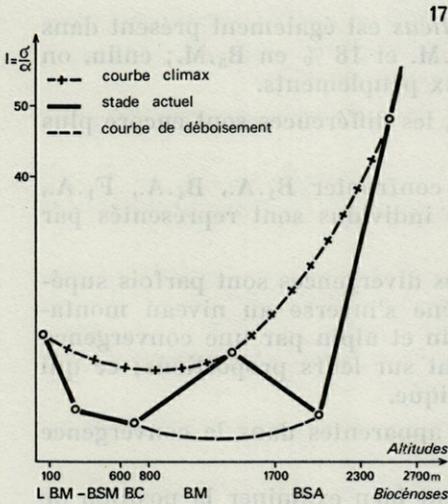


FIG. 17. — Variation de l'indice de milieu $I = \frac{\sigma}{\alpha}$ - Biocénoses des Pyrénées orientales.

FIG. 18. — Variation de l'indice de milieu $I = \frac{\sigma}{\alpha}$ - Biocénoses des Pyrénées centrales et atlantiques.

FIG. 19. — Variations du pourcentage d'Ensières (% E) dans les Pyrénées orientales et centrales.

FIG. 20. — Variations du pourcentage des larves dans les Pyrénées orientales (moyennes soulignées et ombrées) : 15-7 (juillet), 15-8 (août), 15-9 (septembre). Les chiffres utilisés proviennent de prélèvements effectués entre le 10 et le 20 de chaque mois.

F₄.M. et 36 % en B₅.M.; *St. stigmaticus* est également présent dans les deux groupements, 14 % en F₄.M. et 18 % en B₅.M.; enfin, on trouve des *St. lineatus* dans les deux peuplements.

Pour les biocénoses subalpines, les différences sont encore plus nettes (B₂.S.A. et B₄.S.A.).

Au niveau alpin, il suffit de confronter B₁.A., B₄.A., F₁.A., B₆.A. dans lesquels la plupart des individus sont représentés par des espèces identiques.

Donc, si au niveau collinéen, les divergences sont parfois supérieures aux analogies, le phénomène s'inverse au niveau montagnard, pour finir au niveau subalpin et alpin par une convergence portant sur les espèces et également sur leurs proportions; ce qui aboutit à une convergence biocénotique.

A quoi tiennent les anomalies apparentes dans la convergence biocénotique horizontale ?

La réponse apparaît, si l'on veut bien examiner la position de ces anomalies, les conditions de vie de la faune épigée pyrénéenne et les données biogéographiques que nous avons établies.

— Il existe, climatiquement, deux gradients que nous avons soulignés dans l'analyse des conditions de vie. Sur le plan chorologique, nous avons pu leur superposer deux mouvements biogéographiques, l'un venant de l'est et du sud-est, l'autre venant de l'ouest et du nord-ouest; c'est-à-dire un mouvement faunistique méditerranéen et un mouvement atlantique et nordique (MARTY, 1969a).

— Les anomalies de convergences horizontales, surtout nettes entre les Pyrénées orientales et les Pyrénées centrales, sont liées aux groupements des vallées les plus basses, aux groupements collinéens et montagnards, c'est-à-dire dans des zones où les influences bioclimatiques atlantiques ou méditerranéennes sont les plus nettes; celles-ci étant pratiquement inexistantes à la fin du subalpin et au niveau de l'étage alpin.

Il y a corrélation positive entre ces anomalies et l'influence méditerranéenne. Celle-ci se traduit dans les biocénoses, à la fois par des différences spécifiques et par la modification des rapports entre les espèces. *E. pulvinatus* domine les groupements collinéens dans la partie orientale (Corbières notamment), et régresse ensuite régulièrement vers l'ouest. Donc, si la convergence biocénotique horizontale n'est pas parfaite, cela tient au gradient bioclimatique méditerranéen, entraînant une pénétration faunistique dans les différentes strates biologiques des Pyrénées orientales.

Cette pénétration se fait en remontant le long de microclimats favorables (Conflent, voir différentes biocénoses, du littoral à Mont-

Louis). Jusqu'au niveau montagnard, l'importance des microclimats domine, dans la plupart des cas, le climat général. Le résultat est que *la pénétration faunistique méditerranéenne est une pénétration en oblique qui recoupe les strates biocénotiques normales.*

Il en résulte une *complexité analytique, dans la recherche des lignes de structure écologique.*

Ces anomalies ne sont donc qu'apparentes, le peuplement est *logique*, avec des variations à la fois écologiques, historiques ou génétiques, ce qui constitue sa *dynamique* que nous analyserons ensuite.

En conclusion, trois éléments directeurs apparaissent dominants, dans l'écologie biocénotique pyrénéenne des Orthoptères.

1. — Fondamentalement, une variation altitudinale des peuplements, liée aux effets primaires et secondaires de l'altitude (température, humidité, rayonnement). Cette variation altitudinale correspond au phénomène de « *divergence biocénotique verticale* ».

2. — Les variations d'altitude entraînent la formation de franges altitudinales horizontales. Il en résulte une stratification biocénotique entraînant des conditions climatiques, microclimatiques et végétales voisines. Cette analogie des groupements correspond au « *phénomène de convergence biocénotique horizontale* ». Celui-ci comporte des anomalies apparentes qui se résolvent en fait dans l'existence de deux tendances biocénotiques.

3. — Ces deux tendances, atlantique et surtout méditerranéenne, correspondent à deux gradients biologiques qui modifient les biocénoses, cette modification se faisant parfois en oblique.

Telles sont, pour le peuplement orthoptérologique pyrénéen, les principales lignes qu'il nous a été possible de définir sur le plan de la structure et de l'écologie biocénotique. Le peuplement conserve, dans tous les cas, sa *logique*, laquelle, ainsi mise en évidence, permet d'envisager sa *dynamique* après avoir comparé les groupements alpins et pyrénéens.

Remarque sur l'action de l'Homme.

Les plus fortes densités et le plus grand nombre d'espèces se rencontrent sur les pelouses. L'Homme, par son action de déboisement, au niveau subalpin et alpin, favorise les populations d'orthoptères. Nous avons montré que le pincement écologique des biocénoses (fig. 17 et fig. 18) — net vers 1 400 m dans les Pyrénées — est lié à l'importance des forêts dans cette zone. C'est la raison pour laquelle, si nous examinons la fig. 17, il est possible de caractériser le milieu tel qu'il serait pour le rapport σ/α .

Le point A représente les biocénoses littorales, le point D correspond à des biocénoses en milieu forestier ou au voisinage des forêts et F représente la pelouse alpine et ne varie pas, celle-ci étant climatique. Il en est de même pour n.E et α .

En utilisant le même principe, on peut déterminer ce que serait la biocénose climacique (fig. 11, courbe A.D.F.) sans l'action de l'Homme (BAKKER, 1964). Inversement, on peut établir les courbes, dites de déboisement, pour les mêmes paramètres (fig. 13 à 18) en utilisant les points situés en dehors de l'influence montagnarde. Ces courbes permettent donc d'analyser l'action généralisée ou locale que possède l'Homme, par le déboisement (ALLORGE, 1941).

De nombreuses espèces, du sous-ordre des Ensifères, comme les *Metrioptera*, les *Platycoleis*, sont particulièrement abondantes en bordure des forêts et dans les zones de végétation haute. Donc les biocénoses climaciques actuelles, sans l'action de l'Homme, seraient plus pauvres en Coelifères et plus riches en Ensifères.

3.3. COMPARAISON AVEC DES GROUPEMENTS ALPINS. DISCUSSION

Etant donné les deux analyses d'ensemble maintenant établies sur les Orthoptères alpins (DREUX, 1962) et pyrénéens, nous pensons qu'il est nécessaire d'esquisser une première étude comparative sur les analogies et les différences entre les deux massifs dont l'histoire quaternaire n'est pas sans point commun.

Analogies et différences biocénotiques verticales et horizontales

Nous comparerons brièvement les peuplements du massif du Mont-Blanc, du Pelvoux, des régions de l'Ubaye et les massifs des Pyrénées centrales et orientales. Tous les relevés cités provenant des Alpes ont été effectués par DREUX (1962).

Etage montagnard et terminaison collinéenne des Pyrénées. Moyennes vallées et moyennes altitudes des Alpes.

Si nous examinons les relevés 506, 507, 108 et 109 de la région de Chamonix, provenant d'altitudes entre 1 000 et 1 500 m, nous voyons les groupements dominés par *Chorthippus longicornis* et *G. bicolor-biguttulus-mollis*. Dans les Pyrénées centrales à une même altitude, ils correspondent aux biocénoses montagnardes, B₄.M. (900 à 1 000 m), B₅.M. (1 000 m), F₇.M. (800 m), F₈.M. (1 350 m) et F₉.M. (1 400 à 1 600 m). Nous retrouvons les mêmes

espèces dominant les groupements : *Chorthippus* et *Glyptobothrus*, avec prédominance de l'une ou de l'autre selon l'exposition. Les espèces présentes dans les deux cas sont *St. lineatus*, *D. verrucivorus*, *P. denticulata*, *St. scalaris*, *P. stridulus*, *A. fusca*, *E. brachyptera*.

Il existe donc une forte analogie spécifique; toutefois, les quatre dernières espèces, qui sont des espèces de moyennes montagnes, sont plus faiblement représentées dans les Pyrénées à altitude égale. Dans les vallées pyrénéennes entre 1 000 et 1 200 m, on ne trouve pas une aussi grande quantité d'espèces de moyenne montagne que dans les Alpes (relevé N° 506).

Il apparaît que les conditions sont plus défavorables dans les vallées du massif du Mont Blanc, que dans les vallées des Pyrénées centrales. Entre 1 000 et 1 200 m, pour les Alpes (massif du Mont Blanc) l'importance des espèces hygrophiles, comme *Ch. longicornis* (n°s 506 et 507) va de 42 % à 52 %, alors que pour les Pyrénées centrales elle apparaît plus faible. *Ch. longicornis* 21 % en B₄.M. et 36 % en B₅.M. (ombrée).

Il serait intéressant, compte tenu de la sensibilité écologique des Orthoptères, maintenant confirmée sur de vastes étendues, d'établir pour la France et pour d'autres pays une *Echelle écologique* précisant les variations climatiques locales basées sur des rapports d'espèces, faciles à déterminer, très fréquentes et à large répartition, plaine et montagne, comme le complexe génétique des *Glyptobothrus* et les *Chorthippus*. Une telle étude écologique sortirait du cadre de ce travail. Etant donné les résultats acquis, dans les Alpes et dans les Pyrénées, il est actuellement possible d'obtenir, au niveau de vallées, de différents sites à utiliser pour l'homme (agronomie, urbanisation...), des renseignements climatiques très rapides (2 à 3 comptages effectués en septembre pour la France) supérieurs à ceux donnés par les moyens actuellement utilisés en climatologie locale.

Les biocénoses d'Orthoptères représentent des enregistreurs biologiques spontanés, couvrant régulièrement chaque m² de sol, et vivant en moyenne dans une portion de biosphère variant de 0 à 1 m de hauteur et dépassant parfois 2 m, donc, dans une zone qui peut intéresser l'Homme, pour lui-même et pour ses cultures. Nous croyons, qu'il y a là, un domaine infra-bionique, qui mériterait d'être analysé.

— Dans le massif du Pelvoux, à la limite entre les Alpes du nord et les Alpes du sud, le relevé n° 118 (altitude 1 300 m) comparé à B₄.M. (900 m) et F₉.M. (1 400 m) dans les Pyrénées centrales, révèle également de nombreuses analogies concernant, notamment, le groupe des *Glyptobothrus biguttulus-bicolor-mollis*. Ce der-

nier correspond aux deux types génétiques séparés dans les Pyrénées : *G. bicolor-biguttulus-mollis* (1^{er} et 2^e type génétique). Les espèces communes sont ici plus nombreuses : *St. lineatus*, *St. scalaris*, *P. stridulus*, *C. italicus*, *O. coerulescens*, *P. denticulata*. L'analogie apparaît, plus intensément, entre les groupements de l'étage montagnard du Pelvoux et celui des Pyrénées. La différence provient surtout du fort pourcentage de *Glyptobothrus*, 63 % pour les Alpes (relevé n° 118) alors que ce même complexe spécifique, représenté par les deux types génétiques pyrénéens, ne dépasse pas 45 % (B₄.M. 35 %).

— Dans la région des Alpes de l'Ubaye et de l'Embrunais, au sud du Pelvoux, on trouve entre 900 et 1 300 m des faunes contenant : *C. italicus*, *O. coerulescens*, *O. germanica*, *S. coeruleans*, *O. decorus*, *P. denticulata*, *P. tessellata*. Dans les Pyrénées centrales ou atlantiques, à cette altitude, les différences sont supérieures aux analogies. Par contre, si l'on considère les groupements des Pyrénées orientales : B₃.C., F₁.C., B₂.C., B₃.C., F₁.C., B₁.M., les ressemblances sont nettes.

Il faudrait réserver un ouvrage entier, sur l'analyse comparée des groupements alpins et pyrénéens. Nous ne pouvons entrer dans le détail; nous attirons l'attention sur un élément significatif représenté par un comportement écologique identique, d'un grand nombre d'espèces communes aux deux massifs. C'est là un point d'unité de comportement écologique, qui marque la valeur des Orthoptères comme indicateur écoclimatique, permettant ainsi, à conditions bioclimatiques identiques, d'atteindre une analyse historique que nous ne pourrions qu'esquisser ici.

Dans les Alpes, dès les moyennes altitudes, vers 1 000 à 1 200 m les groupements dominés par *St. scalaris* sont fréquents. Dans les Pyrénées, le phénomène est différent; dans le massif du Néouvielle, en 1961, nous insistions sur le fait que *St. scalaris* est une espèce de soulane. En 1962, DREUX signalait la grande importance de cette espèce dans les Alpes. C'est la plus commune et la plus abondante vers 1 200 à 1 600 m, fréquentant tous les microclimats, avec toutefois une préférence pour les zones ensoleillées. Nous pensions alors que le massif du Néouvielle se situait dans une zone défavorable, trop froide pour cette espèce, puisqu'elle n'était bien représentée qu'aux stations chaudes et fortement ensoleillées (Estoudou : V.ES₁, V.ES₃) (MARTY, 1961, carte fig. 3, p. 12).

Nos résultats ultérieurs ont confirmé l'importance moyenne de cette espèce dans les Pyrénées centrales et atlantiques. Comme les différents faciès et biocénoses mis en évidence le montrent, il s'agit d'une espèce liée, dans presque tous nos prélèvements aux soulanes fortement ensoleillées. Si elle existe en ombrée, elle y est très faiblement représentée. Dans les Pyrénées orientales, elle possède la même

préférence pour les biotopes ensoleillés et s'y trouve plus fortement représentée (B₁C., B₁M., B₃M.) mais n'a pas, quelle que soit l'altitude, même au niveau des stations les plus favorables, l'importance acquise dans les Alpes.

Seules, des raisons, puisant dans le dynamisme zoocinétique quaternaire, peuvent expliquer cette anomalie entre le peuplement alpin et pyrénéen.

Donc, malgré les différences dont la signification peut être intéressante, nous voyons qu'il est possible d'établir un rapprochement entre les peuplements alpins et pyrénéens dès les basses vallées et les zones montagnardes, avec des nuances différentes dans les variations altitudinales. Celles-ci tiennent aux conditions difficiles des Alpes du nord, dans lesquelles les espèces de moyenne altitude comme *St. scalaris*, *A. fusca*, *E. brachyptera*, *P. stridulus*, descendent plus bas ou occupent une position biocénotique plus forte. Dans le massif du Mont Blanc (relevé 5, à 1 700 m) on trouve 10 % d'*A. sibiricus*; dans les Pyrénées, cette altitude correspond sensiblement à la limite entre l'étage subalpin et alpin. Dans aucun prélèvement nous n'avons relevé, à cette altitude, un tel pourcentage d'*A. sibiricus*. Il faut atteindre 2 000 à 2 200 m dans les Pyrénées centrales (F₅, SA.), pour trouver des valeurs élevées de cette espèce. Des inégalités de répartition, entre les Alpes et les Pyrénées, laissent penser que, pour *A. sibiricus* comme pour *St. scalaris*, des raisons historiques dans le post-glaciaire doivent intervenir.

Groupement des Etages subalpins et alpins des Pyrénées. Population des moyennes et hautes altitudes des Alpes.

— Dans le massif du Mont Blanc, dès 1 850 m (station supérieure téléphérique de Bellevue), *St. scalaris* représente 20 %, *A. sibiricus* atteint 31 % dans la même zone (relevé n° 112, à 1 900 m), *A. sibiricus* passe à 50 %.

Sur la bordure nord-ouest du massif, à 2 000 m, on trouve 28 % de *P. alpina* et 8 % de *P. pedestris*. A 2 200 m, *P. pedestris* représente 54 % et *P. alpina* 6 %. Ces espèces se retrouvent également dans les Pyrénées, surtout *P. pedestris* qui est fréquent en ombrée sur les *Rhododendrons*.

— Dans le massif du Pelvoux (Alpes), les hautes régions (relevé n° 402, alt. 1 900 m) révèlent *St. scalaris* 29 %, *P. pedestris* 13 %, *A. sibiricus* 24 %, *D. verrucivorus* 26 %, donc des espèces identiques aux groupements pyrénéens subalpins, avec toujours les mêmes remarques concernant l'intensité de *A. sibiricus* et *P. pedestris*.

Cela confirme le fait que *la colonisation pyrénéenne par les espèces de moyenne et haute altitudes est plus faible que celle des Alpes* ou bien *qu'elle n'est pas au même stade d'évolution* ce qui implique, dans les deux cas, une histoire quaternaire post-glaciaire différente. Les différences climatiques actuelles, au niveau subalpin et alpin, *ne sont pas suffisantes* pour expliquer ces phénomènes.

— Les régions de l'Ubaye et du Chablais, dans les Alpes, présentent à 2 200 m, des peuplements encore dominés par *St. scalaris* 32 %, *A. sibiricus* 20 %. On retrouve également, comme dans les Pyrénées centrales et orientales, *A. fusca* et le complexe spécifique des *Glyptobothrus*.

Les biocénoses de l'étage alpin dans les Pyrénées présentent des espèces typiques de haute altitude, comme *Cophopodisma pyrenaica*, *Gomphoceridius brevipennis*, que l'on ne retrouve pas dans les Alpes. Inversement, la faune alpine de haute altitude possède des espèces comme : *Anonconotus alpinus*, *Melanoplus frigidus*, *Aeropedellus variegatus*, que nous n'avons pas rencontrés dans les Pyrénées.

— Les Alpes maritimes même aux basses altitudes, inférieures à 1 000 m, ne semblent pas subir une pénétration faunistique méditerranéenne aussi nette que dans les Pyrénées orientales. Bien que les recherches de DREUX ne se soient pas étendues en détail, du sud du Ventoux au littoral, il apparaît, d'après les renseignements qu'il nous apporte (population des basses altitudes des Alpes maritimes), que les espèces méditerranéennes s'infiltrèrent peu. Cela s'explique facilement par la position des Pyrénées, en rapport avec la Péninsule Ibérique, laquelle a favorisé, en permanence, les pénétrations des faunes plus chaudes.

CONCLUSIONS

1. — A partir de 1 000 à 1 200 m, l'analogie des Alpes du sud avec les Pyrénées peut être établie.

2. — Les Alpes du nord (Mont-Blanc, Vanoise) sont plus défavorables que les Pyrénées centrales. Le massif alpin du Pelvoux et les régions biogéographiques voisines se rapprochent des Pyrénées centrales.

3. — Dans les Alpes, la région subalpine nord est à rapprocher des hautes régions des Pyrénées atlantiques et de la partie la plus occidentale des Pyrénées centrales (région du Somport et du Pic d'Anie).

4. — Les biocénoses de basses et moyennes altitudes ont de nombreux points communs.

5. — Les espèces de hautes et moyennes altitudes descendent plus bas, surtout dans les Alpes du nord où elles pénètrent largement dans l'étage montagnard. De ce fait, l'étage montagnard pyrénéen a tendance à se différencier et à s'appauvrir. Le pincement écologique des biocénoses y est extrême. Les espèces de plaine sont arrêtées ou fortement freinées. Les espèces d'altitude, étant donné les raisons bioclimatiques et historiques, n'y descendent pas.

Dans les Alpes, au contraire, la dépression faunistique de l'étage montagnard est plus faible. Les ubiquistes de plaine ne montent pas plus haut, mais les espèces d'altitude, surtout dans les Alpes du nord, descendent plus bas.

6. — Il existe, dans les Alpes, un gradient nord-sud mais celui-ci est plus faible que le gradient est-ouest des Pyrénées. La convergence horizontale des biocénoses serait donc plus forte que dans les Pyrénées.

7. — Les travaux de DREUX laissent présumer que le facteur altitudinal semble, presque partout, dominant dans les Alpes, par rapport au facteur exposition. Il n'en est pas toujours de même dans les Pyrénées, et, si le facteur altitudinal reste fondamental, l'exposition est un facteur qui domine parfois.

Ce phénomène tient sûrement à la position différente des Pyrénées et des Alpes, ces dernières étant plus froides. Les Pyrénées, étant donné les interpénétrations faunistiques est-ouest, nord-sud, parallèlement à la multiplicité des microclimats créés dans les différentes vallées, présentent une multitude de facettes écologiques.

... Ayant dégagé la logique des groupements pyrénéens, mise en évidence par la biogéographie (MARTY, 1968 d, 1969 a) et surtout par la biocénologie structurale et écologique, il est nécessaire, après l'esquisse des grandes lignes comparatives avec les groupements alpins, de donner une perspective des éléments dynamiques et historiques qui se dégagent des résultats précédents ...

4. — LOGIQUE ET DYNAMIQUE DES BIOCÉNOSES QUATÉRNAIRES

4.1. ÉTAT ACTUEL DANS L'ESPACE : ASPECT LOGIQUE.

Si l'on considère la répartition horizontale et verticale des biocénoses, la *stabilité*, en dehors des oscillations biotiques observables actuellement, pourrait être un élément dominant des peuplements pyrénéens.

En fait, la stabilité de la logique biocénologique ne représente qu'une étape au niveau du quaternaire. Il était nécessaire de la dégager, afin d'en saisir les causes et d'en induire les variations.

Quels sont les éléments susceptibles d'agir sur les structures actuelles ? Au niveau historique, il faut signaler l'action de l'Homme qui a souvent modifié le climax végétal en détruisant la forêt et en la transformant en pelouse. L'aspect physiognomique de la strate herbacée représentant un facteur écologique, il est évident que l'action humaine au niveau des basses et moyennes vallées, surtout au niveau collinéen et montagnard, n'est pas négligeable dans les paramètres biocénologiques actuels.

Au niveau subalpin et alpin, où, dans de nombreux cas, la pelouse actuelle est climacique ou subclimacique, ces facteurs humains diminuent. C'est la zone la plus significative, sous l'angle logique, au niveau pyrénéen. Les biocénoses subclimaciques actuelles de ces territoires ont subi les variations climatiques quaternaires.

4.2. ASPECT HISTORIQUE ET DYNAMIQUE : VARIATIONS DANS LE TEMPS.

Les groupes d'Orthoptères au Quaternaire.

Nous ne disposons actuellement pas de fossiles quaternaires d'Orthoptères, dans les Pyrénées (REROLLE, 1885; ZEUNER, 1942). C'est donc en fonction de la biogéographie et des exigences écologiques actuelles (NADIG, 1931, 1958, 1959) des Insectes, en admettant surtout, depuis le post-glaciaire notamment, que celles-ci ont peu varié (BACCETTI, 1954, 1957; NADIG, 1958, 1960, 1961; BEL-BIENKO, 1963; BURTON, 1964; EBNER, 1951, 1955), que nous devons situer les grands courants de migration quaternaire. Résultats fragiles, certes, mais que l'on ne saurait négliger.

Situation des principales espèces

Si l'on compare les différentes espèces de Sibérie (RUBTZOV, 1935; BEL-BIENKO, 1963), de Scandinavie (ANDER, 1945, 1949) d'Allemagne (WEIDNER, 1955) et des Alpes (DREUX, 1962; NADIG, 1958, 1959) des analogies apparaissent. On peut admettre, à la suite notamment des analyses d'UVAROV (1928), l'existence de grands courants, depuis les régions paléarctiques, jusqu'aux montagnes de l'arc géologique alpin, englobant les Pyrénées. Ces courants ont donné une faune *angarienne*, souvent hygrophile et froide, opposée à des éléments plus méridionaux à affinités méditerranéennes et xérophiles.

Principales espèces angariennes dépassant l'étage montagnard

Nous considérons comme angariennes les espèces suivantes :

<i>Podisma alpina</i>	<i>Podisma pedestris</i>
<i>Euthystira brachyptera</i>	<i>Aeropus sibiricus</i>
<i>Chorthippus longicornis</i>	<i>Stenobothrus lineatus</i>
<i>Glyptbothrus bicolor-biguttulus-mollis</i> (1 ^{er} et 2 ^e type génétique)	<i>Psophus stridulus</i> <i>Stauroderus scalaris</i>

Principales espèces méditerranéennes caractéristiques des Pyrénées

<i>Platycleis tessellata</i>	<i>Antaxius hispanica</i>
<i>Oedipoda coerulescens</i>	<i>Ephippiger</i>
<i>Omocestus ventralis</i>	(différentes espèces)

Discussion

La séparation de ces deux groupes pose un certain nombre de problèmes. De nombreuses espèces n'appartiennent ni à l'un, ni à l'autre. DREUX a déjà évoqué ces difficultés pour les Alpes. Dans les Pyrénées, étant donné la position géographique (proximité de refuges xérothermiques : Péninsule Ibérique), la situation a peut-être été différente et nous ne saurions trop insister sur le caractère peut être plus ancien de la faune. Le Préglaciaire n'est pas suffisamment considéré dans les analyses actuelles, biogéographiques et paléogéographiques, du Quaternaire. Nous rejoignons sur ce point LA GRECA (1951 et 1955). On doit souligner l'existence parallèle antéglaciaire, dans la zone européenne, de foyers xérothermiques et de foyers tempérés et froids.

A la fin du Pliocène, d'ailleurs, la tendance au refroidissement s'affirme. Nous renvoyons aux différents travaux classiques sur ces sujets (voir bibliographie LÉMÉE, 1967).

Il n'est pas toujours nécessaire d'admettre des mouvements faunistiques lointains, alors que les arguments géologiques ou palynologiques récents révèlent des possibilités locales d'évolution spécifique, liées à une grande diversité écologique et bioclimatique pour une même époque et pour des régions peu éloignées. Il suffit d'examiner les différents diagrammes polliniques de la fin du Würmien et du post-glaciaire pour s'en convaincre (diagramme pollinique de tourbière du Cantal-Massif Central français, d'une tourbière de la Basse-Somme, d'après Tage NILSON, et des tourbières des versants nord et sud des Alpes bernoises, par M. WELTEN, cités par LÉMÉE, 1967).

Origine et dynamique du peuplement

Zoocinétique quaternaire

Avant les glaciations

Il est possible d'admettre, comme nous l'avons vu, l'existence rapprochée de biotopes voisins, climatiquement divergents. Etant donné la surrection antérieure des chaînes alpines et pyrénéennes, la possibilité de présence de ces biotopes au voisinage de reliefs ne peut qu'en être renforcée.

Des espèces comme *Cophopodisma pedemontana* dans les Alpes, *C. pyrenaea* et *G. brevipennis* dans les Pyrénées, sont des espèces froides très certainement préglaciaires (LA GRECA, 1951, 1955).

La tendance à trouver actuellement des « races biochimiques » (MARTY et ZALTA, 1967, 1968) pour les *Cophopodisma* et les *G. brevipennis* ne peut que confirmer l'ancienneté, dans les Pyrénées, de ces deux espèces avec, en plus, des séparations intra-aréales très précoces.

Pendant les glaciations

Les phénomènes n'ont pas été les mêmes dans les Pyrénées centrales et orientales, c'est du moins ce qui apparaît d'après la logique biocénotique actuelle.

Les biocénoses de Pyrénées centrales sont plus contrastées intraspécifiquement entre stations isolées (MARTY et ZALTA, 1967, 1968). Cela est observable, aussi bien au niveau des protéines internes (MARTY, 1968 b), qu'au niveau des variations des colorations externes. Ces dernières présentent, dans les Pyrénées centrales, des variations de coloration entre stations isolées (Néouvielle, Pic du Midi de Bigorre, Vignemale) plus élevées que dans les Pyrénées orientales (Canigou, Carlit). C'est là un problème de génétique écologique, dont il serait intéressant d'analyser plus en détail la portée. Sur le plan de la dynamique quaternaire, ces remarques appuient

l'hypothèse, non seulement de l'ancienneté de la faune, mais aussi celle d'une différence dans la dynamique et la morphologie des surfaces glaciaires.

Les Pyrénées centrales auraient donné des langues glaciaires, certes plus importantes que dans les Pyrénées orientales, mais qui auraient surtout fragmenté les aires des espèces froides sténothermes (*G. brevipennis*, *Cophopodisma* et *P. pedestris*).

Ces espèces ne devaient pas être limitées au front glaciaire comme on le croit trop souvent, mais étaient situées, sur les reliefs, entre les différentes bandes glaciaires. Il en résulte une séparation extrêmement précoce, peut-être, dès les premiers épisodes glaciaires, dans les Pyrénées centrales, d'où cette individualité génétique des espèces et l'existence de races biochimiques locales dans la zone centrale.

Dans la partie orientale (Carlit et Canigou), le découpage des aires a été différent comme peut-être toute la glaciation elle-même.

Cette hypothèse du découpage génétique spécifique des espèces froides, sténothermes, antérieurement au postglaciaire et au Würmien, fondée sur des différences d'écologie génétique, ne contredit pas les observations de VIERS. Ce dernier distingue dans le massif du Carlit, non pas trois glaciations, mais une seule glaciation ayant eu une extension maximale et deux stades de retrait.

Nous retiendrons comme hypothèse sur l'action des glaciations :

1) un appauvrissement par rapport aux faunes tertiaires, plus exactement une sélection écologique, avec expansion numérique *in situ*, au niveau de l'arc alpin, des « *pseudo-angariens* ». La formation des endémiques pyrénéens et alpins comme les *Cophopodisma* est anté-Würmienne.

2) Une fragmentation intraspécifique locale des aires des espèces froides des sténothermes. Ce phénomène a sûrement été intense dans les Pyrénées centrales. Les glaciers avançaient vers la plaine beaucoup plus loin que les conditions froides elles-mêmes, d'où la pénétration, entre les bandes de glace, des espèces froides. L'extension de la masse de glace ne correspond pas obligatoirement à une diminution de la température, mais peut-être, davantage, à une augmentation de l'humidité et des précipitation (REY, 1960).

Nous ne nions pas qu'au cours des glaciations, il y ait eu des échanges et qu'une grande partie des espèces des Alpes et des Pyrénées soit d'origine angarienne *sensu-stricto*, mais cette interprétation doit être complétée par l'hypothèse d'une faune froide, *pseudo-angarienne*, anté-holocène, ayant évolué sur place et dont les glaciations ont permis l'extension et l'isolement.

Dynamique post-glaciaire et tendances actuelles

Variations tardi- et post-glaciaires

Les modalités du post-glaciaire, en raison des données palynologiques fournies par les tourbières, sont plus connues que les épisodes anté-Würmiens.

Néanmoins, de nombreux doutes subsistent, et on ne dispose pas de résultats d'ensemble pour les Pyrénées.

Toutefois, étant donné les travaux effectués dans les régions voisines, les résultats des biogéographes (GAUSSEN, REY) dans les Pyrénées, il est possible d'admettre la succession post-glaciaire suivante :

— Dernière phase du Würmien avec quelques réchauffements brefs, le dernier étant l'interstade d'Alleröd formé de deux stades froids avec entre, un stade plus chaud, ayant donné des Pins et des Bouleaux dans l'Europe moyenne et un climat correspondant pour les Pyrénées.

— Début de réchauffement post-glaciaire daté de moins 10 000 environ avec à nouveau des Pins et des Bouleaux suivis de Chênes, d'Ormes et de Noisetiers. Ces derniers sont situés à environ moins 8 000 (LÉMÉE, 1967). Cette phase est à rapprocher de l'indication générale de PREBOREAL (P.) (GAUSSEN, REY, 1961).

— La « *chênaie* » va ensuite succéder au Noisetier, de moins 8 000 à moins 5 000. Elle correspond à un maximum thermique du post-glaciaire, avec une température moyenne annuelle, supérieure à la température actuelle de 2 à 3 °C et à une diminution des précipitations de 200 à 300 mm (GAUSSEN, 1926; REY, 1961; LÉMÉE, 1967). Nous verrons l'influence possible de cette phase sur les Orthoptères et sa conséquence actuelle. Elle correspond en partie à la période climatobiologique, du XÉROTHERMIQUE (X) (BRIQUET cité par GAUSSEN, 1926; REY, 1961).

La fin du xérotthermique correspond au début de la période dite « atlantique » définie dans les Alpes.

— De moins 5000 à moins 1500 (du Néolithique inférieur à l'Age de Bronze), trois arbres fondamentaux apparaissent : le Hêtre, le Sapin et l'Epicéa (Alpes). Ce nouvel étage forestier se substitue aux chênaies.

La température a diminué de 1 °C au moins avec surtout une augmentation des précipitations. C'est la période MÉSOHYGROTHERMIQUE (M) des auteurs précédemment cités. Elle englobe la terminaison de la *période atlantique*, le *sub-boréal* et le début du *sub-atlantique*.

— De l'Age du fer à la période actuelle (A), tendance à la diminution des précipitations et de la température (fig. 12).

Un des intérêts, pour l'écologiste, d'une telle représentation (fig. 11) P.X.M.A. (REY, 1960), est d'insister sur le caractère cyclique du phénomène; le Quaternaire ayant vu ainsi se dérouler plusieurs phases successives, entraînant une dynamique continue des groupements. La *logique climacique* des structures biocénotiques n'est qu'une *image dynamique, à un instant donné*. Elle exprime, *potentiellement, les éléments antérieurs et la dynamique future*.

Quoi qu'il en soit des variations climaciques de détail, il semble que pour les Pyrénées, on puisse retenir la succession suivante soulignée par REY (1960) (fig. 11) :

- 1) phase froide et sèche succédant au tardiglaciaire (P),
- 2) phase plus chaude et plus sèche (X),
- 3) phase plus fraîche et plus humide (M),
- 4) phase plus froide et moins humide (A).

On peut admettre que les différents groupements d'Orthoptères ont subi avec des intensités variables, étant donné les corrections écologiques que nous avons pu montrer, les oscillations P, X, M, A.

Examinons cette possibilité, parallèlement aux paramètres que nous avons dégagés.

Au cours des phases froides du tardiglaciaire, il y a eu disjonction aréale définitive des espèces arctiques et alpines, dont l'aire connue, possible, s'étendait des inlandsis scandinaves, aux glaciers pyrénéens. C'était la dernière possibilité d'invasion, ou de mélange génétique, des éléments angariens *sensu-stricto* et pseudo-angariens.

La migration s'est peut-être produite, non pas vers le sud, mais plutôt du *sud vers le nord*, pour les pseudo-angariens, lors des dernières steppes froides du Würm, d'où une *répartition boréo-alpine actuelle*.

La partie méridionale déjà froide de l'arc alpin, de la fin du tertiaire et du début du quaternaire, étant donné la multitude écologique des biotopes qu'elle pouvait offrir, devait posséder une faune beaucoup plus diversifiée, plus polymorphe génétiquement au niveau des potentialités évolutives, que les faunes nordiques déjà froides, pauvres, et *hautement adaptées*.

Il n'est peut-être pas inexact d'insister sur cette zone de radiation évolutive spécifique, peut-être à l'origine des pseudo-angariens. Elle est représentée par l'aire biogéographique, climatique et orographique de la partie méridionale de l'arc alpin et située à la limite entre des conditions chaudes et froides.

Il y a donc eu possibilités, pour cette faune, de migrer, soit vers le sud, soit en altitude, soit vers le nord.

Actuellement, le dualisme faunistique de tout le front sud des Pyrénées orientales (REAL, 1962) offre des conditions voisines.

Pour les biocénoses d'Orthoptères qui sont pour la plupart héliophiles, la période maximum, en Europe, des Noisetiers (vers moins 8000) a constitué un phénomène de pincement écologique des biocénoses. Cela s'est produit aussi bien en plaine qu'au niveau montagnard, étant donné la structure très dense de ces formations, succédant au début du réchauffement post-glaciaire avec Pins et Bouleaux.

L'extension des Ormes et des Noisetiers a marqué un arrêt dans l'évolution spatiale des groupements, au pied des Pyrénées.

Le *xérothermique*, plus chaud et plus sec, aussi bien en plaine qu'en montagne, a permis le développement, le long des Pyrénées, de courants zoocinétiques est, pour les Corbières notamment, alors que des biocénoses chaudes, à tendance méditerranéenne remontaient les vallées nord des Pyrénées centrales (Col de la Bonaïgue-Val d'Aran).

L'expression « biocénoses chaudes à tendance méditerranéenne » n'implique pas, obligatoirement, une pénétration d'espèces méditerranéennes mais, par exemple, l'augmentation, en altitude et vers les Pyrénées centrales, d'espèces comme *Euchorthippus pulvinatus*, *Oedipoda coerulescens*, *Platycoleis tessellata*, *Paracaloptenus bolivari*. Les estimations des botanistes situent la remontée altitudinale des étages de végétation, dans les Pyrénées, à 400 m. Cela a eu pour conséquences, outre les variations altitudinales locales des biocénoses, de permettre un apport important, par les vallées sud et nord, apport dont nous percevons peut-être encore les vestiges dans les vallées situées à l'est du Pic du Midi de Bigorre. Ces zones ont subi des influences méditerranéennes que l'on ne retrouve nulle part, plus à l'ouest. En même temps, les biotopes subalpins et alpins ont diminué considérablement. Cette réduction du domaine subalpin et surtout alpin, entraînait, pour les espèces alpines, froides, sténopes et sténothermes, comme *A. sibiricus*, *C. pyrenaea*, *P. pedestris*, une diminution numérique extrême, voire une extinction dans les nombreuses pelouses isolées des Pyrénées orientales ne dépassant pas actuellement 2 000 m et non reliées, comme dans les Alpes, à des zones plus hautes — la migration vers le haut, n'étant, de ce fait, plus possible.

Si le *xérothermique* — dont la réalité est incontestable, quelle que soit sa position précise dans l'échelle des temps post-glaciaires — a eu un effet positif au niveau des biocénoses collinéennes et montagnardes par l'infiltration méditerranéenne, il a eu un effet destructeur intense sur les biocénoses froides de hautes altitudes. Ces dernières possédaient peut-être, antérieurement à cette période, des espèces voisines de *Melanoplus frigidus*, *Anoncotus alpinus*.

Le fait topographique essentiel, entre les Alpes et les Pyrénées,

est que cette dernière chaîne ne possède pas les ressources altitudinales des Alpes.

Ce fait expliquerait, peut-être, le décalage actuel, dans le peuplement des moyennes et hautes altitudes, qui semble exister entre les Alpes et les Pyrénées — ces dernières étant plus en retard, pour quelques espèces d'altitude comme *A. sibiricus*, *St. scalaris*.

Les documents nous manquent pour émettre des hypothèses sur le cheminement biocénotique qui a suivi le xérothermique. Le facteur qui a joué sur les faunes d'Orthoptères, plus que la diminution de température, est l'augmentation de l'humidité. S'il est curieux de trouver actuellement à moyenne et même à haute altitude, aussi bien dans les Alpes que dans les Pyrénées, une si grande quantité d'hygrophiles, ou d'espèces supportant bien ce facteur, comme les *Metrioptera*, *Pholidoptera*, *Decticus verrucivorus*, *Mecostethus grossus*, *Stenobothrus lineatus*, cela tient évidemment aux conditions pluviométriques dues à l'altitude, mais également peut-être, aux conditions du *mésogyrothermique*.

L'expansion spécifique en hygrophiles, dans de nombreux biotopes subalpins des Pyrénées orientales et centrales, doit dépasser les paramètres normaux des biotopes, d'autant plus que les espèces de haute altitude n'ont pas terminé leur expansion vers les étages inférieurs.

Du Mésogyrothermique à la période actuelle, la température et l'humidité ont eu tendance à diminuer. Ce fait a bloqué l'expansion des biocénoses hygrophiles, en les limitant surtout aux ombrées où elles sont particulièrement représentées actuellement. Les facteurs historiques s'ajoutent, pour ces biotopes, aux facteurs écologiques normaux définis pour les ombrées (REY, 1960; IZARD, 1962).

La diminution de température, depuis le xérothermique, a été favorable à la descente des biocénoses froides de haute altitude, en même temps que leur extension vers les zones dépeuplées. *Ce processus*, comme nous l'avons signalé, *n'est pas encore terminé et il est, en tout cas, plus en retard que dans les Alpes*. Entrent également en considération des phénomènes biotiques de compétition interspécifique, entre les espèces froides sténiques et les groupements hygrophiles ubiquistes.

Les ubiquistes à large tolérance hygrométrique et altitudinale comme *St. lineatus* qui se dégagent de l'analyse biocénotique précédente, entrent en compétition spécifique, au niveau subalpin, avec les espèces de haute et moyenne altitude.

*
**

Tels sont les principaux points *dynamiques* qu'il est possible de déduire de la *logique* actuelle.

De la recherche des structures logiques des biocénoses et de leurs composantes, se dégagent, progressivement, les causes de cette logique. Ces causes s'identifient à des facteurs écologiques, biologiques, génétiques, dont nous avons donné les principaux éléments (MARTY, 1968d).

RÉSUMÉ

L'étude écologique et biocénotique des Orthoptères des Pyrénées a permis de dégager les points suivants :

— Grande richesse spécifique du bord oriental des Pyrénées. Inversement la côte pyrénéenne atlantique est plus pauvre.

— Influence conjuguée, au niveau des Pyrénées centrales, de la pénétration Aquitaine atlantique venant du nord et du nord-ouest et de la pénétration méditerranéenne. La résultante paraît être un peuplement moyen, en nombre d'espèces et en densité, des vallées centro-pyrénéennes.

— A partir de 1 300 m, un appauvrissement spécifique paraît se dégager et se poursuivre jusque vers 1 700 m, avec redressement ensuite vers 2 000 m, suivi d'une diminution terminale vers la haute altitude.

— Les aires des Ensifères sont, dans l'ensemble, rapidement arrêtées par l'altitude.

— Sauf quelques espèces à large distribution, une faune particulière à la haute altitude paraît se dégager. De plus, cette faune froide est morcelée en de nombreux îlots, fortement séparés par des barrières orographiques ou climatiques.

Les groupements sont analysés corrélativement sur le plan biocénotique et écologique; 82 espèces entrent dans cette étude dont 49 appartiennent aux Caelifères et 33 seulement aux Ensifères.

— Pour chaque biocénose, une série de paramètres définit les groupements. Les principes de « divergence biocénotique verticale » et de « convergence biocénotique horizontale » sont dégagés. Ils se superposent aux gradients, atlantiques et méditerranéens.

A la suite du travail de DREUX (1962) la comparaison avec les groupements alpins est établie. Les analogies et les différences biocénotiques horizontales et verticales sont dégagées :

1. Les Alpes du nord (Mont-Blanc, Vanoise) sont plus défavorable pour les Orthoptères que les Pyrénées centrales. Les massifs alpins du Pelvoux et les régions biogéographiques voisines se rapprochent des Pyrénées centrales. La région subalpine nord est à rapprocher des hautes régions des Pyrénées atlantiques.

2. Les espèces de haute et moyenne altitude descendent plus bas, surtout dans les Alpes du nord et pénètrent largement dans l'étage montagnard. L'étage montagnard pyrénéen a tendance à s'appauvrir par « *pincement écologique des biocénoses* » : les espèces de plaine sont arrêtées et les espèces d'altitude, en raison des facteurs bioclimatiques et historiques y sont peu représentées.

3. Il existe, dans les Pyrénées, un gradient biocénotique, est-ouest, supérieur au gradient sud-nord des Alpes.

4. Le facteur altitudinal semble dominant dans les Alpes par rapport au facteur exposition. Il n'en est pas toujours de même dans les Pyrénées.

La dynamique des biocénoses pyrénéennes quaternaires est étudiée par analogie avec la structure actuelle. Cette étude aboutit aux points suivants :

1. La séparation entre espèces angariennes et méditerranéennes est discutée.

2. L'hypothèse d'une faune préglaciaire « *pseudo-angarienne* » développée sur la partie méridionale de l'arc alpin, à la fin du tertiaire, est envisagée. Les espèces réputées angariennes, comme *P. pedestris*, *C. pyrenaea* appartiendraient à ce type.

3. Les biocénoses des Pyrénées centrales sont plus contrastées intraspécifiquement entre stations isolées.

4. L'action historique humaine a favorisé les espèces hygrophiles du sous-ordre des Caelifères et diminué les Ensifères.

5. Les glaciations ont entraîné :

— un appauvrissement spécifique avec expansion, au niveau de l'arc alpin, des pseudo-angariens ;

— une fragmentation intraspécifique des aires des espèces froides.

6. L'importance comme foyer spécifique du rebord méridional de l'arc alpin, *sensu lato*, est discutée.

7. L'influence des périodes plus chaudes (xérothermique) post-glaciaire sur les biocénoses actuelles est étudiée. La descente des faunes froides commencée après le xérothermique n'est pas terminée. L'équilibre ne paraît pas être atteint sur le flanc Nord-pyrénéen.

SUMMARY

The ecological and biocenotic study of Pyrenean orthoptera permits us to draw the following conclusions :

— Great variety of species on the eastern side of the Pyrenees.

— Conversely, the Atlantic coast of the Pyrenees has fewer.

— Joint influence, on the level of Central Pyrenees, of Atlantic Aquitan penetration coming from the north and north-west and of the Mediterranean penetration. The result seems to be a medium population, in number of species and density, of the valleys of the central Pyrenees.

— From 1 300 up to 1 700 m, a diminution of species seems to appear with a recovery at about 2 000 m, followed by a terminal diminution towards the high altitudes.

— The areas of ensifera seem, on the whole, to be rapidly checked by altitude.

— Except for a few widely distributed species, a fauna particular to high altitude seems to appear. Moreover, this cold fauna is broken up into numerous "islands", definitely separated by orographic or climatic barriers.

The groupings are analysed correlatively on the biocenotic and ecological levels, 82 species are included in the study, 49 of them belong to Caelifera and 33 only to Ensifera.

For each biocenose, a series of parameters defines the groupings. The principles of "vertical biocenotic divergence" and "horizontal biocenotic convergence" are set out.

They are added to Atlantic and Mediterranean gradients.

After DREUX's work (1962), the comparison with alpine groupings is established. Horizontal and vertical biocenotic analogies and differences are set out :

1. — North Alps (Mont-Blanc, Vanoise) are not so favourable for Orthoptera as the central Pyrenees. The alpine chain of Pelvoux and the neighbouring biogeographic regions are akin to the central Pyrenees. The North subalpine region is like the high regions of the Atlantic Pyrenees.

2. — The species of high and middle altitude can be found in a lower altitude, especially in the North Alps and they widely penetrate the "mountain level".

The Pyrenean "mountain level" tends to include fewer species by an "ecological pinching of the biocenoses" : the species of the plains are no longer found and the high altitude ones are but few because of bioclimatic and historical factors.

3. — There exists in the Pyrenees, an east-west biocenotic gradient, which is superior to the Alp south-north one.

4. — The altitudinal factor seems to be more important in the Alps than that of exposure. This is not always true in the Pyrenees.

The dynamics of the quaternary pyrenaean biocenoses is studied in analogy with the present structure. This study leads to the

following points :

1. — The separation between angarian and Mediterranean species is discussed.

2. — The hypothesis of a preglacial pseudo-angarian fauna developping on the meridional part of the alpine range at the end of the tertiary age is envisaged.

The species which are said to be angarian, such as *P. pedestris*, *C. pyrenaea* could belong to this type.

3. — The central Pyrenees biocenoses intraspecifically contrast more sharply in isolated places.

4. — Human action throughout history has favoured hygrophilous species of the sub-order of Califera, and made the Ensifera less numerous.

5. — The glaciations have provoked :

— a diminution of species with expansion of pseudoangarians at the level of the alpine range;

— an intraspecific fragmentation of the areas of cold species.

6. — The importance, as a centre of species, of the meridional rim of the alpine range *sensu lato* is discussed.

7. — The influence of postglacial warmer periods (Xerothermic) upon present biocenoses is studied. The descent of cold fauna begun after the Xerothermic period is not over.

Equilibrium does not appear to have been achieved on the Northern slope of the Pyrenees.

ZUSAMMENFASSUNG

Durch oekologische und biokoentische Analyse der Orthopteren in den Pyrenäen wurden folgende Tatsachen hervorgehoben :

— der grosse Artenreichtum des Pyrenäenostandes. Umgekehrt ist die dem Atlantik zugewandte Pyrenäenseite die ärmere.

— Auf den Höhen der Zentralpyrenäen doppelter Einfluss Einwanderung aus dem atlantisch-aquitanischen Raum, das heisst von Norden und Nordwesten, und aus dem mediterranen Raum.

— Ab 1.300 m tritt deutlich eine Verminderung der Zahl des Artenbestandes hervor, die bis gegen 1.700 m fortschreitet, mit einer anschliessenden Zunahme gegen 2.000 m, danach endgültige Verringerung in grösseren Höhen.

— Der Lebensraum der Ensiferen endet insgesamt sehr schnell in der Höhe.

— Abgesehen von einigen weit verbreiteten Arten tritt in den grossen Höhen eine eigentümliche Fauna hervor. Ferner ist diese kalte Fauna in zahlreiche kleine Inseln zersplittert, die durch orographische oder klimatische Grenzen scharf getrennt sind.

Die Gruppierungen werden entsprechend in biokoenotischer und oekologischer Hinsicht analysiert; 82 Arten werden untersucht, von denen 49 zu den Coeliferen und nur 33 zu den Ensiferen gehören.

— Für jede Biokoenose hilft eine Reihe von Parametern, die Gruppierungen zu bestimmen. Die Principien der vertikalen biokoenotischen Divergenz und der horizontalen biokoenotischen Konvergenz werden herausgestellt. Diese überlagern sich den atlantischen und mediterranen Gradienten.

— Der Vergleich mit den alpinen Gruppierungen wird nach der Arbeit von DREUX (1962) durchgeführt. Die horizontalen und vertikalen biokoenotischen Analogien und Differenzen werden entwickelt.

1°) Die Nordalpen (Mont-Blanc, Vanoise) sind für die Orthopteren nicht so günstig wie die Zentralpyrenäen. Das Alpine Massiv des Mont Peloux und die benachbarten biogeographischen Gebiete ähneln den Zentralpyrenäen. Der subalpine Raum im Norden ist mit den oberen Regionen der atlantischen Pyrenäen zu vergleichen.

2°) Die Arten der grossen und mittleren Höhe kommen tiefer herunter, besonders in den Nordalpen, und dringen weiter in die Gebirgsstufen ein. Man stellt am Pyrenäenmassiv fest, dass die Arten ihre Vielfalt durch das « oekologische Abzucken der Biokoenosen » verringern : die Tierarten der Ebenen kommen dort nicht mehr vor und die Arten des Hochgebirges sind den bioklimatischen und historischen Faktoren entsprechend wenig vertreten.

3°) In den Pyrenäen ist ein biokoenotischer Gradient, von Ost nach West, der grösser ist als der Gradient von Süd nach Nord in den Alpen.

4°) Der Höhenfaktor scheint in den Alpen dominierend gegenüber dem Lagefaktor. Das ist nicht immer ebenso in den Pyrenäen.

Die Dynamik der Quartärbiokoenosen wird untersucht in Analogie zur gegenwärtigen Struktur. Diese Untersuchung führt zu folgenden Resultaten und Hypothesen :

1°) Die Trennung zwischen angarischen und mediterranen Arten wird diskutiert.

2°) Die Hypothese einer pseudo-angarischen voreiszeitlichen Fauna, die sich auf der Südseite der Alpen entwickelte, wird für das Ende des Tertiär in Betracht gezogen. Die Arten, die man als angarisch ansieht wie *P. pedestris*, *C. pyrenaea*, würden zu diesem Typ gehören.

3°) Die Biokoenosen in den Zentralpyrenäen sind innerhalb der Arten gegensätzlicher zwischen isolierten Standorten.

4°) Die geschichtliche Tätigkeit des Menschen hat die hygrophilen Arten der Unterklassen der Coeliferen begünstigt und die Ensiferen vermindert.

5°) Die Vereisungen haben nach sich gezogen : eine Verminderung der Arten mit Ausdehnung der pseudo-angarischen Arten an der Höhe der Alpen; eine Zersplitterung der Wohngebiete der kaltblütigen Arten innerhalb der Arten.

6°) Die Bedeutung des Alpensüdrandes (sensu lato) als Heimat der Arten wird diskutiert.

7°) Der Einfluss der wärmeren nacheiszeitlichen Perioden (der xerothermischen P.) auf die gegenwärtigen Biokoenosen wird untersucht. Der Abstieg der kalten Fauna, der nach dem Xerothermikum begann, ist nicht abgeschlossen, oder das Gleichgewicht ist offensichtlich auf der Nordflanke der Pyrenäen nicht erreicht.

AUTEURS CITÉS

- ALEXANDER, G., 1933. Some relations between altitude and the distribution of *Acrididae* in Colorado. *Ann. ent. Soc. Am.*, 26 : 586-590.
- ALEXANDER, R.D., 1956. A comparative study of sound production in insects. *Thesis, Ohio state University*.
- 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., 1961. The type locality of *Gomphocerus clavatus* Thomas (Orthoptera : *Acrididae*). *Entomol. News*, 72 : 107-111.
- ALEXANDER, G., 1962. Ecology of High altitude insects. *Ecology*, 43 (4) : 780-781.
- ALLORGE, P., 1941. Essai de synthèse phytogéographique du Pays Basque. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 88 : 291-356.
- ANDER, K., 1949. Die borealpinen Orthopteren Europas. *Opusc. Entomol.* : 89-104.
- 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.
- ANGELIER, E., 1953 a. Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergés. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90 : 37-161.
- ANGELIER, E., 1953 b. L'indice de diversité de C.B. Williams et son intérêt en biogéographie. *C.R. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 258 : 26-27.

- ANGELIER, E., 1954. La notion de frontière biogéographique (quelques exemples de répartition d'hydracariens dans les Pyrénées). *C.R. somm. séanc. Soc. Biogéogr.*, **262** : 46-47.
- ANGELIER, E., 1965. La réserve naturelle du Néouvielle. *Le courrier de la Nature, Paris*, **12** : 1-6.
- ANGOT, A., 1918. Etudes sur le climat de la France (Région du Sud-Ouest). *Ann. Bureau Centr. Météor. de Fr., Mémoires*, **1** : 101-214.
- BACCETTI, B., 1954. Note su alcuni Ortoteri italiani di alta montagna. *Redia*, **39** : 361-394.
- BACCETTI, B., 1957. Notulae Orthopterologicae. V : Osservazioni zoogeografiche e carilogiche sul genere *Podisma*. *Redia*, **42** : 231-258.
- BAKKER, K., 1964. Backgrounds of controversis in population Theories and their Terminologies. *Z. angew. Ent.*, **53** : 187-203.
- BEL-BIENKO, G. Ya. and MISHCHENKO, L.L., 1963. Locusts and Grasshoppers of the U.S.S.R. Keys to the fauna of the U.S.S.R. Zoological Institute of the U.S.S.R. *Acad. of Sciences*. Part I, 400 p., Part II, 291 p.
- BONNET, L., 1964. Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. sol.*, **1** : 123-408.
- BURTON, J.F., 1964. Notes on the orthoptera of the isle of Man with special reference to *Stenobothrus stigmaticus* (Rambur) *Acrididae*. *Entomologist*, **100** : 193-197.
- CASSAGNAU, P., 1960. Ecologie du sol dans les Pyrénées centrales (Les biocénoses de Collemboles). *Thèse doctorat Toulouse*. Hermann édit., Paris.
- CHAUVIN, R., 1957. Réflexions sur l'écologie entomologique. *Rev. Zool. Agric.* : 80 pages.
- CHAUVIN, R., 1960. La faune du champ cultivé et surtout du champ de luzerne. *Revue des travaux récents. Rev. Zool. Agric.* : 56 pages.
- CHAUVIN, R., 1965. Progrès récents de l'écologie des insectes spécialement dans ses rapports avec l'éthologie. *Ann. Biol.*, **4** (11-12) : 585-626.
- CHOPARD, L., 1928. La faune des Orthoptères des montagnes des Etats-Unis et ses rapports avec la faune paléartique. *Mém. Soc. Biogéogr.*, **2** : 142-149.
- CHOPARD, L., 1938. La biologie des Orthoptères. Ed. Lechevalier, Paris.
- CHOPARD, L., 1949. Ordre des Orthoptères. In : *Traité de Zoologie P.-P. GRASSÉ*, **IX** : 617-722. Masson, édit. Paris.
- CHOPARD, L., 1951. Faune de France, tome 56 : *Orthoptéroïdes*. Lechevalier, édit. Paris.
- CHOUARD, P., 1949 a. Caractères généraux des Pyrénées centrales entre Gaves et Nestes. *Bull. soc. Bot. Fr.*, **156** (10) : 7-15.
- DECAMPS, H., 1967. Ecologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Ann. Limnol.*, **3** (2) : 399-577.
- DREUX, Ph., 1962. Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes Françaises. *Thèses n° 4816*. Masson édit. Paris, 323-766.

- DREUX, Ph., 1963. Evaluation de l'effectif d'une population par la méthode des marquages et recaptures. *Terre Vie*, 3: 367-381.
- GANGWÈRE, S.K., 1961. A monograph on food selection in Orthoptera. *Trans. American Ent. Soc.*, 87: 67-230.
- GANGWÈRE, S.K., 1966. The Mechanical Handling of Food by the alimentary canal of *Orthoptera* and Allies. *Eos, Rev. esp. Ent.*, 41 (2-3): 247-265.
- GAUSSEN, H., 1926. Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Sol, climat, végétation. *Thèse Faculté des Sciences Paris*, 1926, sér. A, n° 1070, 560 p.
- GAUSSEN, H., 1932. Les forêts méditerranéennes et les conditions post-glaciaires. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 114: 545-558.
- GAUSSEN, H., 1933. A propos de la période xérothermique. *Trav. du Laboratoire Forestier de Toulouse et Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 65: 342-353.
- GAUSSEN, H., 1933 a. L'histoire postglaciaire de la végétation dans le Sud-Ouest de l'Europe. *Rev. Gén. des Sciences pures et appliquées*, 154: 307-312.
- GAUSSEN, H., 1934. Carte de pluviosité annuelle du Sud-Ouest de la France et des Pyrénées, 4 feuilles en coul., au 500 000^e, édit. par le Ministère des Travaux Publics, Service des forces hydrauliques du Sud-Ouest, Paris.
- GAUSSEN, H., 1950. L'histoire des migrations des plantes depuis le Tertiaire. *Bull. Soc. Bot. de France*, 78^e session extraordinaire, 97: 21-27.
- GRASSÉ, P.P., 1929. Etude écologique et biogéographique sur les Orthoptères français. *Bull. biol. Fr. Belg.*, 63: 489-547.
- HAMON, J., 1956. Notes de chasse sur les Orthoptéroïdes récoltés dans les Pyrénées orientales et dans les régions limitrophes. *Vie Milieu*, 7: 418-422.
- HARZ, K., 1960. Die Geradflügler oder Orthopteren. In: "Die Tierwelt Deutschlands", 232 S., 566 Abb.
- 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.
- KRUSEMAN, G., C.A.W. JEEKEL, 1965. Une nouvelle espèce de *Steropleurus* Bolivar, 1878. (*Orthoptera*) des Pyrénées françaises. *Beaufortia*, 11: 133: 33-34.
- KRUSEMAN, G., and C.A.W. JEEKEL, 1967. *Stenobothrus* (*Stenobothrodes*) *cotticus* nov. spec., a new grasshopper from the french Alps. (*Orthoptera*, *Acrididae*). *Entomol. Berichte*, 27: 1-7.
- KRUSEMAN, G. — Communications personnelles.
- KUHNELT, W., 1950. Sur la structure des associations biotiques terrestres. *Année biol.*, 27: 117-127.
- KUHNELT, W., 1960. Verbreitung und Lebensweise der Orthopteren der Pyrenäen. *Zool. Beiträge Deutsch.*, 5: 557-580.
- LA GRECA, M., 1951. Sulla distribuzione od origine della fauna ortottero-logica degli Apennini. *Ann. Ist. Mus. Zool. Univ. Napoli*, 3: 1-30.

- LA GRECA, M., 1955. Influenza delle variazioni climatiche del Quaternario sul popolamento entomologico d'alta montagna. *Boll. Zool., Torino*, 22 : 489-562.
- LA GRECA, M., 1959. L'ortotterofauna Pugliese ed il suo significato biogeografico. *Mem. Biogeogr. Adriatica*, 4 : 33-170.
- LAMOTTE, M., 1957. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson édit. Paris.
- LAMOTTE, M., 1958. Le cycle écologique de la savane d'altitude du Mont Nimba (Guinée). *Ann. Soc. roy. Zool. Belg.*, 89 (1) : 119-150.
- LEMEE, G., 1967. Précis de biogéographie. 358 p. Masson édit. Paris.
- MARTY, R., 1961. Les Orthoptères du Massif du Néouvielle étude systématique et écologique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 96 : 223-240.
- 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., 1968 a. Cycle biologique des Orthoptères *Tetrigidae* en altitude. *Bull. Soc. Zool. France*, 92 (3) : 579-582.
- 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.
- MARTY, R., 1968 c. Les inversions protéiques quantitatives interspécifiques de l'hémolymphe des Orthoptères (sous presse).
- MARTY, R., 1968 d. Aspect biologique et moléculaire de l'écologie des Orthoptères des Pyrénées. *Vie Milieu*, 19 (2C) : 363-435.
- MARTY, R., 1968 e. Recherches écologiques et biochimiques sur les Orthoptères des Pyrénées. *Thèse Doct.*, n° 326, *Fac. Sci. Toulouse*, 419 p.
- MARTY, R., 1970. Biogéographie des Orthoptères des Pyrénées. *Vie Milieu* (en préparation).
- NADIG, A., 1931. Zur Orthopterenfauna Graubündens mit einer Tabelle über die vertikale Verbreitung. *Jahresb. der Naturf. Ges. Graubündens*, 69 : 1-69.
- NADIG, A., 1958. Beitrag zur Kenntnis der Orthopterenfauna der Versilia und der Apuanischen Alpen und ihrer Beziehungen zur Orthopterenfauna der insubrischen Region. *Jahresb. der Naturf. Ges. Graubündens*, 88 : 56-70.
- NADIG, A., 1959. Über *Podisma pedestris* und andere ökologisch und zoogeographisch interessante Orthopterenfunde in den Apuanischen Alpen. *Jahresb. der Naturf. Ges. Graubündens*, 88 : 56-70.
- NADIG, A., 1960. Neue Fundorte von *Tropidopola cylindrica cylindrica* (Marsh.) in Mittelitalien. *Boll. Soc. Ent. Italiana*, 90 (5-6) : 1-20.

- NADIG, A., 1960a. Beiträge zur Kenntnis der Orthopteren der Schweiz und angrenzender Gebiete. I. Neubeschreibung von *Ephippiger bormansi* Brunna v. Waltenwyl. *mitt. Schw. Ent. ges. Bd.*, 33 (1) : 27-46.
- NADIG, A., 1961. Beiträge zur Kenntnis der Orthopteren der Schweiz und angrenzender Gebiete. II. Neue und wenig bekannte Formen aus der insubrischen Region. *Mitt. Schw. Ent. Ges.*, 34 (3) : 271-300.
- PERDECK, A.C., 1947. The isolating value of specific song patterns in two sibling species of grasshoppers (*Chorthippus brunneus* THUNE et *C. biguttulus* L.). *Behaviour*, 12 : 1-75.
- REAL, P., 1962. Les Pyrénées orientales, refuge entomologique. *Ann. Scient. Univers. Besançon, Fr.*, 17 : 97-109.
- VERDIER, M., 1964. Effets 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.
- REROLLE, 1885. Etudes sur les végétaux fossiles de Cerdagne. *Rev. des Sciences nat. de Montpellier*, (3^e série), 4 : 167-252.
- REY, P., 1960. Essai de phytocinétique biogéographique. 1 vol., 400 p., 167 fig., Paris, C.N.R.S.
- REY, P., 1960a. Introduction à la phytocinétique biogéographique. *Bull. du Service de la Carte phytogéographique*, sér. A, carte de la Végétation, Paris, C.N.R.S., 5 (1) : 5-18.
- RIEGERT, P.W., 1967. Association of Subzero temperatures, Snow cover, and Winter Mortality of grasshopper eggs in Saskatchewan. *Can. Ent.*, 99 : 1000-1003.
- RUBTZOVA, J.A., 1935. Morphological variations in *Chorthippus*. *Boll. Soc. Nat. Napoli*, 36 : 129-152.
- TAILLEFER, F., 1957. Glaciaire pyrénéen : versant nord et versant sud. *Rev. géogr. Pyr. Sud-Ouest. Toulouse*, 38 : 221-244.
- TEISSIER, G., 1953. Analyse factorielle de la variabilité de *Dixippus morosus* aux différents stades de son développement. *Proc. of XIV internat. Congr. of Zool.* (Copenhagen, 1953), Danish Sci. Press, Copenhagen, 1956 : 250-252.
- UVAROV, B.P., 1928. Orthoptera of the mountains of palaeartic region. *Mem. Soc. biogeogr.*, 2 : 135-141.
- UVAROV, B.P., 1931. Insects and climate. *Trans. ent. Soc. London*, 79 : 1-247.
- UVAROV, B.P., 1967. Hibernation of active stages of Acridoidea in temperate climates. *Atti Accad. gioenia Sci. nat.*, 18 (1966) : 175-189.
- WATT, K.E.F., 1964b. Comments on fluctuations of animal populations and measures of community stability. *Canad. Ent.*, 96 : 1434-1442.
- ZEUNER, F.E., 1942. The fossil Acrididae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, II : 9.

Reçu le 24 avril 1969.

— 171 —

I — EINLEITUNG

Zahlreiche physiologische Untersuchungen haben uns eine Fülle von Material für die vorliegende Arbeit geliefert. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in den folgenden Kapiteln dargestellt. Die Zusammenfassung der Ergebnisse ist im letzten Kapitel zu finden.

**PHYSIOLOGISCHE UND ÖKOLOGISCHE
UNTERSUCHUNGEN AN EINEM HYDROPHILIDEN
AUS HYPERHALINEN GEWÄSSERN
(*BEROSUS SPINOSUS* STEPHEN) (COLEOPTERA)**

von Harald NEMENZ

II. Zoologisches Institut der Universität, Wien, Autriche

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung	172
II. Material und Methode	175
III. Überlebensdauer in verschiedenen Medien	175
IV. Resistenz gegen Austrocknung	178
V. Osmoregulation	184
A. Osmoregulation in hypotonischen Lösungen	185
B. Osmoregulation in hypertonischen Lösungen	186
C. Einwirkung von Ionen auf die Osmoregulation	191
a. Zeitliche Änderung der Innenkonzentration bei gleichbleibender Aussenkonzentration	191
b. Der Einfluss verschieden konzentrierter Kationen ..	193
c. Der gemeinsame Einfluss zweier Kationen	195
d. Der Einfluss einzelner Anionen	198
D. Diskussion	198
E. Der Einfluss von Ligaturen und KCN auf die Osmoregulation	207
VI. Ökologische Beobachtungen an <i>Berosus spinosus</i> in SW-Frankreich und Physiographie der Wohngewässer	210
Zusammenfassung, Summary und Résumé	221
Literaturverzeichnis	225

I. — EINLEITUNG

Zahlreiche physiologische Untersuchungen haben uns eine Fülle von Material über den Wasser- und Salzhaushalt aquatischer Organismen geliefert. Zusammenfassungen und Referate versuchen in kurzen Abständen einen kritischen Überblick über das Material zu geben z.B. RAMSAY, 1954; BEAMENT, 1954; BEADLE, 1957; REMANE & SCHLIEPER, 1958; SHAW & STOBART, 1963; KINNE, 1964b; POTTS & PARRY, 1964 u. a. Die Vielfalt der gewonnenen Erkenntnisse zeigt, dass offensichtlich verschiedene Mechanismen existieren, um die relative Konstanz des Innenmilieus (Körperflüssigkeit oder Zellinneres) zu garantieren, ohne die ein Leben unmöglich ist. Mehr und mehr verschiebt sich das Schwergewicht auf zellphysiologische Untersuchungen (RAMSAY, 1954) und auf die Erforschung von Detailfragen, wie Diffusion und aktiver Transport der wichtigsten Ionen, bzw. des Wassers, Energetik der Transportmechanismen und Ähnliches. Dabei konnte festgestellt werden, dass einzelnen Ionen eine bestimmte und bei fast allen Tieren gleiche Bedeutung zukommt, z. B. vermindert Kalzium im allgemeinen die Permeabilität der Membranen.

Andererseits ist bekannt, dass aquatische Organismen ganz bestimmte Ansprüche an den Chemismus ihrer Wohngewässer stellen. Nicht nur die Konzentration, sondern auch die ionale Zusammensetzung spielen dabei eine wichtige Rolle. Beide Faktoren beeinflussen das Innenmilieu in ganz bestimmter Weise und sind auch von einander abhängig. Das Innenmilieu eines Tieres entspricht nie dem Aussenmilieu. In gewissem Ausmaße sind alle untersuchten Organismen in der Lage die ionale Zusammensetzung ihrer Körperflüssigkeiten zu regeln. Ausserdem enthalten alle tierischen Körperflüssigkeiten neben den anorganischen Bestandteilen organische Substanzen. Selbst unter der Annahme, dass tierische Membranen ideal semipermeabel wären, käme es auf Grund der Konzentrationsunterschiede, bzw. des Donnangleichgewichtes zu Diffusion von Wasser oder einzelner Ionen. Nun verhalten sich aber alle tierische Membranen mehr oder weniger stark abweichend. Allen ist eine gewisse Permeabilität auch für Salze eigen, die von den verschiedensten Faktoren abhängig sein kann (DAWSON & DANIELLI, 1943; NETTER, 1951; HÖBER et al., 1948; HAAS, 1955; GIESE, 1957 u. a.). Entspricht der osmotische Druck des Aussenmilieus dem des Innenmilieus, d. h. sind die Gesamtkonzentrationen innen und aussen gleich, so findet keine Diffusion von Wasser statt. Es hängt in diesem Fall von der Zusammensetzung der die Membran umspülenden

Flüssigkeiten ab, welche Stoffe für eine Diffusion in Frage kommen — theoretisch alle, deren Innen- und Aussenkonzentration nicht gleich ist — und von der Membran, welche Stoffe tatsächlich diffundieren können. Der tierische Organismus, der bestrebt ist, sein Innenmilieu so konstant wie möglich zu erhalten, muß sich in diesem Fall nur von dem Eindringen, bzw. dem Verlust bestimmter Substanzen schützen. Dies sind in erster Linie Salze, da die Membranen für hochmolekulare Substanzen weitgehend impermeabel sind.

Anders dagegen liegen die Verhältnisse, wenn Innen- und Aussenmilieu nicht nur verschieden zusammengesetzt, sondern auch verschieden konzentriert sind. Zu der oben erwähnten Diffusion tritt für das Tier das Problem, eine übermäßige Verdünnung oder Eindickung des Innenmilieus zu verhindern, also dauernd eindringendes Wasser abzuschneiden, oder verlorengegangenes Wasser nachzuschaffen. Es muss daher eine Regulation vorhanden sein. Im Süßwasser, insbesondere in hartem Wasser wird diese Regulation unterstützt durch den relativ hohen Kalziumgehalt des Wassers, da das Kalzium die Permeabilität der Membranen verringert (s. o.; MACAN, 1961). Diese Eigenschaft ist nicht auf das Kalziumion beschränkt, doch ist es das weitaus wichtigste Ion mit dieser Eigenschaft und daher auch am häufigsten untersucht (z.B. HÖBER, 1917; Zusammenstellung SCHOFFENIELS & BACQ, 1963). Es stellte sich aber bald heraus, dass diese permeabilitätsverändernde Wirkung des Kalziumions unter anderen auch von den Begleitonen beeinflusst wird. Diese prinzipiell schon von RINGER (1882-1886), beobachtete Erscheinung, die seither Allgemeingut der Zellphysiologie geworden ist, hat auch für den in seinem natürlichem Milieu lebenden Organismus grosse Bedeutung. Viele Arbeiten befassen sich damit, die optimalen Mischungsverhältnisse verschiedener Salze für zahlreiche Tierarten festzustellen. Dabei wurden fast ausschliesslich marine oder Süßwasserorganismen verwendet und meist die Überlebensdauer als Kriterium gewählt (z.B. BERGER, 1929; HELFF, 1931; RUBINSTEIN et al., 1936; SHAW, 1960a, b, c). In manchen Fällen kann Kalzium durch andere Ionen ersetzt werden, doch sind die wirksamen Konzentrationen des Ersatzions meist höher und im Wechselspiel mit den anderen Ionen zeigen sich ganz andere Verhältnisse (HÖBER, 1917; SCHOFFENIELS & BACQ, 1963). Untersucht man Tiere, die unter extremen osmotischen Bedingungen leben, so können die Einflüsse der ionalen Zusammensetzung des Milieus entscheidend sein. Dies gilt besonders für die Bewohner von Binnenlandsalzgewässern, die oft stark konzentriert und an einzelnen Ionen angereichert sind. Physiologische Untersuchungen an solchen Tieren sind nicht sehr häufig, einzig *Artemia salina* ist bisher in ausgedehntem Maße Objekt solcher Untersuchungen geworden (in jüngster Zeit :

CROGHAN, 1958a, b, zitiert frühere Literatur). An anderen Tieren hyperhaliner Gewässer wurden bisher nur Krabben (GROSS, 1961; BARNES, 1967) und zwei Dipteren (BEADLE, 1939; RAMSAY, 1950; NEMENZ, 1960a, 1960b, 1960c) untersucht.

Die osmotische Belastung in hyperhalinen Gewässern kann ausserordentlich gross sein. Die Konzentrationsunterschiede zwischen Innen und aussen können einem osmotischen Druck bis zu 250 atm entsprechen (NEMENZ, 1960a) ! Dabei ist es unmöglich, diese Belastung durch Anpassung der Blutkonzentration an die Aussenkonzentration zu verringern, da die Konzentration der Haemolymphe einen bestimmten, nicht sehr hohen Wert nicht übersteigen darf, wenn keine irreversible Schädigung auftreten soll. Dazu kommt in praktisch allen Fällen ein starkes Schwanken der Konzentration das von den Tieren ertragen werden muss. Diese Konzentrationsschwankungen sind oft von Veränderungen des Chlormineralismus und starken Temperaturschwankungen begleitet (KINNE, 1956, 1964a). Im Great Salt Lake (Utah), ändert sich z. B. im Jahreslauf infolge Verdunstung und Niederschlägen die Konzentration : Im Laufe des Sommers fällt infolge Verdunstung NaCl aus, das durch die Herbst- und Winterregen wieder gelöst wird. Durch die winterliche Kälte wird der Löslichkeitskoeffizient für $MgSO_4$ unterschritten, so dass im Winter grosse Mengen dieses Salzes ausfallen, die sich bei Erwärmung wieder lösen. Der relative Gehalt dieser vier Ionen und die Gesamtkonzentration sind daher einem dauernden Wandel unterworfen.

Diese extremen Verhältnisse in hyperhalinen Gewässern liessen Untersuchungen an einem Vertreter einer anderen Insektenordnung als Dipteren interessant erscheinen, da immerhin die Möglichkeit bestand qualitative oder quantitative Unterschiede in der Art der Osmoregulation festzustellen. Es wurden die Larven von *Berosus spinosus* (Steph.) untersucht, einem Hydrophiliden, der nach der Literatur (WESENBERG-LUND, 1943; CHIESA, 1959) in « brackigen bis hypersalinen Gewässern » lebt. Die untersuchten Tiere stammten aus dem Etang du Dou, Aude (Frankreich), die Untersuchungen wurden durchgeführt im Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, Pyr.-Orient.

* Ich möchte an dieser Stelle allen danken, die meine Arbeit unterstützt haben. In erster Linie Herrn Professor Dr. W. KÜHNELT, Wien, der mir Urlaub gewährte, vielfältige Unterstützungen zukommen liess und meine Arbeit mit Interesse verfolgte, den Leitern des Laboratoire Arago Herrn Prof. P. DRACH und Prof. G. PERRI, Banyuls, die die Einrichtungen des Laboratoire zur Verfügung stellten sowie den stets hilfsbereiten Damen und Herrn des Labotoire Arago. Herrn Prof. PERRI danke ich ausserdem für manche Anregung und Diskussion. Finanzielle Unterstützungen erhielt ich vom Oesterreichischen Bundesministerium für Unterricht in Zusammenarbeit mit dem österr. Kulturinstitut in Paris, dem Dr.-Theodor-Körner-Stiftungsfond und dem Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. Bei der Analyse der Wasserproben waren mir die Herrn Prof. KINZEL, Doz. Dr. H. LÖFFLER und Fr. F. PÉLZER behilflich.

II. — MATERIAL UND METHODE

Der osmotische Druck der Haemolymphe der Larven wurde kryoskopisch nach der Methode von GROSS (1954) bestimmt. Im Vergleich zu früheren Untersuchungen (NEMENZ, 1960a) wurde die Methode leicht verändert.

Die erwachsenen Larven von *Berosus spinosus* wurden in Wasser aus dem natürlichen Milieu ins Labor gebracht und dort bis zur Verwendung in Etang-Wasser mit Algen (*Enteromorpha* sp.) in Glascshalen bei Zimmertemperatur (+ 22-30 °C) gehalten. Zur Untersuchung wurden sie mit Zellstoff abgetrocknet, mit destilliertem Wasser gespült, nochmals mit Zellstoff getrocknet und in die vorbereiteten Lösungen gelegt. Die Schalen mit den Versuchslösungen (etwa 100 ml) wurden mit jeweils 8 Larven beschickt und blieben der Zimmertemperatur ausgesetzt, nur in einzelnen Fällen wurde das Verhalten bei tieferer Temperatur in einem belichteten Eiskasten untersucht, dessen Temperatur von + 4° - + 7 °C schwankte. Im Durchschnitt herrschte + 5 °C. Nach Beendigung des Versuches wurden die Larven herausgenommen und wie oben angegeben getrocknet, gewaschen und wieder getrocknet. Durch Einstecken einer ca. 8 cm langen Kapillare in das Dorsalgefäß wurde die Haemolymphe entnommen, durch Schütteln soweit in die Kapillare geschlagen, dass etwa 2 cm am Ende frei waren und hierauf beide Enden mit Plastellin verschlossen. Kapillaren mit trübem Inhalt wurden verworfen, ebenso undicht verschlossene. Bei Füllung der Kapillaren wurde darauf geachtet, dass die Länge und der Durchmesser der Kapillaren gleich war und sie gleich viel Flüssigkeit enthielten. Als Vergleichslösungen wurden NaCl-Lösungen genau bekannter Konzentration verwendet, die auf die gleiche Weise in Kapillaren gefüllt wurden.

Zur Untersuchung der Wirkung einzelner Ionen wurden diese entweder allein geboten, oder sie wurden einer 20 %igen NaCl-Lösung zugesetzt. Die Tiere waren also einem starken osmotischen Gefälle ausgesetzt, das durch die meist relativ geringen Mengen der anderen Ionen nicht sehr stark in der Konzentration verändert wurde. Bei länger dauernden Experimenten wurden die Lösungen mindestens einmal wöchentlich erneuert. Die Ergebnisse werden in den Kurven als

Mittelwerte $\pm \frac{\sigma}{\sqrt{N}}$ dargestellt. Zur Untersuchung der Transpiration

wurden die Tiere bei Zimmertemperatur in einem Exikator verschiedenen Luftfeuchtigkeiten ausgesetzt, die mittels übersättigter Salzlösungen konstant gehalten wurden. Die Transpiration wurde gravimetrisch gemessen.

III. — ÜBERLEBENSDAUER IN VERSCHIEDENEN MEDIEN

Die Unempfindlichkeit der Larven gegenüber der Konzentration und der Zusammensetzung des Aussenmediums ist sehr groß. Zu Überlebens-

experimenten wurden je 10 Larven bei Zimmertemperatur (etwa 22 °C) ohne Futter in Schalen mit je 200 ml Lösung gebracht und in kurzen Abständen kontrolliert. Tote Tiere wurden bei erster Gelegenheit entfernt. Als Kontrollversuch diente eine gleiche Schale in der die Tiere mit Futter im Etang-Wasser waren. Die verwendeten Lösungen und die Ergebnisse sind in Tab. 1 zusammengestellt.

Die Larven lebten in allen Lösungen mindestens 5 Tage, in den Lösungen 1-7 bis zu 56 Tagen. In $MgSO_4$ -Lösungen war deutlich eine erhöhte Aktivität zu beobachten, die Tiere befanden sich fast dauernd in Bewegung, ohne dass dadurch die Lebensdauer merklich verkürzt wurde. Bei den $NaCl$ -Lösungen ist der Einfluss der Konzentration deutlich: in der 6,5 % Lösung lebten die Larven bis zum 27. Tag, in der 10 % Lösung bis zum 21. Tag, bevor die ersten Tiere starben. In der 15 % bzw. 20 % Lösung dagegen, starben die ersten Tiere bereits nach 5 bzw. 9 Tagen und am 25., bzw. 27. Tag waren alle tot. Diese beiden Lösungen wirkten fast gleich, im Gegensatz zu den Lösungen 8 und 9, die eine deutliche Zunahme ihrer Wirkung mit steigender Konzentration erkennen liessen.

Eine ähnlich konzentrationsabhängige Wirkung zeigten auch die Na_2SO_4 -Lösungen: in der 3 % Lösung begann sich ein toxischer Effekt nach 9 Tagen zu zeigen, in der 10 % Lösung nach 16 Tagen, und in der 20 % Lösung nach ca 13 Tagen. Das Absterben geht in der 3 % Lösung etwas langsamer vor sich, als in den stärkeren Lösungen. Die stärkste toxische Wirkung hatte die KCl -Lösung, in der die ersten Tiere nach 7 Tagen starben und alle 10 Larven nach 10 Tagen tot waren. (vergl. HAAS & STRENZKE, 1957a und b).

Es zeigt sich also, dass die Larven gegen hypotonische Lösungen sehr unempfindlich sind, da sie sogar im destillierten Wasser 1 1/2 Monate leben. Die Konzentration der Lösung allein, also der osmotische Gradient spielt keine so grosse Rolle. Dies zeigt der Versuch mit Glykose, die etwa meerwasser-isotonisch gewählt wurde und dennoch relativ bald zum Tode führte, während die Tiere im Meerwasser weiterlebten. Ausserdem findet man, dass sowohl die Kationen, als auch die Anionen eine Wirkung entfalten. Dies geht aus dem Vergleich der Paare: KCl - $NaCl$, $NaCl$ - Na_2SO_4 , Na_2SO_4 - $MgSO_4$ hervor. Ordnet man die verwendeten Salze nach ihrer toxischen Wirkung, so ergibt sich folgende Reihe: $KCl > Na_2SO_4 > NaCl > MgSO_4$. Die Reihung gilt nur für die einfachen Salzlösungen, denn bei Mischungen wirkt sich, wie noch gezeigt werden wird, der Antagonismus der einzelnen Ionen aus.

Die einzige untersuchte binäre Mischung, $NaCl$ 20 % + $CaCl_2$ 0.4 % zeigt eine geringe (nicht signifikante) Erhöhung der Lebensdauer gegenüber der korrespondierenden einfachen Lösung.

Die Widerstandsfähigkeit gegenüber hypotonischen Lösungen ist

bei den meisten Insekten nachgewiesen worden, die in stark konzentriertem Salzwasser leben, selbst dann, wenn die Larven aktiv salziges Wasser aufsuchen, wie es PING (1921) bei *Ephydra subopaca* nachweisen konnte (vergl. z. B. SUTCLIFFE, 1960; SHAW & STOBART, 1963). Ueberlebensversuche an salzwasserbewohnenden Insektenlarven in reinen Salzlösungen scheinen noch nicht durchgeführt worden zu sein, meist wird mit verschiedenen Verdünnungsreihen des natürlichen Gewässers gearbeitet. Reine Salzlösungen verwendete CROGHAN (1958a) bei *Artemia salina*. Obwohl *Artemia* in viel stärker konzentrierten natürlichen Gewässern vorkommt, als *Berosus*, überlebt sie den Aufenthalt in reinen Salzlösungen viel schlechter, was auf die beträchtliche Permeabilität des Tieres zurückzuführen ist. Ein dauernder Aufenthalt in destilliertem Wasser ist für *Artemia salina* unmöglich. NaSO_4 in etwa gleicher Konzentration ist für *Artemia* viel weniger giftig als für *Berosus*. KCl wirkt etwa gleich, es ist das giftigste der von CROGHAN und mir untersuchten Salze. Das gleiche Ergebnis lässt sich auch an Süßwassertieren zeigen: HELFF (1931) fand, dass KCl in allen Konzentrationen seine Versuchstiere (*Astacus clarkii*) tötete, während die NaCl-Lösungen ein viel längeres Leben gestatteten, ein Befund, der auch von PORA & STOICOVICI (1961a) an *Gammarus pulex* bestätigt wurde.

IV. — RESISTENZ GEGENÜBER AUSTROCKNUNG

Die Larven von *Berosus spinosus* entwickeln sich im Wasser, die verpuppungsreifen Altlarven graben sich in die feuchte Ufererde ein. Gelegentlich kann man Larven unter den ausgeworfenen Algen des Spülsaumes antreffen und wenn ein Tümpel austrocknet so bleiben sie unter dem Algenschlamm noch lange am Leben. Untersuchungen über das Transpirationsverhalten scheinen noch völlig zu fehlen. Die durchgeführten Transpirationsexperimente zeigen, dass die Tiere bei der unter normalen Umständen stets vorhandenen hohen Feuchtigkeit eine gewisse Zeit leben können, andererseits geben sie einen Hinweis für die Wasserdurchlässigkeit der Körperoberfläche. Der osmotische Gradient, dem ein Tier in stark hyperotonischen Lösungen ausgesetzt ist, lässt sich entfernt mit einer Austrocknung vergleichen, bei der ebenfalls durch die Körperoberfläche Wasser abgegeben wird. Diesem Vorgang wird nun mehr oder weniger Widerstand entgegengesetzt, entweder aktiv durch einen Regulationsmechanismus, oder passiv durch eine undurchlässige Kutikula.

Es wurden jeweils 6 Larven Feuchtigkeiten von 100 %, 92 %, 76 %, 55 %, und 35 % r. F. ausgesetzt. Die Luftfeuchtigkeiten wurden durch

übersättigte Lösungen folgender Substanzen erhalten: destilliertes Wasser, $\text{Na}_2\text{CO}_3 \times 10 \text{H}_2\text{O}$, KCl , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \times 4 \text{H}_2\text{O}$ und $\text{CaCl}_2 \times 6 \text{H}_2\text{O}$. Die prozentuelle Abnahme des Körpergewichts ist in den Kurven der Abb. 1-5 dargestellt.

Bei 100 % r. F. zeigt sich über längere Zeit keine auf Transpiration zurückführbare Gewichtsabnahme. Die durchschnittliche stündliche Gewichtsabnahme in 104 Stunden (bis zum Abbruch des Experiments) betrug etwa 0,06 % /h was auf Verbrauch der Reservestoffe der äusserst aktiven Tiere zurückgeführt werden kann. Die starken Anfangsschwankungen der Kurve sind durch die Störungen während der Wägung bedingt. Wird der Zeitraum zwischen zwei Wägungen vergrössert, so verläuft die Kurve ebenmässiger, da die Tiere seltener einer starken Austrocknung während der Wägung ausgesetzt sind (Abb 1). Bei den hohen Luftfeuchtigkeiten, 92 und 76 % r. F. ist die Gewichtsabnahme fast gleich (0,54 bzw. 0,50 %/h) und so klein, dass die Larven über längere Zeit leben können. So sterben bei 92 % r. F. die meisten Tiere erst nach rund 100 Stunden, bei 96 % r. F. nach etwa 110 Stunden (Abb. 2, 3).

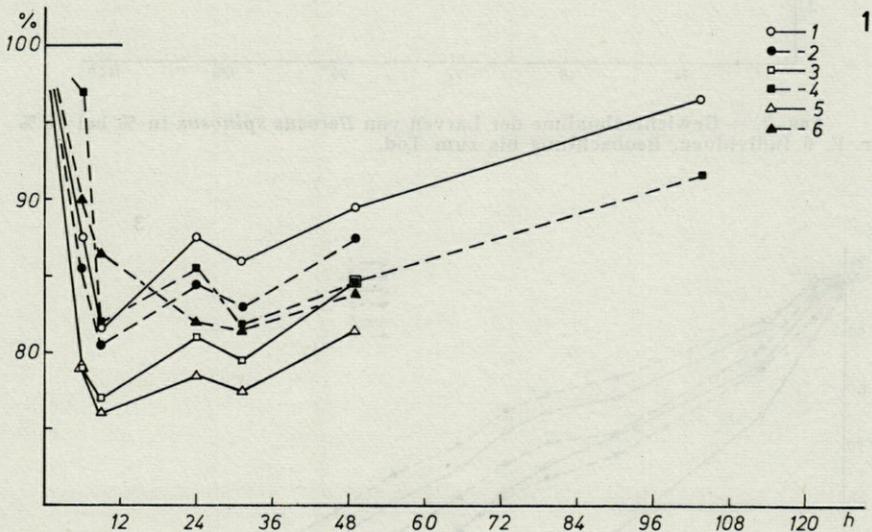


ABB. 1. — Gewichtsabnahme der Larven von *Berosus spinosus* in % bei 100 % r. F. 6 Individuen (1-6) in den ersten 24 Stunden wurden mehr Beobachtungen durchgeführt als eingezeichnet sind.

Bei geringerer r. F. ändert sich das Bild sehr deutlich (Abb. 4, 5). Die durchschnittliche Gewichtsabnahme steigt bei 55 % r. F. auf 2,3 %/h, bei 35 % r. F. sogar auf 7,7 %/h. Die Lebensdauer sinkt sehr stark: bei 55 % r. F. sterben die meisten Larven in

etwa 20 - 24 Stunden, bei 35 % r. F. tritt der Tod sogar schon nach 3 - 14 Stunden ein. Auch die Aktivität ist sehr gering. Zwischen 55 % und 76 % r. F. liegt also ein kritischer Wert bei dessen

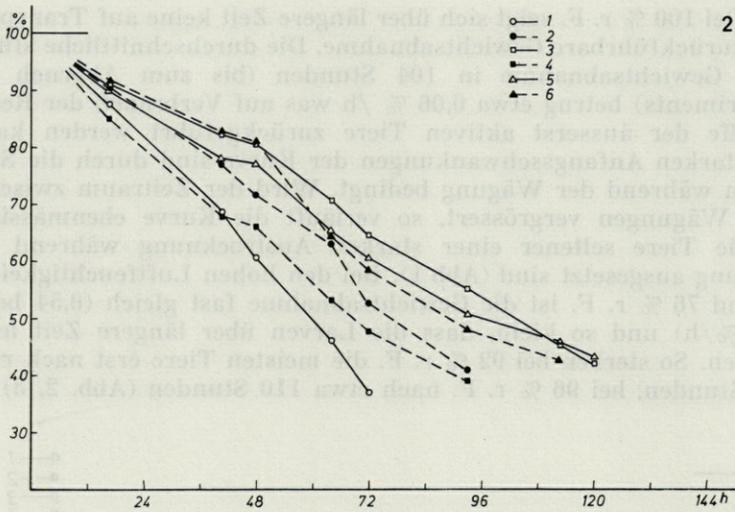


ABB. 2. — Gewichtsabnahme der Larven von *Berosus spinosus* in % bei 92 % r. F. 6 Individuen. Beobachtung bis zum Tod.

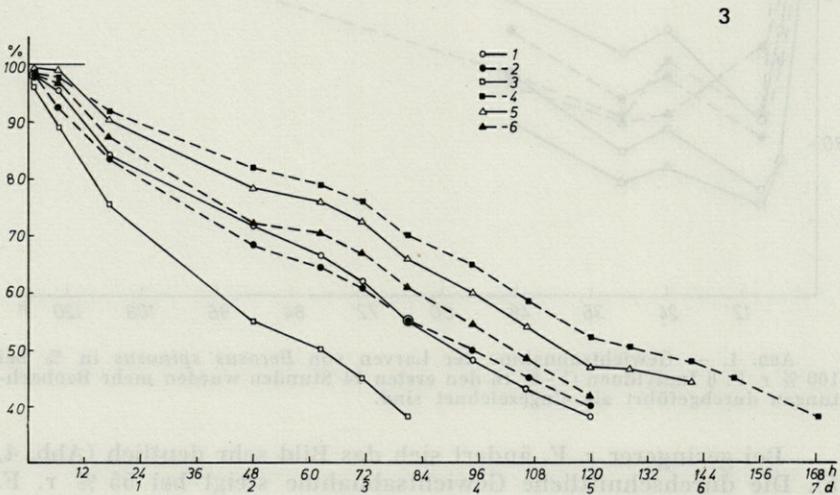


ABB. 3. — Gewichtsabnahme der Larven von *Berosus spinosus* in % bei 76 % r. F. 6 Individuen. Beobachtung bis zum Tod.

Unterschreitung die Transpiration so gross wird, dass die Lebensdauer der Tiere rapide abnimmt. Die starke Streuung der Werte bei der geringsten Feuchtigkeit (35 % r. F.) ist auffallend und weist

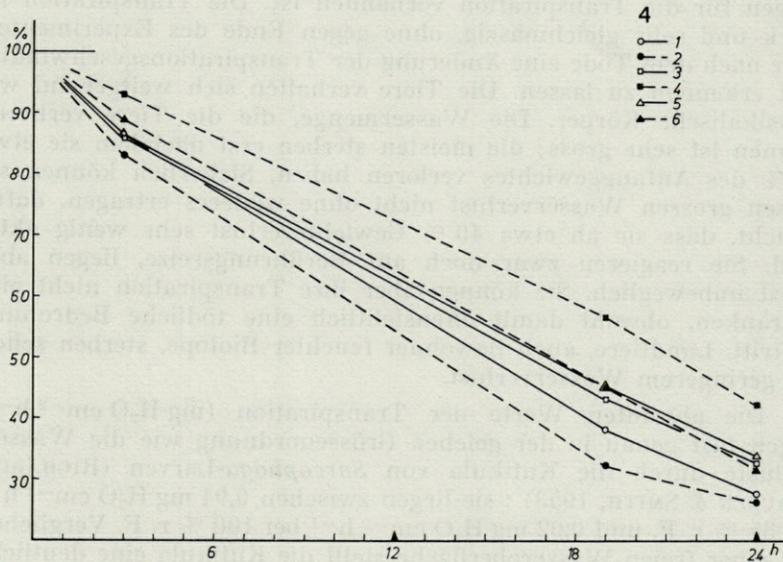


ABB. 4. — Gewichtsabnahme der Larven von *Berosus spinosus* in % bei 55 % r. F. 6 Individuen. Beobachtung bis zum Tod.

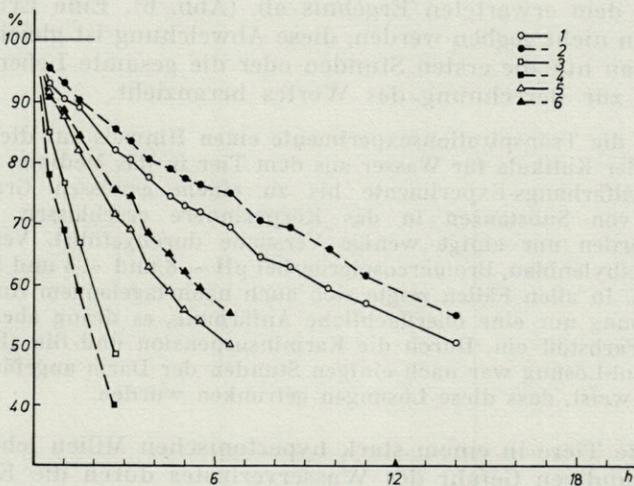


ABB. 5. — Gewichtsabnahme der Larven von *Berosus spinosus* in % bei 35 % r. F. 6 Individuen. Beobachtung bis zum Tod.

darauf hin, dass diese Trockenheit das Tier von Anfang an schwer schädigte.

Diese Experimente zeigen, dass kein aktives Regulationsvermögen für die Transpiration vorhanden ist. Die Transpiration ist stark und sehr gleichmässig, ohne gegen Ende des Experimentes, oder nach dem Tode eine Änderung der Transpirationsgeschwindigkeit erkennen zu lassen. Die Tiere verhalten sich weitgehend wie physikalische Körper. Die Wassermenge, die die Tiere verlieren können ist sehr gross; die meisten sterben erst nachdem sie etwa 60 % des Anfangsgewichtes verloren haben. Sicherlich können sie diesen grossen Wasserverlust nicht ohne weiteres ertragen, dafür spricht, dass sie ab etwa 40 % Gewichtsverlust sehr wenig aktiv sind. Sie reagieren zwar noch auf Berührungsreize, liegen aber sonst unbeweglich. Sie können aber ihre Transpiration nicht einschränken, obwohl damit offensichtlich eine tödliche Bedrohung auftritt. Landtiere, auch Bewohner feuchter Biotope, sterben schon bei geringerem Wasserverlust.

Die absoluten Werte der Transpiration ($\text{mg H}_2\text{O cm}^{-2} \text{h}^{-1}$) liegen fast genau in der gleichen Grössenordnung wie die Wasserverluste durch die Kutikula von *Sarcophaga*-Larven (RICHARDS, CLAUSEN & SMITH, 1953) : sie liegen zwischen $0,94 \text{ mg H}_2\text{O cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ bei 35 % r. F. und $0,02 \text{ mg H}_2\text{O cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ bei 100 % r. F. Verglichen mit einer freien Wasseroberfläche stellt die Kutikula eine deutliche Transpirationsbarriere dar. Erstaunlich gut ist die Übereinstimmung der gefundenen Werte für $\log \% \text{ Abnahme/h}$ gegen r. F. mit einer Exponentialfunktion, nur der Wert für 92 % r. F. weicht stark von dem erwarteten Ergebnis ab. (Abb. 6). Eine Erklärung dafür kann nicht gegeben werden, diese Abweichung ist gleich gross, egal ob man nur die ersten Stunden oder die gesamte Lebensdauer der Tiere zur Berechnung des Wertes heranzieht.

Geben die Transpirationsexperimente einen Hinweis auf die Durchlässigkeit der Kutikula für Wasser aus dem Tier in das Medium, so kann durch Vitalfärbungs-Experimente bis zu einem gewissen Grade die Diffusion von Substanzen in das Körperinnere erschlossen werden. Hierzu wurden nur einige wenige Versuche durchgeführt. Verwendet wurden Methylenblau, Bromcreosolgrün bei $\text{pH} \sim 8$ und ~ 3 und Karmin-suspension. In allen Fällen zeigte sich auch nach tagelangem Aufenthalt in der Lösung nur eine oberflächliche Anfärbung, es drang aber nichts von dem Farbstoff ein. Durch die Karmin-suspension und die alkalische Bromcreosol-Lösung war nach einigen Stunden der Darm angefärbt, was darauf hinweist, dass diese Lösungen getrunken wurden.

Da die Tiere in einem stark hypertonen Milieu leben sind sie der ständigen Gefahr des Wasserverlustes durch die Kutikula ausgesetzt, während andererseits Salze durch die Kutikula einzudringen drohen. Da die Kutikula, wie schon mehrfach nachgewiesen

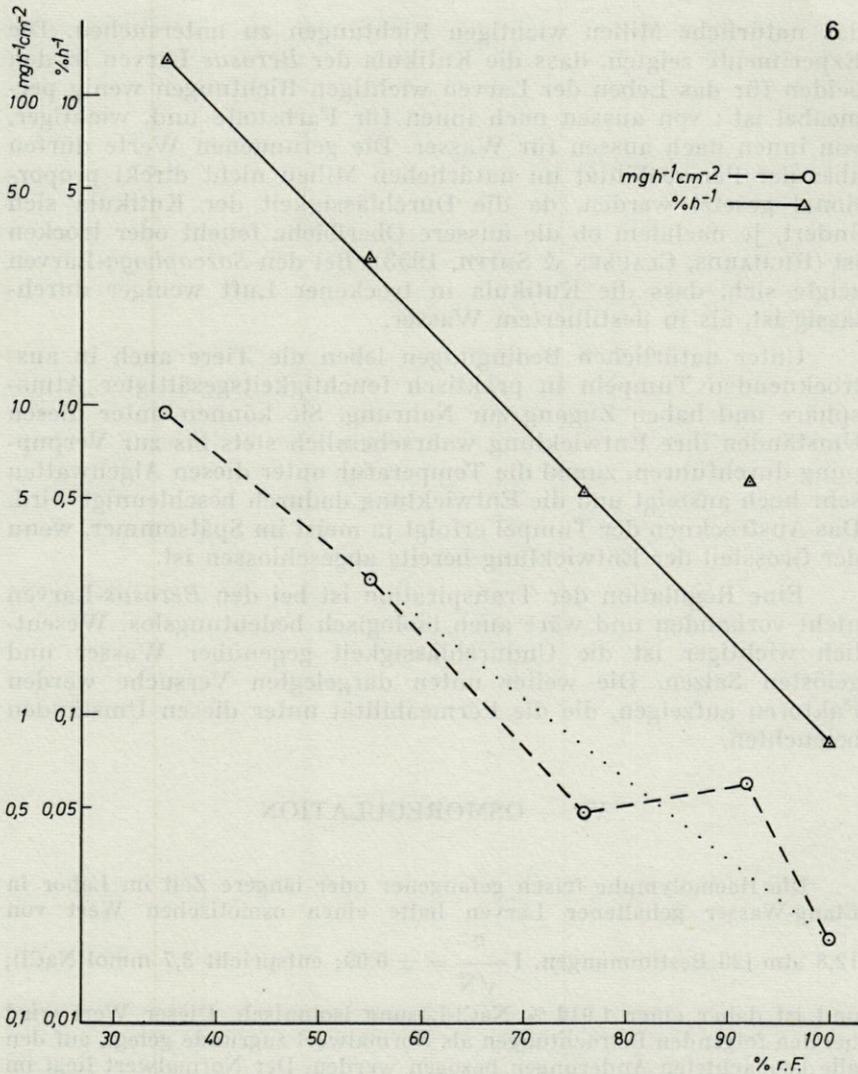


ABB. 6. — Transpiration der Larven von *Berosus spinosus* in Abhängigkeit von der r. F. Strichlierte Kurve: Absolutwerte $\text{mgH}_2\text{O}/\text{cm}^2$ Oberfläche/h, Durchschnittswerte von je 6 Tieren. Ausgezogene Kurve: prozentuelle Abnahme pro h, Durchschnittswerte von je 6 Tieren.

(z. B. BEAMENT, 1945, 1954; RICHARDS, CLAUSEN & SMITH, 1953 und SHAW, 1955a) eine sehr unterschiedliche polare Durchlässigkeit besitzt, die nicht nur von ihrer Struktur oder ihrer Dicke abhängt, sondern mehr noch von den physikalischen Eigenschaften der Wachs- oder Lipoidschicht, genügt es, die Permeabilität in den für

das natürliche Milieu wichtigen Richtungen zu untersuchen. Die Experimente zeigten, dass die Kutikula der *Berosus* Larven in den beiden für das Leben der Larven wichtigen Richtungen wenig permeabel ist: von aussen nach innen für Farbstoffe und, wichtiger, von innen nach aussen für Wasser. Die gefundenen Werte dürfen aber der Permeabilität im natürlichen Milieu nicht direkt proportional gesetzt werden, da die Durchlässigkeit der Kutikula sich ändert, je nachdem ob die äussere Oberfläche feucht oder trocken ist (RICHARDS, CLAUSEN & SMITH, 1953). Bei den *Sarcophaga*-Larven zeigte sich, dass die Kutikula in trockener Luft weniger durchlässig ist, als in destilliertem Wasser.

Unter natürlichen Bedingungen leben die Tiere auch in austrocknenden Tümpeln in praktisch feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre und haben Zugang zur Nahrung. Sie können unter diesen Umständen ihre Entwicklung wahrscheinlich stets bis zur Verpupung durchführen, zumal die Temperatur unter diesen Algenwatten sehr hoch ansteigt und die Entwicklung dadurch beschleunigt wird. Das Austrocknen der Tümpel erfolgt ja meist im Spätsommer, wenn der Grossteil der Entwicklung bereits abgeschlossen ist.

Eine Regulation der Transpiration ist bei den *Berosus*-Larven nicht vorhanden und wäre auch biologisch bedeutungslos. Wesentlich wichtiger ist die Undurchlässigkeit gegenüber Wasser und gelösten Salzen. Die weiter unten dargelegten Versuche werden Faktoren aufzeigen, die die Permeabilität unter diesen Umständen beleuchten.

V. — OSMOREGULATION

Die Haemolympe frisch gefangener oder längere Zeit im Labor in Etang-Wasser gehaltener Larven hatte einen osmotischen Wert von 12,8 atm (20 Bestimmungen, $I \frac{\sigma}{\sqrt{N}} = \pm 0.09$; entspricht 3,7 mmol NaCl),

und ist daher einer 1,914 % NaCl-Lösung isotonisch. Dieser Wert wird bei den folgenden Betrachtungen als Normalwert zugrunde gelegt, auf den alle beobachteten Änderungen bezogen werden. Der Normalwert liegt im Bereich dessen, was bisher von Käfern bereits bekannt war (BUCK, 1953), wenn auch an der oberen Grenze der in der Literatur angegebenen Werte.

Im Zuge der Experimente wurden die Tiere sowohl schwächer als auch stärker konzentrierten Lösungen ausgesetzt, sie mussten also ihren Innendruck hyper- oder hypotonisch regulieren. Unter normalen Bedingungen kommt für die Tiere nur eine Hyporegulation in Frage, da das Aussenmilieu stets wesentlich konzentrierter ist (etwa 5-7 % NaCl). Die Frage, in wie weit es sich bei einem hypotonischen Aussenmilieu noch um ein biologisch bedeutsames Medium handelt, soll weiter unten behandelt werden, hier interessiert nur die Regulationsfähigkeit.

A) OSMOREGULATIONEN IN HYPOTONISCHEN LÖSUNGEN

Verbringt man die Tiere in destilliertes Wasser so sinkt der osmotische Wert der Haemolymphe mit der Zeit ab (Abb. 7). Bei einem Wert von etwa 8-9 atm stellt sich ein neuer Gleichgewichtszustand ein der über längere Zeit gehalten werden kann. Dieser neue Gleichgewichtszustand ermöglicht es den Tieren fast 2 Monate aktiv im destillierten Wasser am Leben zu bleiben, wie die Überlebensversuche (p. 184) gezeigt haben. Die Abnahme der Konzentration erfolgt nicht ganz gleichmässig, in den ersten Stunden ist sie stärker als etwas später. Im fließenden, destillierten Wasser, in dem eine Anreicherung der aus den Tieren ausgewaschenen Substanzen verhindert wird, stellt sich dieser neue Gleichgewichtszustand etwas früher ein (Abb. 7), die Endkonzentration ist etwa gleich. Bei dieser Kurve zeigt sich zu Beginn eine stärkere Unregelmässigkeit des Kurvenverlaufes als bei der ersten, jedoch ist die Abnahme auch hier in den ersten 10 Stunden stärker als später. Die anfänglichen Unregelmässigkeiten im Kurvenverlauf lassen darauf schliessen, dass der neue Wert nicht nur durch Eindringen des Wassers oder Salzverlust erreicht wird. Bei dem neuen Wert von etwas über 8 atm wird ein neues Gleichgewichtsverhältnis erreicht. Der Wert von 8,2 atm, der im fließenden destillierten Wasser erreicht wurde, stellt den untersten beobachteten Wert dar und liegt gut im Bereich der bisher bei anderen Insekten, besonders Käfern, beobachteten Werte (BUCK, 1953). Es ist nicht möglich die Innenkonzentration der Tiere weiter abzusenken.

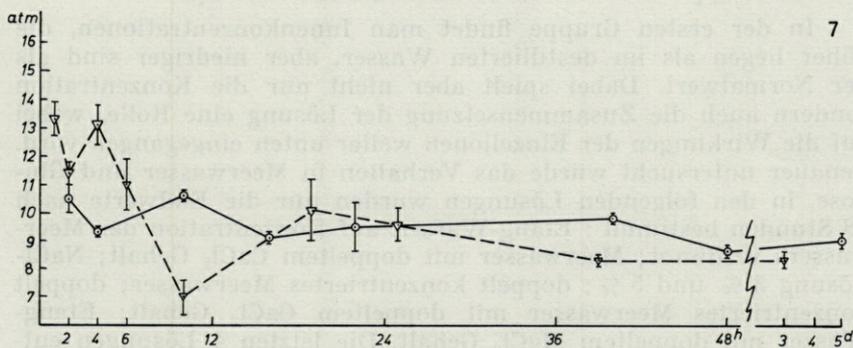


ABB. 7. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in hypotonischen Lösungen. Ausgezogene Kurve : destilliertes Wasser. Strichlierte Kurve : fließendes destilliertes Wasser. 23 °C.

Im nicht gewechselten destillierten Wasser stellt sich durch die geringen sich im Aussenmedium ansammelnden Salzmen gen ein etwas höheres Gleichgewicht ein, als im fließenden destillierten Wasser. Diese schrittweise Verschiebung des Gleichgewichts fand schon SHAW (1959) bei *Astacus pallipes*. Dieser gibt in deionisiertem Wasser Na^+ an das Wasser ab, bis ein Gleichgewichtszustand erreicht wird. Diese Na-Abgabe lässt sich schrittweise wiederholen bis ein Zustand erreicht wird, wo trotz weiterer Auslaugung kein Na mehr abgegeben wird, sondern ein endgültiger Gleichgewichtszustand erreicht ist, den SHAW "minimum equilibrium concentration" nennt. Bei Insekten ist es dagegen nicht möglich das gesamte Na auszulaugen wie schon früher bei *Aedes aegypti* (TREHERNE, 1954) und *Ephydra cinerea* (NEMENZ, 1960b) nachgewiesen wurde. Der Verlauf der Na-Abnahme bei *Aedes aegypti* ist der Änderung der Innenkonzentration bei *Berosus* fast völlig gleich. Da nun aber die Innenkonzentrationsabnahme nicht nur von den Ionen, sondern auch von den Aminosäuren abhängt (siehe unten) kann man annehmen, dass beide proportional an der Konzentrationsabnahme beteiligt sind.

B) OSMOREGULATION IN HYPERTONISCHEN LÖSUNGEN

Unter den für *Berosus* Larven bluthypertonischen Aussenmedien lassen sich zwei Gruppen unterscheiden: Lösungen die schwächer oder gleich konzentriert sind als das normale Milieu und stärker konzentrierte. Bei der ersten Gruppe sinkt der osmotische Wert der Haemolymphmeist unter den Normalwert, bei der zweiten Gruppe kann er beträchtlich darüber ansteigen.

In der ersten Gruppe findet man Innenkonzentrationen, die höher liegen als im destillierten Wasser, aber niedriger sind als der Normalwert. Dabei spielt aber nicht nur die Konzentration sondern auch die Zusammensetzung der Lösung eine Rolle, wobei auf die Wirkungen der Einzelionen weiter unten eingegangen wird. Genauer untersucht wurde das Verhalten in Meerwasser und Glukose, in den folgenden Lösungen wurden nur die Endwerte nach 48 Stunden bestimmt: Etang-Wasser, auf Konzentration des Meerwassers verdünnt; Meerwasser mit doppeltem CaCl_2 Gehalt; NaCl-Lösung 3 % und 5 %; doppelt konzentriertes Meerwasser; doppelt konzentriertes Meerwasser mit doppeltem CaCl_2 Gehalt; Etang-Wasser mit doppeltem MgCl_2 Gehalt. Die letzten 4 Lösungen entsprechen in ihrer Konzentration weitgehend dem Etang-Wasser, die anderen sind etwa halb so konzentriert, nur die 5 % NaCl-Lösung steht beiläufig in der Mitte.

TAB. 2

Mittelwerte der Innenkonzentration von *Berosus spinosus*-Larven
in verschiedenen Medien nach 48 h

Medium	Innenkonzentration	$\pm \frac{\sigma}{\sqrt{N}}$
Aqua dest.	8,6	0,2
Meerwasser	10,3	0,5
Meerwasser + CaCl ₂	10,3	0,5
Etangwasser, verdünnt auf 1/2	9,9	0,5
Etangwasser	12,8	0,1
2x Meerwasser	9,5	1,3
2x Meerwasser + CaCl ₂	10,5	0,2
Etangwasser + MgCl ₂	10,1	1,2
Na Cl 3 %	8,9	0,1
NaCl 5 %	9,8	0,1
Glukose 22 %	10,1	0,2

Wie Tab. 2 zeigt, liegt die Innenkonzentration in allen diesen Lösungen unter dem Normalwert. Die Streuung ist in den meisten Fällen klein, nur durch grössere Mengen von Mg wird sie vergrößert. Auffallend ist, dass trotz der Verschiedenheit der Lösungen alle Innenkonzentrationen zwischen 9,5 und 10,5 atm liegen. Nur die Werte in der 3 % NaCl-Lösung (und im destillierten Wasser) liegen darunter, die im Etang-Wasser darüber.

Die Konzentrationsabnahme erfolgt einigermaßen gleichmässig, wie man aus Abb. 8 ersehen kann. Im Meerwasser sinkt der Innendruck schnell auf 12 atm und nähert sich dann 10 atm. Einzelbeobachtungen nach 5 Tagen zeigen, dass ein weiteres Absinken nicht mehr stattfindet, der Gleichgewichtszustand wird also bei etwa 10,0 - 10,5 atm erreicht.

Dass es sich dabei tatsächlich um eine Wirkung der Konzentration im Sinne einer osmotisch wirksamen Konzentration handelt und nicht um Ionenwirkungen, zeigt sich, wenn man statt der Elektrolytlösung eine 22 % Glukoselösung als Aussenmedium verwendet (Abb. 8). Der sich einstellende Gleichgewichtszustand liegt auf

gleicher Höhe wie im isotonischen Meerwasser. Der niedrigere Wert wird etwas früher erreicht als in der Elektrolytlösung, im Verlauf erinnert die Kurve an diejenige im destillierten Wasser (Abb. 7) : auf ein anfängliches Schwanken der Werte stellt sich der neue Gleichgewichtszustand nach etwa einem halben Tag ein und wird dann ziemlich stabil gehalten. Diese Ähnlichkeit der beiden Kurven ist nicht zufällig. Die Glukoselösung enthält ebenso keine Ionen wie das destillierte Wasser, dem daher der Kurvenverlauf gleicht; der neue Gleichgewichtszustand liegt aber etwas höher, was vielleicht auf die osmotische Wirksamkeit der Glukose zurückzuführen ist.

Steigert man die Konzentration einer als Aussenmedium vorliegenden NaCl-Lösung, so steigt auch die Innenkonzentration (Tab. 2, Abb. 9). Dieser Anstieg erfolgt aber nicht so gleichmässig, wie zu erwarten wäre. Die schwächste Na-Cl-Lösung führt zu einer Innenkonzentration, die nur wenig über der im destillierten Wasser liegt (8,9 atm, im destillierten Wasser 8,6 atm, Unterschied nicht signifikant). In der 5 % NaCl-Lösung findet man 9,7 atm und erreicht in der 7,5 % NaCl-Lösung ein neues Gleichgewichtsniveau, das etwa bei 11 atm liegt (7,5 % : 10,9 atm, 10 % : 10,7 atm und 12,5 % : 10,8 atm, Unterschiede nicht signifikant). Steigert man die Aussenkonzentration weiter so erreicht die Innenkonzentration bei 15 % NaCl ein neues Niveau über 12 atm (12,3), fast den Normalwert. Eine noch weitere Steigerung führt zu keiner wesentlichen Änderung : bei 20 bzw. 25 % findet man eine Innenkonzentration von 13,2 bzw. 12,9 atm. Man kann also mit Berechtigung annehmen, dass damit ein neues Gleichgewichtsniveau gefunden wurde, das bei den höchsten möglichen Konzentrationen erhalten werden kann. Sehr auffallend ist, dass der Normalwert erst bei einer so hohen NaCl Konzentration (15 %) erreicht wird, die Konzentration im Etang ist ja viel geringer.

Die Tiere zeigen also eine deutliche hypotonische Regulation, ausser im destillierten Wasser, in dem sie hypertonisch regulieren. Die Blutkonzentration wird einigermaßen konstant gehalten. Ähnliches ist auch von anderen Bewohnern hyperhaliner Gewässer bekannt, wie der Larve von *Aedes detritus* (BEADLE, 1939), *Ephydra riparia* (SUTCLIFFE, 1960), *Ephydra cinerea* (NEMENZ, 1960a, b) und *Limnephilus affinis* (SUTCLIFFE, 1961). Unter den extremsten Aussenkonzentrationen bricht das Regulationsvermögen nach einiger Zeit zusammen (Tab. 1), wie es auch bei den anderen Arten, ausser *Ephydra cinerea*, beobachtet wurde. Bei den bisher untersuchten Süswasserarten wird etwa bis zum isosmotischen Punkt hypertonisch reguliert, darüber steigt der Innendruck mit dem Aussen- druck (z. B. SUTCLIFFE, 1960). Die Salzwasserarten zeigen teils eine geringe Unabhängigkeit von der Aussenkonzentration, wie *Limnephilus affinis*, oder eine grössere wie *Aedes detritus* oder sind über

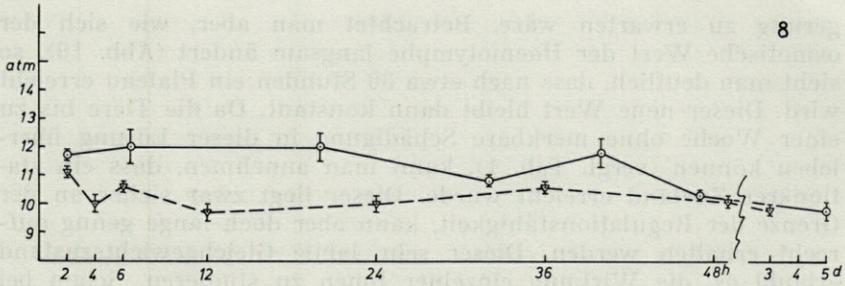


ABB. 8. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in Meerwasser (augezogene Kurve) und Glukose-Lösung (strichliert).

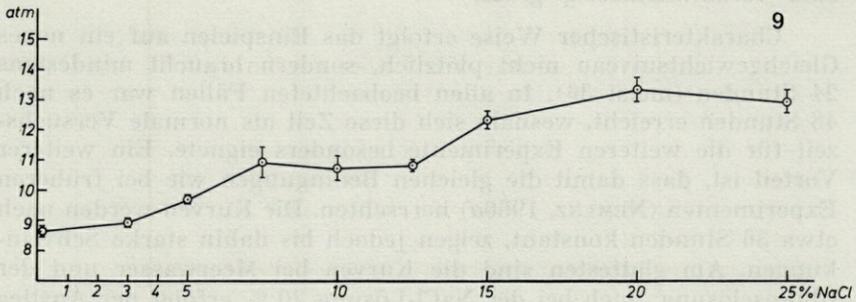


ABB. 9. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in NaCl-Lösungen steigender Konzentration.

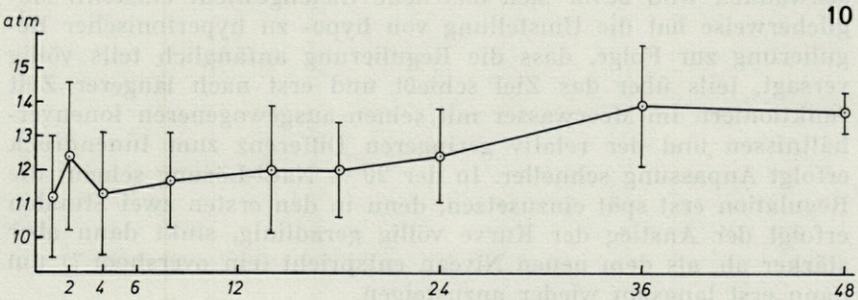


ABB. 10. — Regulation der osmotischen Werte der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger NaCl-Lösung.

einem gewissen Wert praktisch unabhängig von der Aussenkonzentration wie *Ephydra riparia*, *Berosus spinosus* oder *Ephydra cinerea*.

Aus den vorhergegangenen Experimenten könnte der Schluss gezogen werden, dass vielleicht doch kein stationärer Zustand erreicht wird, sondern bei längerer Versuchsdauer eine weitere Stei-

gerung zu erwarten wäre. Betrachtet man aber, wie sich der osmotische Wert der Haemolymphe langsam ändert (Abb. 10), so sieht man deutlich, dass nach etwa 36 Stunden ein Plateau erreicht wird. Dieser neue Wert bleibt dann konstant. Da die Tiere bis zu einer Woche ohne merkbare Schädigung in dieser Lösung überleben können (vergl. Tab. 1), kann man annehmen, dass ein stationärer Zustand erreicht wurde. Dieser liegt zwar sicher an der Grenze der Regulationsfähigkeit, kann aber doch lange genug aufrecht erhalten werden. Dieser sehr labile Gleichgewichtszustand erlaubt es, die Wirkung einzelner Ionen zu studieren. Schon bei geringer Wirkung eines Ions wird das Gleichgewicht empfindlich gestört und die auftretenden Änderungen in den osmotischen Werten sind verhältnismässig gross.

Charakteristischer Weise erfolgt das Einspielen auf ein neues Gleichgewichtsniveau nicht plötzlich, sondern braucht mindestens 24 Stunden (meist 36). In allen beobachteten Fällen war es nach 48 Stunden erreicht, weshalb sich diese Zeit als normale Versuchszeit für die weiteren Experimente besonders eignete. Ein weiterer Vorteil ist, dass damit die gleichen Bedingungen wie bei früheren Experimenten (NEMENZ, 1960a) herrschten. Die Kurven werden nach etwa 36 Stunden konstant, zeigen jedoch bis dahin starke Schwankungen. Am glattesten sind die Kurven bei Meerwasser und der Glukoselösung, auch bei der NaCl-Lösung 20 % erfolgt der Anstieg einigermassen gleichmässig. Die stärksten Unregelmässigkeiten finden sich bei den Versuchen im destillierten Wasser. Die Werte schwanken wild bevor sich das neue Gleichgewicht einstellt. Möglicherweise hat die Umstellung von hypo- zu hypertotonischer Regulierung zur Folge, dass die Regulierung anfänglich teils völlig versagt, teils über das Ziel schießt und erst nach längerer Zeit funktioniert. Im Meerwasser mit seinen ausgewogeneren Ionenverhältnissen und der relativ geringeren Differenz zum Innendruck erfolgt Anpassung schneller. In der 20 % NaCl-Lösung scheint die Regulation erst spät einzusetzen, denn in den ersten zwei Stunden erfolgt der Anstieg der Kurve völlig geradlinig, sinkt dann aber stärker ab, als dem neuen Niveau entspricht (ein overshoot ?) um dann erst langsam wieder anzusteigen.

Die neuen Gleichgewichtszustände werden also weder sofort, noch geradlinig erreicht. Ausserdem ist die Höhe des neuen Gleichgewichtszustandes von der Aussenkonzentration abhängig und zwar nicht linear, sondern es finden sich verschiedene bevorzugte Niveaus, auf denen der innere osmotische Wert über einen beträchtlichen Bereich der Aussenkonzentration konstant gehalten wird. Solche Niveaukurven wurden früher schon bei *Ephydra cinerea* (NEMENZ, 1960a) und bei *Artemia salina* (PLATTNER, 1955) gefunden.

C) EINWIRKUNG VON IONEN AUF DIE OSMOREGULATION

Wie im vorhergehenden Abschnitt gezeigt wurde, reagieren die *Berosus*-Larven auf Änderung der Konzentration des Aussenmediums in ganz charakteristischer Weise durch Änderung des osmotischen Wertes der Haemolymphe. Bei einer Verminderung der Aussenkonzentration sinkt die Innenkonzentration, während eine Vergrößerung der Aussenkonzentration von keiner weiteren Konzentrationssteigerung der Haemolymphe beantwortet wird. Diese scheinbar einfache Reaktion des Organismus auf einen osmotischen Umweltreiz wird aber durch eine Reihe von Faktoren stark verkompliziert. Es ist durchaus nicht gleichgültig, welche Lösungen als Aussenmedium vorliegen: Lösungen mit verschiedener Konzentration können einen gleichen Innendruck zur Folge haben, andererseits kann durch geringfügige Änderung der Aussenlösung ein recht verschiedener Innendruck erzeugt werden.

Da der Zusatz verschiedener Ionen zu einer Lösung die Permeabilität von Membranen und die Osmoregulation stark beeinflusst, wurde diese Grenzsituation, in der das Tier gerade noch regulieren kann ausgenutzt um die Wirkung verschiedener Ionen auf die Osmoregulation hin zu untersuchen. Auch hier mußte erst geprüft werden, ob die unverletzten Tiere in einfachen oder chemisch komplizierter zusammengesetzten Lösungen nach 48 Stunden einen Gleichgewichtszustand erreicht haben.

a) *Zeitliche Änderung der Innenkonzentration bei gleichbleibender Aussenkonzentration*

Verwendet man statt der einfachen Lösungen, wie dies bisher geschah, eine 20 % NaCl-Lösung zu der geringe Mengen anderer Salze hinzugefügt wurden, so erreicht die Innenkonzentration nach 24 - 48 Stunden wieder ein gewisses Niveau, welches einige Zeit gehalten wird. Die Höhe dieses Niveaus hängt von den zugeführten Ionen ab, ebenso, wann es erreicht wird (Abb. 11, 12). Da die Salze nur in sehr geringen Mengen zugefügt werden, kann die Konzentrationsänderung keine Rolle spielen, die Unterschiede müssen also auf den Ionenzusatz zurückzuführen sein.

Zu Beginn der Versuchszeit erscheint das Bild sehr ungeordnet, die Wirkung der einzelnen Ionen kristallisiert sich erst nach mehrstündiger Versuchsdauer heraus. Dabei zeigt sich, dass der Zusatz von KCl und $MgCl_2$ zu einer höheren Innenkonzentration führt, als der Zusatz von $CaCl_2$ oder $CaCl_2$ gemeinsam mit $MgCl_2$. Der Zusatz von $MgCl_2$ führt zu größeren Anfangsschwankungen, die verschiedenen Lösungen die nur $CaCl_2$ enthalten führen zu einem recht ausgeglichenen Kurvenverlauf, der sich nur im Endniveau unterscheidet. Dieser Unterschied kann auf die einzige Veränder-

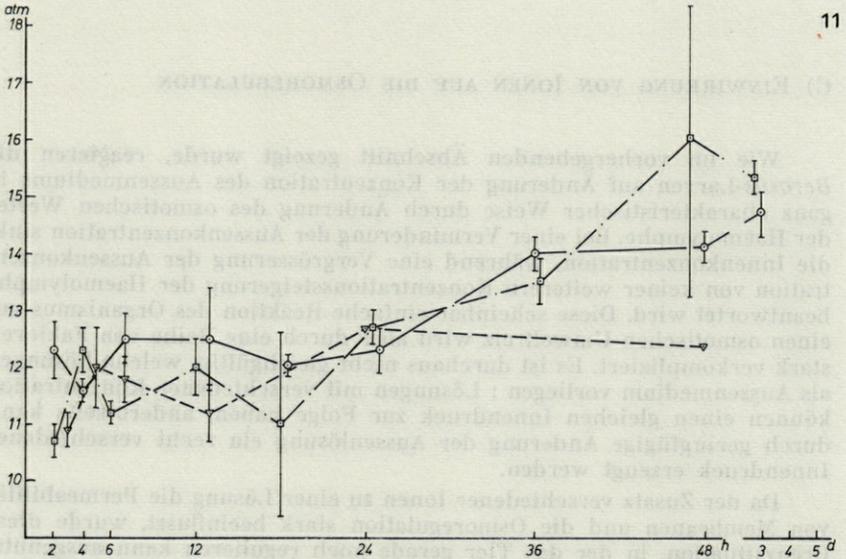


Abb. 11. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger NaCl-Lösung und 2-wertigen Ionen. Ausgezogene Kurve : 20 % NaCl + 2 % CaCl₂; strichlierte Kurve : 20 % NaCl + 0,4 % CaCl₂; strichpunktirierte Kurve : 20 % NaCl + 0,56 % MgCl₂.

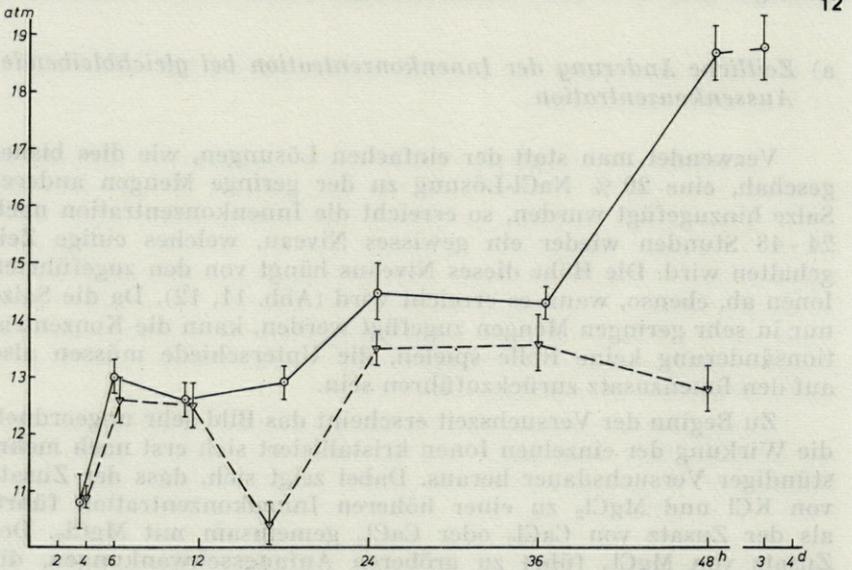


Abb. 12. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger NaCl-Lösung und verschiedenen anderen Ionen. Ausgezogene Kurve : 20 % NaCl + 0,3 % KCl; strichlierte Kurve : 20 % NaCl + 0,56 % MgCl₂ + 0,4 % CaCl₂.

liche dieser Versuchsreihen, die Konzentration der Ca-Ionen zurückgeführt werden.

Aus den hier vorgelegten Versuchsergebnissen ersieht man :

- 1) Auch in binären Lösungen hat sich nach 48 Stunden ein Gleichgewichtszustand eingestellt, welcher über einige Zeit gehalten wird.
- 2) zeigen schon diese Vorversuche, dass nicht nur verschiedene Ionen, sondern auch verschiedene Konzentrationen desselben Ions den Innendruck unterschiedlich beeinflussen.

b) *Der Einfluss verschieden konzentrierter Kationen*

Zur Untersuchung wurden der 20 % NaCl-Lösung das entsprechende Ion als Chlorid in folgenden Konzentrationen zugesetzt : 10, 20, 40, 80, 160 und 200 mosmol. Dadurch wurde zwar die Gesamtkonzentration erhöht, doch kann dies für eine in dieser Versuchsserie beobachtete Steigerung der Innenkonzentration nicht verantwortlich gemacht werden. Die Messung der Innenkonzentration erfolgte nach 48 stündiger Versuchsdauer. Untersucht wurden die Alkali- und Erdalkalitionen.

Nach ihrer Wirkung lassen sich dabei deutlich zwei Gruppen unterscheiden : zur ersten Gruppe gehören die Ionen Li, Rb, Cs, Mg und Ba, der zweiten Gruppe gehören die Ionen Ca, und Sr an, während K eine Sonderstellung einnimmt. Eine Untersuchung der Wirkung aller möglichen Ionenkombinationen verbietet sich infolge ihres Umfanges von selbst. Damit soll aber nicht gesagt sein, dass nicht andere Ionen einen stärkeren Einfluss auf diverse Permeabilitätsvorgänge haben können, als die hier untersuchten (vergl. NEMENZ, 1963, 1964).

Die Wirkung der ersten Gruppe (Li, Rb, Cs, Mg und Ba) zeigt sich darin, dass bei geringer Konzentration (10 mosmol) der osmotische Wert des Innenmilieus erhöht wird, bei einer Steigerung auf 20 mosmol sinkt der Innendruck stark ab, nimmt aber bei einer weiteren Steigerung auf 40, bzw. 80 mosmol wieder zu, um bei 160 mosmol ein weiteres Minimum zu erreichen. Bei einer nochmaligen Konzentrationssteigerung auf 200 mosmol steigt der Innendruck bei allen Ionen, ausser bei Cs, wieder an. Im Einzelnen lässt sich folgendes beobachten : Die Kurven für Li und Mg verlaufen fast völlig parallel, jedoch liegt die Mg-Kurve höher, d.h., dass die absoluten Werte der Innenkonzentration unter Mg-Einwirkung höher liegen als bei Li. Auf etwa dem gleichen Niveau wie Li und weitgehend gleichlaufend liegen die Kurven für Rb und Cs (vergl. Abb. 13, 14). Die Cs-Kurve verhält sich allerdings in ihrem letzten Teil etwas anders : bei 200 mosmol Aussenkonzentration sinkt der osmotische Wert auf 10,4 atm, also sehr tief, während in allen anderen Fällen der osmotische Wert steigt. Am stärksten weicht die Ba-Kurve von den anderen ab. Das anfängliche Absinken bei 20 mosmol ist nicht sehr deutlich ausgeprägt, anschließend daran

steigt die Kurve langsam aber gleichmäßig, bis bei 80 mosmol ein Wert 15,0 atm erreicht ist. Darüber hinausgehende Ba-Konzentrationen erwiesen sich als toxisch, sodass der weitere Verlauf der Kurve nicht bestimmt werden konnte*.

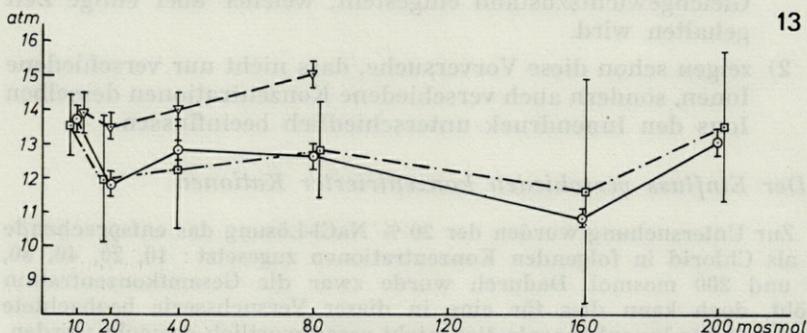


ABB. 13. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger NaCl-Lösung und steigender Konzentration von LiCl, RbCl und BaCl₂. Auf der Abszisse sind nur die Konzentrationen der Kationen ausser Na eingetragen. Ausgezogene Kurve : 20 % NaCl + LiCl; strichpunktierter Kurve : 20 % NaCl + RbCl; strichlierte Kurve : 20 % NaCl + BaCl₂.

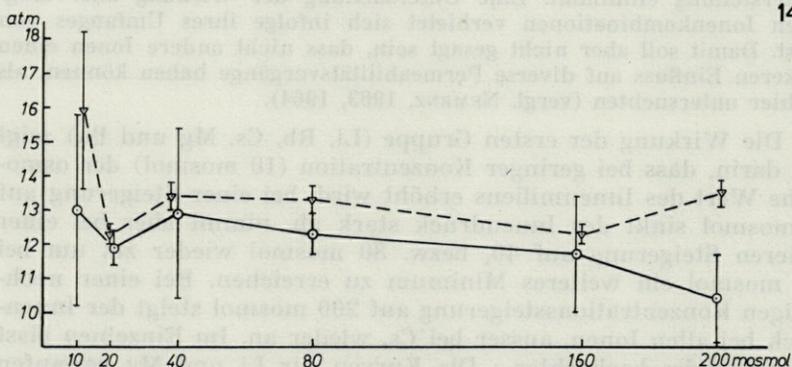


ABB. 14. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger NaCl-Lösung und steigender Konzentration von CsCl und MgCl₂. Vergl. Abb. 13. Ausgezogene Kurve CsCl; strichlierte Kurve : MgCl₂.

* Die Art der toxischen Wirkung des BaCl₂ wurde nicht weiter untersucht. Es bleibt daher unentschieden, ob Ba in das Tier eindrang, oder ob durch die Atmung freiwerdendes CO₂ Barium als Carbonat an den der Atmung dienenden Hautstellen niederchlug und so das Tier zum Ersticken brachte. Die erstere Deutung ist aber wahrscheinlicher, da ja dieser Niederschlag auch bei niedrigen Konzentrationen zu erwarten wäre, aber offensichtlich ausgeblieben ist.

Die Atemtätigkeit kann im Verlauf der Versuche die Konzentration mehrerer Ionen durch Carbonatbildung beeinflussen. Die angegebenen Konzentrationen sind stets die Anfangswerte.

Es zeigt sich also, dass die einwertigen Ionen eine geringere absolute Innenkonzentration bewirken, als die zweiwertigen in dieser Gruppe.

Die Wirkung der Ionen der zweiten Gruppe (Ca und Sr, Abb. 15) ist der ersten etwa entgegengesetzt. Bei 10 mosmol wird der osmotische Wert der Haemolymphe unter den Normalwert gedrückt, bei steigender Konzentration steigt anfänglich auch der Innendruck. Hier zeigt sich allerdings schon bald ein Unterschied zwischen den beiden Kurven. Der Anstieg bei der Ca-Kurve ist nur gering und einmalig (13,7 atm bei 20 mosmol), während der Innendruck unter Sr-Einwirkung viel höher ansteigt und auch erst langsamer wieder absinkt (bei 20 mosmol 14,5 atm, bei 40 mosmol 16,1 atm !). Nach einem annähernd ebenen Kurvenverlauf (von 40 mosmol bis 160 mosmol für Ca, von 80 mosmol bis 160 mosmol für Sr) sinken bei weiterem Konzentrationsanstieg die Innenwerte wieder ab und zwar bei Sr stärker als bei Ca. Sr bewirkt also extremere Schwankungen der Werte, Ca führt nur zu einer geringeren Schwankung um den Normalwert. Einwertige Ionen sind in dieser Gruppe nicht vorhanden.

Die Wirkung des K nimmt in mancher Beziehung eine Mittelstellung zwischen den beiden Gruppen ein. Bei 10 mosmol wird eine ausserordentlich hohe Innenkonzentration erreicht (18,7 atm), die mit steigender K-Konzentration langsam bis zu einem Minimum von 12,2 atm bei 80 mosmol absinkt, um bei weiterer Steigerung der K-Konzentration auch wieder anzusteigen, bis nach einem Maximum bei 160 mosmol (13,9 atm) die Innenkonzentration wieder absinkt (Abb. 15). Die Kurve gleicht also etwa einer stark auseinandergezogenen Mg-Kurve. Man kann das Verhältnis der K-Kurve dem Verhältnis gleichsetzen, in dem die Sr- zur Ca-Kurve steht : bei prinzipiell gleichem Kurvenverlauf sind die Extremwerte grösser und die Kurve in Richtung der x-Achse stärker gestreckt. Es ist aber wahrscheinlich nicht ohne Weiteres möglich, die K-Kurve in die erste Gruppe einzuordnen, denn der weitere Verlauf der Kurve (12,9 atm bei 240 mosmol) scheint anzudeuten, dass die Kurve etwa waagrecht verläuft, während entweder ein weiteres Absinken oder ein scharfer Anstieg zu erwarten wäre.

c) *Der gemeinsame Einfluss zweier Kationen*

Bei der Betrachtung der beiden besprochenen Ionengruppen wird der Eindruck erweckt, es handle sich um zwei antagonistisch wirkende Substanzgruppen, die sich bei gemeinsamer Einwirkung zum Teil oder ganz in ihrer Wirkung aufzuheben vermögen. Lässt man jedoch 2 Ionen gleichzeitig auf das Tier einwirken, so erhält man ein völlig anderes Ergebnis.

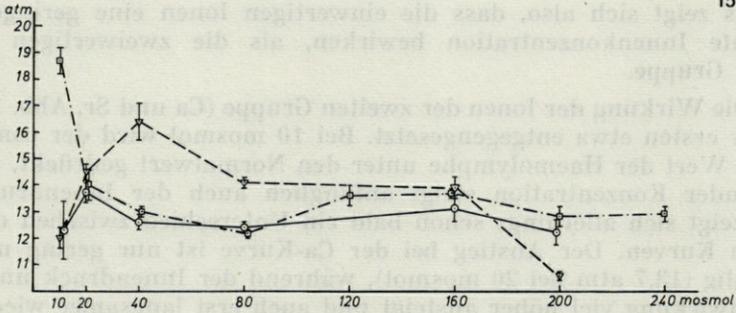


ABB. 15. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger CaCl₂-Lösung und steigender Konzentration von CaCl₂, SrCl₂ und KCl. Vergl. Abb. 13. Ausgezogene Kurve : CaCl₂; strichlierte Kurve : SrCl₂; strichpunktirte Kurve : KCl.

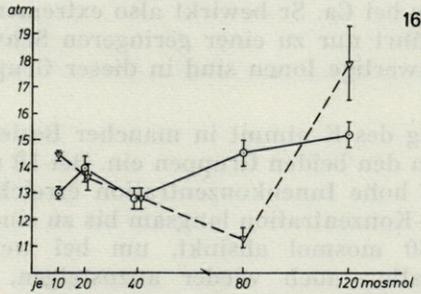


ABB. 16. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger NaCl-Lösung und steigender Konzentration von 2 Kationen in gleichem Verhältnis. Vergl. Abb. 13. Ausgezogene Kurve : KCl + MgCl₂; jeweils doppelte Menge CaCl₂.

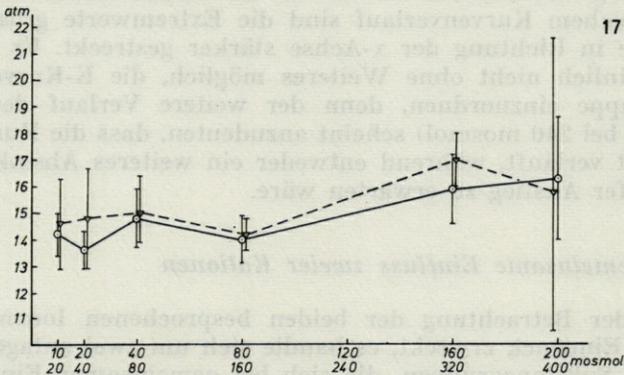


ABB. 17. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger NaCl-Lösung und steigender Konzentration von 2 Kationen. Vergl. Abb. 13. Ausgezogene Kurve : CaCl₂ + MgCl₂; strichlierte Kurve : MgCl₂ + jeweils doppelter Menge CaCl₂.

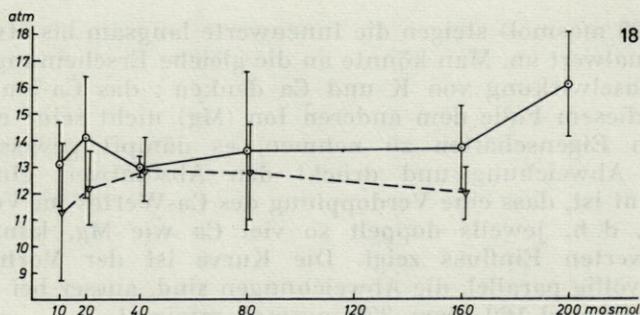


ABB. 18. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger NaCl-Lösung und steigender Konzentration von NaHCO₃ (ausgezogene Kurve) und Na₂SO₄ (strichlierte Kurve).

Hier wurden nur die wichtigsten Ionen, K, Ca, und Mg untersucht. Liegen die beiden Ionen in gleicher Konzentration vor, so ergibt sich ein Kurvenbild das mit keinem der Einzelionen zu vergleichen ist. Fügt man K und Mg der 20 % NaCl-Lösung zu, so bleibt bei geringer Konzentration (je 10 mosmol) der Innendruck etwa auf der Höhe des Normalwertes (13,0 atm) (Abb. 16), während jedes Ion allein den Innendruck viel höher hatte hinaufschwellen lassen. Bei je 20 mosmol steigt der Innendruck etwas an (auf 13,9 atm), um bei je 40 mosmol auf 12,7 atm abzusinken und bei je 80 mosmol wieder stärker anzusteigen (14,5 atm). Die Kurve ist also spiegelbildlich der Mg-Kurve, doch weicht sie weniger vom Normalwert ab als diese.

Lässt man hingegen K gemeinsam mit Ca wirken so erhält man eine Kurve, die der K-Kurve sehr ähnlich ist, aber wesentlich flacher verläuft. Die höchste Innenkonzentration (bei je 10 mosmol) beträgt nur 14,4 atm, bei steigender Konzentration sinkt der Innendruck gleichmässig bis auf 11,3 atm bei je 80 mosmol. Es hat den Anschein als ob das Ca-Ion die dem Kalium charakteristische Wirkung nicht abzuändern, sondern nur abzuschwächen vermag, während das Mg-Ion mit dem Kalium in eine grundsätzliche Wechselwirkung tritt (Abb. 16).

Da ja schon früh ein Antagonismus zwischen ein- und zweiwertigen Ionen angenommen worden war (z. B. HÖBER, 1917), ist das obige Ergebnis nicht so erstaunlich. Was geschieht nun, wenn man die beiden wichtigsten zweiwertigen Ionen (Ca und Mg) in Wechselwirkung treten lässt? Die resultierende Kurve ist genau spiegelbildlich zur K-Mg-Kurve, sie liegt nur in absolut tieferen Bereichen (Abb. 17). Bei je 20 mosmol sinken die Innenwerte relativ zu dem Werten bei je 10 mosmol, bei je 40 mosmol steigen die Werte wieder deutlich an, um bei je 80 mosmol wieder den Anfangswert wie bei 10 mosmol zu erreichen. Bei noch höheren Konzentrationen (je 160

und je 200 mosmol) steigen die Innenwerte langsam bis etwas über den Normalwert an. Man könnte an die gleiche Erscheinung wie bei der Wechselwirkung von K und Ca denken: das Ca-Ion vermag auch in diesem Falle dem anderen Ion (Mg) nicht seine charakteristischen Eigenschaften zu nehmen, es dämpft gewissermaßen nur die Abweichung und drückt den Absolutwert ein wenig. Interessant ist, dass eine Verdopplung des Ca-Wertes im Verhältnis zum Mg, d. h. jeweils doppelt so viel Ca wie Mg, kaum einen nennenswerten Einfluss zeigt. Die Kurve ist der Vorhergehenden fast völlig parallel, die Abweichungen sind, ausser bei 80 bzw. 160 mosmol und 160 bzw. 320 mosmol, minimal.

d) *Der Einfluss einzelner Anionen*

Der Einfluss der Anionen für die Osmoregulation war nur selten beachtet worden (HAAS & STRENZKE, 1957; CROGHAN, 1958a; SHAW, 1960b; STOBART, 1965). Es sollte geprüft werden, ob sich nicht wenigstens für die beiden wichtigsten Anionen Hinweise auf einen Einfluss auf die Osmoregulation der *Berosus*-Larven ergeben würde. Ähnlich wie bei den vorhergegangenen Versuchen wurde zur 20 % NaCl-Lösung das entsprechende Na-Salz hinzugefügt, verwendet wurden NaHCO_3 und Na_2SO_4 .

Wie Abb. 18 zeigt, ist auch bei den Anionen ein Einfluss auf den Innendruck zu verzeichnen. Die durch die Anionen verursachten Abweichungen vom Normalwert sind absolut geringer als bei manchen Kationen, sie sind aber deutlich zu merken. Interessanterweise erhöht NaHCO_3 in höherer Konzentration (200 mosmol) den Innendruck, Sulfat in geringerer Konzentration (10 und 20 mosmol) verringert den Innendruck. Ausser dem Anstieg bei höherer Konzentration des Karbonats und der Verringerung bei den niedrigeren Sulfatkonzentrationen laufen die Kurven etwa im Bereich des Normalwertes parallel zur x-Achse, d. h. die Innenkonzentration bleibt gleich. Ein Einfluss der Anionen auf die Regulation der Innenkonzentration ist also nachzuweisen, er ist jedoch, im Vergleich zu dem der Kationen, gering.

D) DISKUSSION

Bei den bisher besprochenen Versuchen wurden die Tiere einem sehr starken osmotischen Stress ausgesetzt, auf den sie durch eine Änderung der Innenkonzentration reagierten, wobei ganz bestimmte Wirkungen einzelner Ionen auftraten. Ganz allgemein kann ein osmotischer Stress am leichtesten durch eine gleichsinnige Änderung

der Blutkonzentration kompensiert werden. Infolge der extrem hohen Aussenkonzentration kommt eine Anglechung, in diesem Falle nicht in Frage, im günstigsten Fall kann eine Verringerung der Differenz: Innen-Aussen zu einer Verkleinerung des osmotischen Gradienten führen. Das würde allerdings an die Regulationsfähigkeit der Zelle erhöhte Ansprüche stellen. Die beobachteten Konzentrationsänderungen der Hämolyse entsprechen aber nur zum Teil den nach diesen Überlegungen zu erwartenden Änderungen, da die Wirkung einzelner Ionen die Konzentrationsänderungen beeinflusst. Um diese Wirkungen zu beschreiben wurde gelegentlich der Ausdruck Antagonismus verwendet, etwa in dem Sinn, wie er von LOEB (1911) eingeführt wurde. Auf Grund moderner Erkenntnisse über die Ionenwirkung bei den Permeabilitätsphänomenen (vergl. Überblick bei SCHOFFENIELS & BACQ, 1963) kann dieser Ausdruck höchstens zur Beschreibung eines Tatbestandes, nicht aber zu dessen Erklärung angewendet werden. Zwischen den einzelnen Ionen, deren antagonistische Wirkung beobachtet wurde, besteht ja kein Antagonismus in dem Sinn, dass das eine Ion das andere « bekämpft », sondern alle üben Wechselwirkungen aufeinander und auf das Tier aus. Eine Rivalität oder Konkurrenz besteht nur dort, wo im Falle eines aktiven Transportes mehr als ein Ion vom gleichen « Carrier » transportiert wird. Bei passiven Permeabilitätsvorgängen fällt diese Konkurrenz weg, übrig bleibt nur der Einfluss, den ein Ion auf die Permeabilität der betrachteten Membran ausübt. Da die Permeabilität einer Membran aber von der Wirkung aller auf die Membran einwirkenden Ionen beeinflusst wird, geht in das Ergebnis, also die « Netto-Permeabilität », die Summe aller Ionenwirkungen ein.

Diese Netto-Permeabilität wird von den einzelnen Ionen ganz verschieden beeinflusst. Hier spielen Faktoren wie die bioelektrischen Potentiale oder die Fixierung einzelner Ionen an der Membran (wie es z. B. für Ca nachgewiesen wurde) eine grosse Rolle, Faktoren, deren zellphysiologische Untersuchung und Aufklärung noch lange nicht abgeschlossen ist. Erschwert wird die Deutung am ganzen Tier noch dadurch, dass hier ja nicht die relativ einfachen Verhältnisse wie an einer Zelloberfläche vorliegen, sondern dass in der Gesamtoberfläche des Tieres ganz verschiedene und auch physiologisch verschieden aktive Zellarten und Kutikulazonen mosaikartig zusammengesetzt und der Einwirkung der Ionen ausgesetzt sind. Ausserdem sind aktive Regulationsmechanismen des Tieres zu erwarten. Das ganze Bild sieht also auf den ersten Blick hoffnungslos verworren und komplex aus.

Um so erstaunlicher ist es, dass dennoch gewisse Ionenwirkungen zum Tragen kommen, die offenbar so stark sind, dass ihre Wirkung im gleichen Maße an der Einzelzell wie am ganzen Tier

in Erscheinung tritt. Die starke Wirkung, die die Erdalkalitionen ausüben, deutet darauf hin, dass es sich in erster Linie um passive Permeabilitätsvorgänge handelt die beeinflusst werden. Hierzu lassen sich in der Literatur eine Anzahl Beispiele finden, die eine gleiche Ionenwirkung auf das ganze Tier und auf einzelne Zellen zeigen, also eine Parallelität zwischen Zellphysiologie und der Reaktion des ganzen Tieres. Neben übereinstimmenden Beobachtungen gibt es aber auch genügend widersprechende Befunde, die zeigen, dass allgemeine Gesetzmässigkeiten noch nicht herausgearbeitet werden konnten. Beim Vergleich unverletzter Tiere aus verschiedenen Stämmen scheint besonders zwischen Vertebraten und Crustaceen ein deutlicher Unterschied in der Wirkung einzelner Ionen zu bestehen (BERGER, 1929; PORA & STOICOVICI, 1961a). Diese Beispiele sind nicht auf die Erdalkalitionen beschränkt, sondern erstrecken sich auch auf die Alkalitionen. Solange eine zellphysiologische Erklärung für die Wirkung der einzelnen Ionen noch aussteht, lassen sich hier nur Konvergenzen aufzeigen, kann aber eine Klärung nicht erwartet werden.

Die optimalen Ionengleichgewichte sind nicht nur für die verschiedenen Arten, sondern oft auch für die einzelnen Gewebe einer Art verschieden, worauf schon PORA (1958) hingewiesen hat. Es bestehen also auf dem Zellniveau Unterschiede die noch nicht herausgearbeitet wurden. Dabei handelt es sich um keinen Ionenantagonismus, wie PORA annimmt, sondern eher um einen Synergismus, da die Größe der Wirkung, die die einzelnen Ionen entfalten können, von der Anwesenheit anderer Ionen abhängt. Diese Wirkung entfalten die Ionen auch in verhältnismässig geringer Menge, also wenn ihr Anteil an der Gesamtkonzentration minimal ist.

Die Wirkung des Ca ist am besten bekannten : Ca verringert die Permeabilität tierischer und pflanzlicher Zellen für fast alle Stoffe (z.B. HARNISCH, 1951; GIESE, 1957; HEILBRUNN, 1958; SCHOFFENIELS & BACQ, 1963; vergl. auch die Zusammenfassungen von CLARK, 1958 und ROBERTSON, 1941), es sind nur wenige Ausnahmen bekannt. Sichtet man die in der Literatur verstreuten Berichte über die Ionenwirkung des Ca auf ganze Tiere, so findet man, dass die Reaktion unverletzter Tiere der der einzelnen Zellen gleicht. Die Permeabilität verschiedener Tiere ist in Ca-hältigen Lösungen oft geringer als in reinen Lösungen : ^{22}Na dringt bei Zusatz von Ca um etwa 30 %, ^{86}Rb um etwa 10 % langsamer in Larven von *Ephydra cinerea* (NEMENZ, 1960b), ^{32}P wird bei Erhöhung des Ca-Gehaltes um etwa 30 % langsamer von *Idothea baltica* und um fast 50 % langsamer von *Nereis diversicolor* aufgenommen, obwohl hier von Anfang an mit Meerwasser und nicht mit reinen Lösungen gearbeitet wurde (PORA & STOICOVICI, 1961b). Aus hypotonischen Lösungen wird der Influx von ^{24}Na in *Astacus pallipes* durch Ca im Aussenmedium

verringert oder nicht beeinflusst (SHAW, 1960c). Wahrscheinlich ist auch der Befund GEILENKIRCHEN'S (1961, 1964) auf der Basis der Permeabilitätsänderungen zu deuten, dass die LD_{50} für *Limnea stagnalis*-Eier in $CaCl_2$ -Lösungen bei Konzentrationen liegt, die bei Lösungen anderer Salze schon längst tödlich war. Auch die Überlebensdauer mancher Tiere wird in Ca-hältigen Lösungen deutlich erhöht. Marine Fische (*Gobius* sp., *Cristiceps* sp.) leben in Ca-hältigen NaCl-Lösungen (Konzentrationsverhältnis 2 : 98) deutlich länger als in reinen NaCl-Lösungen (BETHE, 1934). Bei Kaulquappen und Schleien ist eine Ca-Wirkung ebenfalls nachzuweisen, bei Schleien sind sogar reine $CaCl_2$ -Lösungen günstiger als solche, die NaCl enthalten (BERGER, 1929) ! Während HELFF (1931) an *Cambarus clarkii* feststellte, dass die Überlebensdauer in einer $CaCl_2$ -hältigen Lösung um etwa 30 % höher war, als in einer reinen NaCl-Lösung konnte BERGER (1929) bei anderen Crustaceen (*Daphnia*, *Mysis*, *Cancer* und *Carcinus*) nur einen geringen Einfluss des Ca feststellen. Dabei fällt schon eine deutliche Konzentrationsabhängigkeit auf, die maximale Wirkung liegt für *Gobius* bei etwa 3 % Ca-Zusatz, für *Mysis* aber bei etwa 1 %. In den anderen Fällen sind geringe Konzentrationen von Ca am Wirkungsvollsten.

Doch gibt es auch hier Ausnahmen. So ändert sich die Aufnahme von ^{32}P durch *Sphaeroma pulchellum* kaum durch Erhöhung des Ca-Gehaltes des verdünnten Meerwassers (PORA & STOICOVICI, 1961b), die Konzentration der Haemolymphe der Larve von *Aedes detritus* ist in einer $CaCl_2$ -Lösung etwa gleich gross wie in einer isotonischen NaCl-Lösung (BEADLE, 1939).

STOBBART (1965) stellte sogar fest, dass geringe Änderungen des Ca-Gehaltes des Aussenmilieus den Influx von Na in Larven von *Aedes aegypti* erhöht : wird der Ca-Gehalt auf 2,5 mMol/l erhöht, so steigt der Na- Influx auf das 2,3 fache um bei weiterer Steigerung auf 5 mMol/l auf das 1,8 fache des Influxes bei reiner 0,1 mMol/l NaCl-Lösung abzusinken. Dieser scheinbare Widerspruch ist darauf zurückzuführen, dass in dieser stark hypotonischen Lösung aktive Transportmechanismen eine grosse Rolle spielen, die in hyper-tonischen Medien nur unbedeutend sind.

Viele dieser Untersuchungen wurden nur mit einer Ca-Konzentration durchgeführt und sagen daher nichts über die Wirkung bei Konzentrationsänderungen aus. Die oben (p. 195, Abb. 15) dargelegten Befunde zeigen, dass geringe Änderungen des Ca-Gehaltes der Lösung Änderungen der Innenkonzentration zur Folge haben, die in erster Linie wohl als Permeabilitätsänderungen gedeutet werden können, z. T. aber auch durch Beeinflussung aktiver Regulationsmechanismen entstehen. Die Wirkung des Mg-Ions ist im allgemeinen ähnlich der des Ca-Ions, bloss etwas schwächer (HEILBRUNN, 1958; CLARK, 1958). Das stimmt auch für die zitierten Arbeiten von

BERGER (1929), HELFF (1931) und GEILENKIRCHEN (1961). PORA & STOICOVICI (1961b) finden dagegen je nach der Tierart eine verschiedene Wirkung. Bei *Idothea baltica* und *Nereis diversicolor* wird die Permeabilität durch Mg stärker verringert als durch Ca, während bei *Sphaeroma pulchellum* die Permeabilität sogar über den Wert der Kontrollen anstieg. Bei Anwesenheit von K ist die Mg-Wirkung stets deutlich geringer als die des Ca (PORA & STOICOVICI, 1961a; PORA et al., 1960). Ähnliches konnte auch bei den Larven von *Ephydra cinerea* beobachtet werden (NEMENZ, 1960b). BERGER (1929) hat verschiedene Konzentrationen von Mg verwendet und daraus eine ähnliche Wirkung wie von Ca ableiten können, die allerdings noch stärker von der Konzentration abhängig war, als bei Ca. Für *Daphnia* und Kaulquappen muss die Mg-Konzentration grösser sein als die von Ca um die gleiche Wirkung hervorzubringen. Auf den Na- Influx von *Aedes*-Larven ist Mg fast genau den gleichen Einfluss wie Ca (STOBBART, 1965), bei *Astacus* dagegen erhöht sich der Influx anfangs etwas, um mit steigender Konzentration von Mg sich wieder dem Normalwert zu nähern (SHAW, 1960c). Bei *Berosus spinosus*-Larven wirkt eine Konzentrationsänderung von Mg nicht nur viel stärker, sondern auch anderssinnig, als eine Änderung der Ca-Konzentration. Mg wurde daher weiter oben (p. 195, Abb. 14-15) zu einer anderen Gruppe gestellt als Ca, was ja durch einige der hier zitierten Literaturstellen gestützt wird. Mg selbst scheint nicht in grösserer Menge in den Körper aufgenommen zu werden. Darauf deutet das Verhalten der *Berosus*-Larven in der MgSO₄-Lösung hin (p. 195). Die Tiere zeigten eine deutlich erhöhte Aktivität, während ein erhöhter Mg-Gehalt der Haemolymphe lähmend wirken würde (BUCK, 1953; CLARK, 1958). SCHLIEPER & KOWALSKI (1956a + b) nehmen an, dass beide Ionen die Stabilität der Zellcolloide zu erhöhen vermögen, eine Annahme, die durch GEILENKIRCHEN'S (1964) Untersuchungen zum Teil unterstützt wird, der die kolloidalen Phosphatide der Zellwand als Hauptangriffspunkte der Ionenwirkung annimmt. Bemerkenswert ist, dass trotzdem keine grössere Übereinstimmung der Resultate zu beobachten ist.

Die Wirkung der anderen zweiwertigen Ionen, Sr und Ba wurde bisher noch nicht untersucht. Einzig GEILENKIRCHEN (1961) bezog diese Elemente in seine Untersuchungen ein. Vergleicht man seine Mortalitätskurven (seine Abb. 6, p. 51) so findet man, dass Ba, Sr und Mg einer Gruppe angehören, die einen ähnlichen Kurvenverlauf haben (bezw. für Ba erwarten lassen), während die Ca-Kurve einen anderen Verlauf hat. Wir konnten die Gruppeneinteilung anders legen: Ca und Sr gehören einer Gruppe an, Ba und Mg einer anderen. Auch GEILENKIRCHEN wurde durch die Toxizität des Ba daran gehindert, den Kurvenverlauf bei höheren Konzentrationen zu untersuchen.

Die Wirkung des Kalium ist fast immer mehr oder weniger entgegengesetzt der des Kalzium (z. B. BETHE, 1934; SCHLIEPER & KOWALSKI, 1956a + b). Da K in höheren Konzentrationen eine gewisse Giftwirkung hat, zeigt sich bei Einwirkung reiner K-Lösungen gelegentlich eine Schädigung (z. B. HAAS & STRENZKE, 1957a + b; BEADLE, 1939 ; oben p. 184, Tab. 1). Geringe Zusätze von K haben gelegentlich eine sehr schwache aber gleichgerichtete Wirkung wie Ca : PORA & STOICOVICI (1961) zeigten, dass die Permeabilität für ^{32}P durch K-Zusatz bei *Idothea baltica* und *Sphaeroma pulchellum* abnimmt, sich also gleichsinnig verhält wie bei Ca-Zusatz, während bei *Nereis diversicolor* ein enormer Anstieg zu vermerken ist, also entgegengesetzt zum Verhalten bei Ca-Zusatz. Der Na-Influx bei *Astacus* wird durch steigenden K-Gehalt des Aussenmediums langsam kleiner (SHAW, 1960c, bei *Aedes* Larven dagegen verhält er sich bei K-Zusatz genau wie bei Ca-Zusatz : er steigt erst an, um bei grösserer K-Konzentration wieder etwas abzusinken (STOBBART, 1965). Häufig wirkt K weniger stark als Ca, in den meisten Fällen gleichsinnig, doch sind auch gegensinnige Wirkungen bekannt geworden (BERGER, 1929). Dass Na-Zusatz zu K-Lösungen eine entgiftende Wirkung hat, ist schon mehrfach festgestellt worden, zuletzt von CROGHAN (1958). Die Wirkung tritt aber erst auf, wenn Na im Überschuss vorhanden ist. Es liegt dann aber genau genommen keine K-Lösung mit Na-Zusatz vor, sondern eine Na-Lösung mit K-Zusatz. Man kann also nicht gut von einer « entgiftenden Wirkung des Na in K-Lösungen » reden. Zu ähnlichen Vergleichen bei den anderen untersuchten Ionen fehlt derzeit noch das Material.

Bei gleichzeitiger Einwirkung mehrerer Ionen, insbesondere solcher, die entweder im gleichen Sinn oder als « Antagonisten » wirken, erwartet man entweder eine Verstärkung oder Abschwächung der beobachteten Wirkung. Die Untersuchungsergebnisse beweisen aber, dass hier viel komplexere Verhältnisse vorliegen. Die gleichzeitige Einwirkung zweier Ionen ist bisher noch selten untersucht worden. HELFF (1931) und PORA & STOICOVICI (1961a) zogen bei ähnlichen Untersuchungen die Lebensdauer als Kriterium heran. BOONE & BAAS-BECKJNG (1931) und JACOBI & BAAS-BECKING (1933) beobachteten das Schlüpfen von Artemien-Eiern. HELFF fand, dass ein Zusatz von zwei der folgenden Salze : KCl , CaCl_2 und MgCl_2 zu einer NaCl -Lösung die Lebensdauer von *Cambarus clarkii* stärker verlängerte, als der Zusatz ein Salzes, sogar stärker, als wenn eine Summation der Wirkung angenommen wird. Die Wirkung hängt nicht nur von der Kombination sondern auch von der relativen Konzentration der Salze sehr stark ab. Bei zu hohen Ca und K-Konzentrationen überwiegt wieder die negative Auswirkung auf die Lebensdauer. Die Untersuchungen von PORA und Mitarbeitern (1960, 1961a) zeigen, dass bei Anwesenheit von K in den NaCl -

Lösungen Kalzium eine stärker lebensverlängernde Wirkung als Magnesium, bei Abwesenheit von K dagegen Magnesium stärker wirkt. Bei Anwesenheit von Kalium bleibt Magnesium wirkungslos; die Wirkung von Ca + Mg ist grösser, als die jedes einzelnen Ions, aber nur bei Anwesenheit von Kalium !

Die Nauplien von *Artemia* schlüpfen (BOONE & BAAS-BECKING, 1931; JACOBI & BAAS-BECKING, 1953) in NaCl-Lösungen mit Zusatz von, K, Ca, oder Mg oder deren Mischung, jedoch wird eine bestimmte K-Konzentration nicht überschritten, unbeschadet der Menge der anderen Ionen in der Lösung. Dennoch gibt es bestimmte Mischungsbereiche, in denen nicht einmal die Embryonalentwicklung beendet wird. Auffallenderweise liegen diese Bereiche nicht, wie anzunehmen wäre, um die höchsten K-Konzentrationen, sondern die hohen Mg-Konzentrationen töten schon den Keim. In Mischung mit anderen Ionen werden aber wesentlich höhere Mg-, als K-Konzentrationen ertragen.

Die Permeabilität für einzelne Ionen wird ebenfalls in unterschiedlichem Maße von Mg, Ca und deren Mischung beeinflusst (NEMENZ, 1960b). Sowohl ^{22}Na als auch ^{86}Rb permeieren in stärkerem Ausmaße in *Ephydra*-Larven, wenn der Aussenlösung Mg + Ca zugesetzt sind, als wenn nur eines der Ionen vorliegt. Dabei sind die Unterschiede nur quantitativ, egal ob ligierte oder unligierte Larven betrachtet werden. Nur die Na-Permeabilität unligierter Larven unterscheidet sich deutlich : bei Anwesenheit von Mg + Ca sinkt sie auf etwa 1,7 % der Permeabilität bei Mg allein, bzw. auf 3,5 % bei Ca allein ! Abgesehen davon, dass die spezifische Permeabilität der einzelnen Ionen auch bei gleichen Aussenbedingungen nicht ganz gleich ist, kann man daraus erkennen, dass auch andere Regulationsmechanismen eine grosse Rolle spielen, sonst könnten ja die Ergebnisse zwischen ligierten und unligierten Larven nicht so von einander abweichen (über die Wirkung der Ligaturen vergl. weiter unten). Die Konzentration von Ca + Mg bei den Versuchen mit *Ephydra* waren allerdings viel geringer als die höchsten hier verwendeten Konzentrationen. Bei unseren Versuchen mit *Berosus* zeigte die gemeinsame Einwirkung von Mg + Ca im Wesentlichen nur eine Stabilisierung der Innenkonzentration, wobei auch eine Veränderung der Relation Ca : Mg, nämlich Verdoppelung des Ca, kaum eine Änderung brachte (Abb. 17). Es kann sich also nicht nur um eine synergistische oder antagonistische Wirkung der Ionen auf das Kolloidsystem der Zellen handeln, sondern dieses Phänomen ist nur ein Aspekt, der aber von Mechanismen die hormonell oder nervös gesteuert sind, überlagert werden kann.

Der Einfluss der Anionen unterstützt diese Ansicht. Der Einfluss ist gering, er wirkt sich in erster Linie stabilisierend auf den Innendruck aus. Das Sulfation hat nur geringe Tendenzen zu per-

meiren (SNELL & CHOWDHURY, 1965; SHAW, 1960b) und beeinflusst den Influx von Na aus hypertonischen Medien in keiner Weise (SHAW, 1960b; STOBART, 1965), erleichtert aber offenbar die aktive Na-Aufnahme aus hypotonischen Medien (HAAS & STRENZKE, 1957). Die geringen, dennoch auftretenden Wirkungen deuten eher darauf hin, dass es seine Wirkung nicht direkt auf die Kutikula oder die direkt mit dem Medium in Verbindung stehenden Zellen ausübt, sondern, dass einer der anderen Steurmechanismen durch die stets aufgenommenen Spuren beeinflusst wird.

In hypotonischen Lösungen verringern sowohl SO_4^{--} als auch HCO_3^- den Influx von Na in *Aedes aegypti* Larven (STOBART, 1965), verglichen mit einer reinen NaCl-Lösung. Der Zusatz der Ionen zu einer stark konzentrierten NaCl-Lösung, so wie es hier geschah, kann aber mit der aktiven Aufnahme aus verdünnten Lösungen nicht direkt verglichen werden.

Bekanntlich ist der osmotische Wert der Haemolymphe bei Insekten nicht nur von der Summe der anorganischen Bestandteile abhängig, sondern wird ausserdem in starkem Maße von der Konzentration der Trehalose und den freien Aminosäuren beeinflusst (z. B. BEADLE & SHAW, 1950; DUCHATEAU, LECLERCQ & FLORKIN 1958; FLORKIN, 1958; SCHOFFENIELS, 1960; SUTCLIFFE, 1963). Die osmotisch wirksame Menge der Aminosäuren ist bei den einzelnen Ordnungen verschieden; bei den Käfern scheint meist eine beträchtliche Menge vorhanden zu sein. Werden Tiere an ein anderes osmotisches Milieu angepasst, so ändert sich die Chloridkonzentration im gleichen Sinn mit der Aussenkonzentration, während die Menge der Aminosäuren sich entgegengesetzt verhält (BEADLE & SHAW, 1950; SCHOFFENIELS, 1960; FLORKIN, 1963). Die dabei beteiligten Aminosäuren sind prinzipiell nicht essentielle Aminosäuren wie Glykokoll, Prolin, Glutamin- und Asparaginsäure (SCHOFFENIELS, 1960; FLORKIN, 1963). Die Unterschiede in der Aminosäuren-Zusammensetzung zeigen, dass verschiedene Aminosäuren sich in ihrer osmotischen Wirkung gegenseitig vertreten können. Untersuchungen über die Ursachen, warum verschiedene Aminosäuren in diesen Fällen auftreten, und über die Mechanismen, durch die sie freigesetzt werden, fehlen weitgehend. Einzig SCHOFFENIELS & GILLES (1963) konnten bei Krebsen (*Astacus fluviatilis*) in vitro feststellen, dass die l-Glutaminsäuredehydrogenase in ihrer Wirkung sehr stark von der Konzentration der Na und K-Ionen in der Lösung beeinflusst wird. Neuerdings (1966) konnte SCHOFFENIELS diese Beobachtung bestätigen und feststellen, dass auch andere Kationen wie Li und NH_4 und Anionen wie NO_3 , Cl oder Acetat einen deutlichen Einfluss auf die Wirkung des Enzyms haben. Die Ionenwirkungen werden als typisch beschrieben und SCHOFFENIELS stellt eine gewisse Reihung nach ihrer Wirkung auf. Die Parallelitäten zwischen der Ionen-

wirkung auf das Enzym und die Osmoregulation sind auffallend, wenn auch die ganz andere Versuchsanordnung nicht gestattet, quantitative Vergleiche zu ziehen.

Die Regulation des Innendruckes der Insekten setzt sich also aus zahlreichen Komponenten zusammen : aktiver Transport, Permeabilität der Membranen und der Kutikula, Änderung der anorganischen Bestandteile der Haemolymphe, Änderung der Konzentration der freien Aminosäuren, und eventuell auch Änderungen der Konzentration von nicht-Aminosäure-Stickstoffhaltigen Substanzen und Trimethylaminoxid, worüber aber noch gar nichts bekannt ist. Die anorganischen Blutbestandteile werden durch Diffusion und aktiven Transport der Ionen und des Wassers in ihrer Konzentration verändert, wobei die Permeabilität der Kutikula und der Membranen eine Rolle spielt. Sowohl die Diffusion als auch der aktive Transport und die Permeabilität werden von der Zusammensetzung und Konzentration des Aussenmediums beeinflusst. Die Änderungen der freien Aminosäuren scheinen ebenfalls vom Ionen-gleichgewicht abhängig zu sein. Das könnte die Erklärung für die bisher ungeklärte Erscheinung sein, dass Änderungen des Chloridgehaltes der Haemolymphe nicht mit den erwarteten Änderungen des osmotischen Wertes übereinstimmen, sondern dass eine " Kompensatorische Regulation der Nicht-Chlorid-Fraktion " (WIGGLESWORTH, 1938; u.a.; siehe : BEADLE, 1957) postuliert und gefunden wurde. Diese Regulation erfolgt durch die Aminosäuren die wahrscheinlich aus den Blutproteinen freigesetzt werden.

Durch diese Vielfalt von Angriffspunkten erklärt sich, dass das Ionengleichgewicht, neben der osmotisch wirksamen Gesamtkonzentration, ein wesentlicher Faktor ist, der das Leben im wässrigen Milieu beeinflusst. Insbesondere unter Umständen die an die Regulationsfähigkeit des Organismus hohe Ansprüche stellen kann beim Zusammentreffen von für die Regulation ungünstigen Faktoren ein Gewässer für einen Organismus nicht besiedelbar sein, während die gleiche Gesamtkonzentration bei nur etwas geänderten Ionengleichgewicht erträglich ist. Dabei kommt es nicht nur darauf an, dass gewisse Ionen überhaupt vorhanden sind, ihre relative Konzentration ist mindestens genau so wichtig. Um in einem Organismus eine bestimmte Wirkung auszuüben kann die Konzentration der Ionen sich auch ändern, aber, und das ist wichtig, die Änderung der Konzentration der einzelnen Ionen muss nicht in der gleichen Weise erfolgen, sondern jede Konzentration eines Ions erfordert ein ganz bestimmtes Verhältnis zu den anderen Ionen, um die gleiche Endwirkung in der Osmoregulation zu entfalten.

Auf Grund dieses Sachverhaltes und den Schlüssen, die aus den physiologischen Experimenten gezogen wurden, war zu erwarten, dass *Berosus spinosus* an die ionale Zusammensetzung des

Wohngewässers ganz bestimmte Ansprüche stellen würde, bei denen besonders das Verhältnis der Ionen $K : Mg : Ca$ eine Rolle spielt. Zur Prüfung dieser Überlegungen wurden die natürlichen Wohngewässer in der näheren Umgebung des Etang du Doull untersucht. Die Gewässer lagen so nahe beieinander, dass eine Besiedlung durch den Käfer auf keine Hindernisse stossen dürfte, sondern dass seine An- oder Abwesenheit mit grosser Wahrscheinlichkeit auf Unterschiede im Chemismus des Wassers zurückgeführt werden dürfte. Neben der absoluten Konzentration war besonders auf die erwähnten Ionenverhältnisse zu achten. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen werden im ökologischen Teil behandelt.

E) DER EINFLUSS VON LIGATUREN UND KCN AUF DIE OSMOREGULATION

Obwohl das Interesse an der Regulationsfähigkeit des unverletzten Tieres im Vordergrund stand, wurden einige weiterführende Versuche durchgeführt. Durch Vergiftung mit KCN wurden stoffwechselabhängige Mechanismen stillgelegt, durch Ligaturen wurde orale Wasseraufnahme und anale Wasserabgabe verhindert, ausserdem wurde dadurch auch eine hormonale Beeinflussung des Wasser- und Mineralhaushaltes blockiert.

Der Einfluss von KCN ist sehr von der Konzentration abhängig. Die schwächste verwendete Konzentration war 0.5 mMol in 20 % NaCl. Innerhalb der ersten 12 Stunden war keine Wirkung zu beobachten, erst nach 30 Stunden (Abb. 19) zeigte sich ein schwacher Anstieg der Werte. Bei stärkeren Konzentrationen (2 mMol, 10 mMol und 20 mMol) (Abb. 20) steigt der Innendruck logarithmisch mit dem Logarithmus der Konzentration. Während bei 2 mMol KCN der Innendruck erst auf etwa 22 atm angestiegen war, stieg er bei 10 mMol auf etwa 26 atm, bei 20 mMol sogar auf rund 35 atm, wobei auch die Streuung stark zunahm. KCN bewirkt eine mit der Konzentration steigende Schädigung, die sich nicht nur durch einen steigenden Innendruck, sondern auch durch abnehmende Aktivität bemerkbar macht. Bei 10 mMol KCN leben etwa 2/3 der Versuchstiere und sind etwa normal turgeszent. In der 2 mMol KCN-Lösung ist die Aktivität sehr herabgesetzt. Bei einzelnen Tieren liess sich nicht immer feststellen, ob sie noch am Leben waren, da sie keine Reaktionen mehr zeigten, der Innendruck entsprach aber dem der anderen Tiere.

Werden Larven am Vorder- und Hinterende doppelt ligiert und sie dann der 20 % NaCl-Lösung ausgesetzt, so steigt der Innendruck anfänglich an (Abb. 19) bleibt einige Zeit auf einem leicht

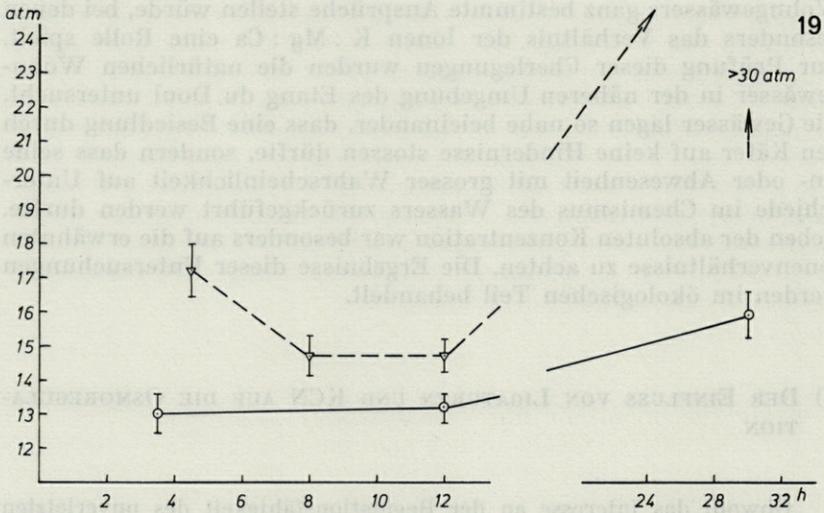


ABB. 19. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger NaCl-Lösung unter Einfluß von 0,5 mmol KCN (ausgezogene Kurve) und Ligaturen.

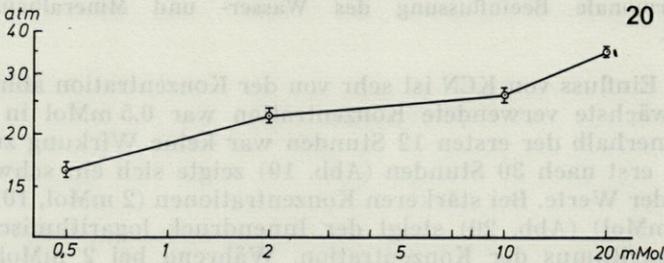


ABB. 20. — Osmotische Werte der Haemolymphe der Larven von *Berosus spinosus* in 20 %iger NaCl-Lösung bei steigender Konzentration von KCN.

erhöhten Niveau um gegen Ende des Versuches Werte über 38 atm zu erreichen. Allerdings war nicht immer sicher festzustellen, ob die Tiere noch am Leben waren.

Aus beiden Versuchen lässt sich ablesen, dass der hypotonische Innendruck nur von lebenden und nicht stark geschädigten Tieren aufrechterhalten werden kann. Die Kutikula allein vermag diese Leistung nicht zu vollbringen. Durch die Schnürungen waren auch alle Ausscheidungsmechanismen ausgeschlossen worden. Dass der Innendruck dennoch nur langsam ansteigt, deutet darauf hin, dass ein Teil der Regulationsmechanismen in der Kutikula oder Epidermis liegen muss. Diese Oberfläche nun ist, wie schon festgestellt,

wenig durchlässig. Die Versuche mit ligierten Larven zeigen weiter, dass nicht nur das Eindringen von Farbstoffen, sondern auch von Salz auf grossen Widerstand stößt. Die Kutikula ist also in der einen Richtung, in der die normalerweise auftretende osmotische Belastung wirksam ist, gegen Salze recht undurchlässig: das Eindringen von Salzen ist ebenso schwierig, wie der Austritt von Wasser, beides ist aber nicht unmöglich. Diese Schnürungsversuche harmonieren mit den Versuchen über die Transpiration, die weiter oben behandelt wurde. Der eben postulierte Regulationsmechanismus besteht wohl nur in einer sehr undurchlässigen Kutikula und nicht in einem aktiven Regulationsmechanismus der Körperoberfläche, der eine selektive Aufnahme oder Abgabe von Ionen oder Wasser ermöglicht. Zwar konnte WINSTON (1967) einen beschränkten Transport von Wasser durch die Insektenkutikula nachweisen, doch gilt das nicht für die Verhältnisse in stark hypertonen Medien. Die aktiven Mechanismen sind ausschließlich auf die resorbierenden Gewebe des Intestinaltraktes und die abscheidenden der Malpighischen Gefässe beschränkt.

Ähnliche Verhältnisse wurden auch an anderen Insektenlarven gefunden, bei denen durch Ligaturen die Körperöffnungen verschlossen worden waren. SUTCLIFFE (1961) konnte feststellen, dass die Inkorporierung von ^{24}Na in *Limnephilus*-Larven langsamer erfolgte, wenn den Larven die Mundöffnung verschlossen worden war. Bei an beiden Enden ligierten Larven nahm dagegen in Leitungswasser der Wassergehalt zu, da auch die Abgabe unterbunden war. Die prinzipiell gleichen Ergebnisse fand BEADLE (1939) an den Larven von *Aedes detritus*. Bei *Ephydra*-Larven fand NEMENZ (1960a), dass der osmotische Innendruck bei etwa 10 % Aussenkonzentration (verdünntes Salzseewasser) auf eine ähnlich Höhe stieg, wie bei den *Berosus*-Larven in 20 % NaCl-Lösung.

Der bisher allgemein bei Insekten nachgewiesene Ausscheidungsmodus überschüssiger Ionen durch die Malpighischen Gefässe und das Rectum gilt auch für Bewohner hyperhaliner Gewässer (vergl. z. B. RAMSAY, 1950, 1951 an *Aedes detritus*; BEADLE, 1939, u. a.). Die dazu nötige Wasseraufnahme durch Trinken wurde oft beschrieben (z.B. BEADLE, 1939; SCHALLER, 1949; KWARTIRNIKOFF, 1963) und spielt besonders in hypertonen Lösungen eine grosse Rolle für die Osmoregulation. Dass auch *Berosus spinosus* trinkt wurde durch die Aufnahme gefärbten Wassers in den Darm im Zuge der Vitalfärbungsversuche nachgewiesen.

Der Regulationsmechanismus von *Berosus spinosus* kann also als eine sehr wirkungsvoll arbeitende hyper- und hypotonische Regulation beschrieben werden, die am lebenden Tier auch bei langer Hungerzeit voll wirksam ist und sich durch eine weitgehend undurchlässige Körperoberfläche auszeichnet, andererseits aber auf die ionale Zusammensetzung des Aussenmediums reagiert.

VI. — ÖKOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN
AN *BEROSUS SPINOSUS* IN SW-FRANKREICH

Die oben besprochenen Untersuchungen wurden alle an Tieren aus dem Etang du Doul durchgeführt. Dieser Etang ist limnologisch noch kaum bearbeitet worden. Er liegt etwa 1 km östlich von Peyriac-de-mer, 10 km südl. von Narbonne (Aude) auf einer Halbinsel, die in den Etang de Bages et de Sigean ragt (Abb. 21). Der Etang du Doul liegt in einem fast kreisförmigen Becken von etwa 600 m Durchmesser. Er steht mit dem Etang de Bages et de Sigean nicht in offener Verbindung, doch ist er durch einen kleinen Kanal mit einer Saline verbunden, die ihr Wasser zum Teil aus dem Etang du Doul zum anderen Teil aus dem Etang de Bages et de Sigean bezieht. Durch diesen Kanal wird auch Wasser aus der Saline in den Etang du Doul geleitet, so dass der Wasserstand ziemlichen Schwankungen unterworfen ist. Die Abhänge des Beckens sind teils mit Macchie, teils mit Weingärten bestanden. Sie bestehen zum kleineren Teil aus harten oligozänen Kalken (Chatt), andererseits aus rezenten alluvialen Strandablagerungen. Die etwa 50 m hohen, steilen Hügel im Westen des Etang bestehen aus oligozänen Konglomeraten und sind mit Weingärten bepflanzt.

An den Ufern finden sich neben Tamarisken typische Halophyten, vor allem *Salicornia herbacea*. Im Wasser wuchert an den Steinen und am treibenden Holz *Enteromorpha sp.* und *Ulva sp.* In den dichten *Enteromorpha*-Rasen leben die Larven von *Berosus spinosus*. An den flachen Stellen der Westseite wird das losgerissene Algenmaterial oft in dicken Teppichen zusammengetrieben, die bei sinkendem Wasserstand auf dem flachen Ufer liegen beiben und austrocknen. Die Larven sind sowohl in den noch schwimmenden Algenwatten, als auch unter dem austrocknenden Material anzutreffen. Die älteren Larven graben sich gegen Ende des Sommers (Ende August) in den Boden ein, wo sie etwas über dem Niveau des Wasserspiegels in 2-5 cm Tiefe eine Verpuppungskammer bauen. Die ersten Puppen konnten 1962 schon Ende Juli beobachtet werden. Die meisten Puppenkammern enthielten zu dieser Zeit noch Larven. Die Puppenkammern liegen teils im lehmigen Sand, teils im Faulschlamm, wobei ihre Wand heller ist als die Umgebung. Die früher als in den anderen Jahren einsetzende Verpuppung im Jahre 1962 ist wahrscheinlich auf die durchschnittlich höheren Temperaturen des Frühjahrs zurück zu führen (vergl. : Résumé mensuel du Temps en France).

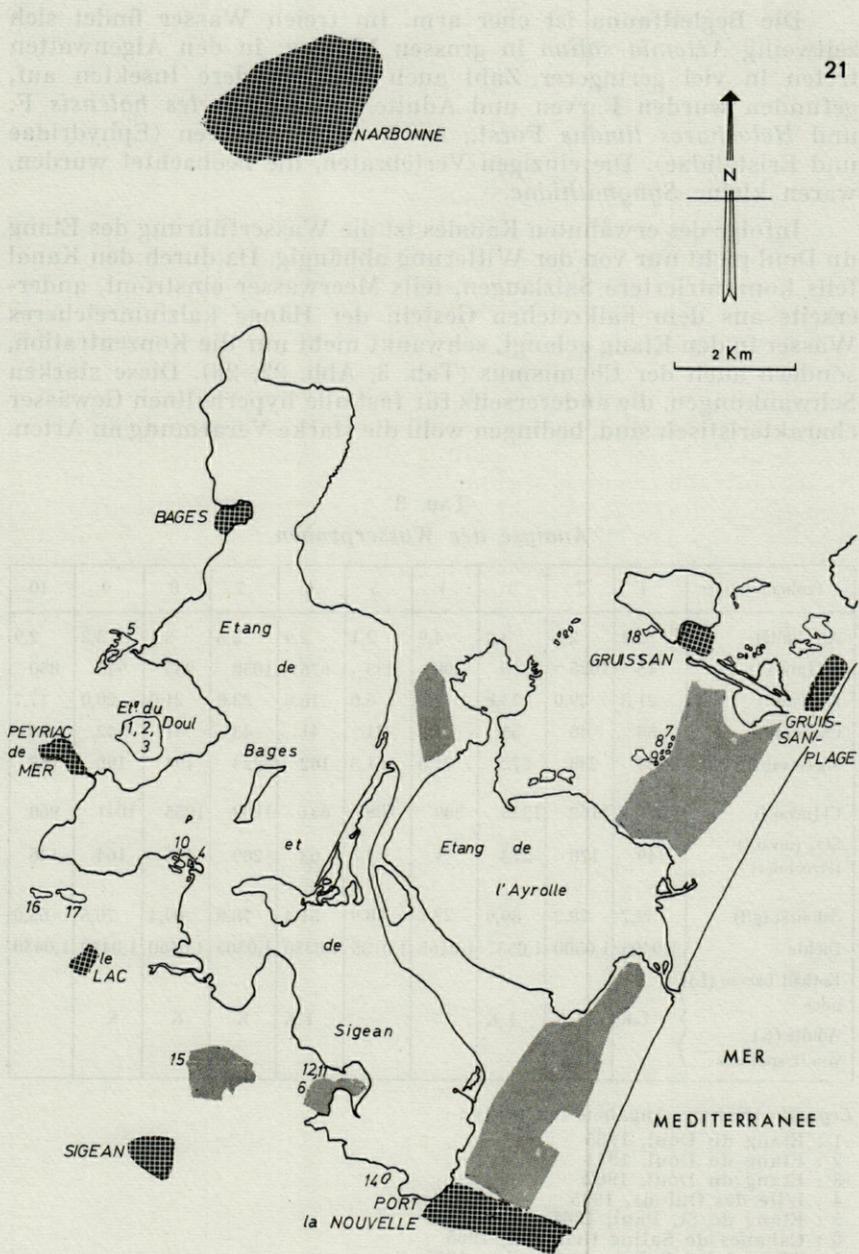


ABB. 21. — Karte des Untersuchungsgebietes. Grobes Raster : Ortschaften; feines Raster : Salinen; die Untersuchungsstellen sind durch Zahlen bezeichnet.

Die Begleitfauna ist eher arm. Im freien Wasser findet sich zeitweilig *Artemia salina* in grossen Mengen, in den Algenwatten treten in viel geringerer Zahl auch einige andere Insekten auf, gefunden wurden Larven und Adulte von *Deronectes halensis* F. und *Helochares lividus* Forst., sowie Dipterenlarven (Ephydridae und Eristalidae). Die einzigen Vertebraten, die beobachtet wurden, waren kleine *Syngnathidae*.

Infolge des erwähnten Kanales ist die Wasserführung des Etang du Doul nicht nur von der Witterung abhängig. Da durch den Kanal teils konzentriertere Salzlaugen, teils Meerwasser einströmt, andererseits aus dem kalkreichen Gestein der Hänge kalziumreicheres Wasser in den Etang gelangt, schwankt nicht nur die Konzentration, sondern auch der Chemismus (Tab. 3, Abb. 22, 23). Diese starken Schwankungen, die andererseits für fast alle hyperhalinen Gewässer charakteristisch sind, bedingen wohl die starke Verarmung an Arten.

TAB. 3
Analyse der Wasserproben

Probennummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Alkalinität	2,9	2,3	3,2	4,9	2,1	2,9	2,8	3,1	3,2	2,9
Na (mval/l)	745	1025	1175	290	235	675	1050	935	945	850
K (mval/l)	21,8	29,0	33,8	7,5	6,0	16,0	23,8	21,0	20,0	17,7
Ca (mval/l)	55	48	55	21	31	41	43	41	42	58
Mg (mval/l)	204	238	272	71,5	61,3	162	224	194	198	188
Cl (mval/l)	876	1162	1323	389	329	831	1132	1055	1041	968
SO ₄ (mval/l) (errechnet)	149	178	213	1	4,3	63	209	136	164	146
Salinität (g/l)	59,7	78,2	89,9	22,1	18,9	51,4	78,8	69,4	70,5	65,0
Dichte	1,0405	1,0500	1,0557	1,0165	1,0135	1,0350	1,0505	1,0460	1,0450	1,0430
Enthält Larven (L) oder Adulte (K) von <i>B. spinosus</i>	L,K	L,K	L,K			L,K	K	K	K	

Legende (Nähere Angaben im Text) :

- 1 : Etang du Doul, 1965
- 2 : Etang du Doul, 1961
- 3 : Etang du Doul, 1962
- 4 : L'île des Oulous, 1965
- 5 : Etang de St. Paul, 1965
- 6 : Cabanes de Saline Grimaud, 1965
- 7 : Tümpel bei Saline de Reprise, 1965
- 8 : » » » » 1965
- 9 : » » » » 1965
- 10 : L'île des Oulous, 1965.

Während der drei Sommer, in denen Beobachtungen durchgeführt wurden, hatte der Etang im Jahre 1965 den tiefsten Wasserstand. Während des ganzen Sommers strömte Wasser durch den Kanal ein. Der höchste Wasserstand wurde 1962 beobachtet, wo er von 14. V. bis 27. VI. praktisch gleich blieb und erst Ende Juli etwas absank. Durch den Kanal strömte gelegentlich Wasser aus dem Etang. 1961 sank der Wasserstand während der Beobachtungsperiode (Mitte Juli bis Mitte August) in folge Verdunstung beständig ab, der Kanal war nicht in Tätigkeit. Am 18. August war der Wasserstand etwa so hoch wie im Jahre 1965. Dennoch ist die Gesamtkonzentration jedes Mal anders und ändert sich nicht proportional mit dem Wasserstand (Tab. 3, Abb. 22). Zur Zeit des tiefsten Wasserstandes (1965) betrug die Salinität $59,7\text{‰}$, bei etwa gleichem Wasserstand 1961: $78,2\text{‰}$ und 1962, auch gegen Ende der Beobachtungsperiode $89,9\text{‰}$. Auf die damit Hand in Hand gehenden Änderungen im Chemismus wird weiter unten noch einzugehen sein. Für 1960 geben PETIT & MIZOULE (1962) eine Salinität von $70,30\text{‰}$ an, in früheren Jahren betrug seine Konzentration gelegentlich (XI. 1956) sogar nur $34,76\text{‰}$, war aber meist in der Größenordnung der hier angegebenen Werte (Abb. 22) (PETIT & SCHACHTER, 1958).

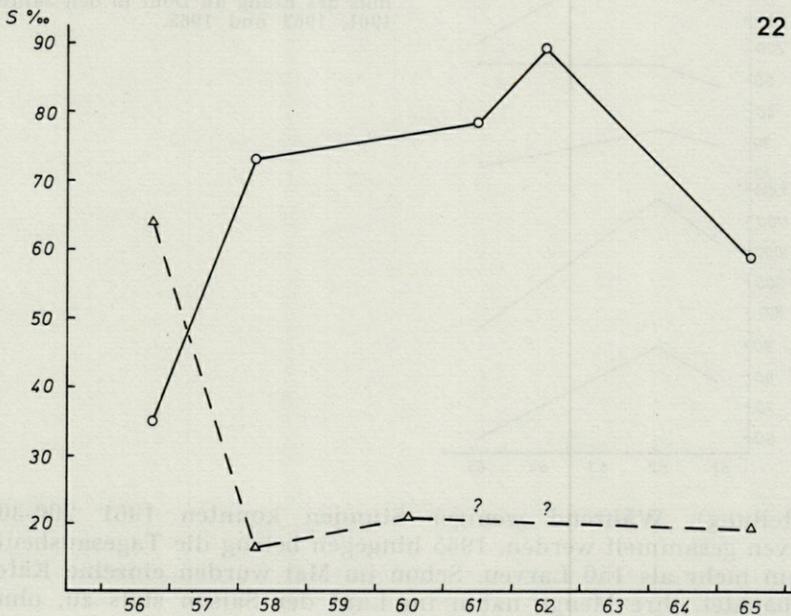


Abb. 22. — Änderungen der Salinität des Etang du Doul (ausgezogene Kurve) und des Etang St. Paul (strichlierte Kurve) in den Jahren 1956-1965. z. T. nach PETIT & MIZOULE und PETIT & SCHACHTER.

Berosus spinosus war stets in grossen Mengen anzutreffen, nur im letzten Jahr hatte seine Menge abgenommen, wahrscheinlich infolge der sehr intensiven Mückenbekämpfung durch Insektizide, die im vorausgehenden Frühjahr erfolgt war (PETIT, mündliche

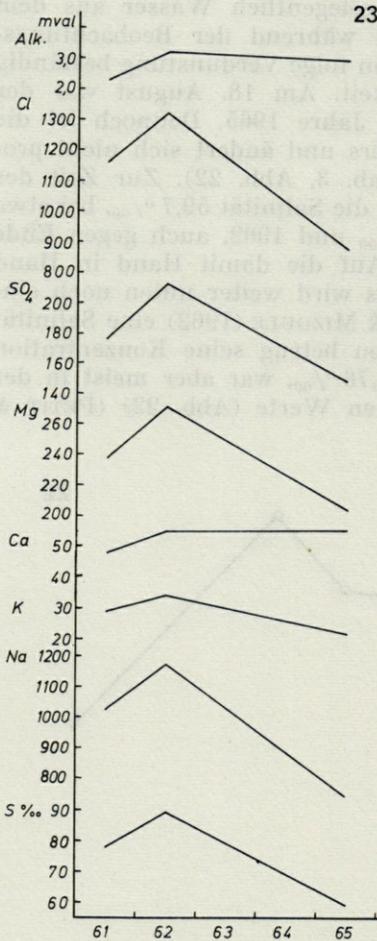


ABB. 23. — Änderungen im Chemismus des Etang du Douil in den Jahren 1961, 1962 und 1965.

Mitteilung). Während weniger Stunden konnten 1961 200-300 Larven gesammelt werden, 1965 hingegen betrug die Tagesausbeute kaum mehr als 150 Larven. Schon im Mai wurden einzelne Käfer beobachtet, ihre Menge nahm im Lauf der Saison stets zu, ohne dass die Menge der Larven merkbar geringer wurde.

In der näheren Umgebung des Etang du Douil befinden sich eine grössere Anzahl kleinerer Gewässer, die als potentielle Wohn-

gewässer von *B. spinosus* anzusprechen waren. Eine Untersuchung der meisten dieser am 2., 3. und 4. VIII. 1965 (Abb. 21) zeigte, dass viele auf der Karte verzeichnete Gewässer zu diesem Zeitpunkt eingetrocknet waren und daher für *Berosus spinosus* keine Lebensmöglichkeit boten. Von einigen Gewässern wurden Wasserproben mitgenommen und in Wien analysiert (Tab. 3). Im Folgenden sollen die einzelnen Gewässer kurz charakterisiert werden.

Im Gegensatz zum Etang du Doul liegen alle anderen Gewässer in alluvialen Strandablagerungen.

Cabanes de Saline Grimaud (bei Port-la-Nouvelle) (Abb. 21, Tab. 3, Nr. 6, 11, 12) : untersucht wurden einige Abflussgräben der Gradierbecken die einen dichten Blaualgenbewuchs aufwiesen. Während einiger Besuche (VII, VIII. 1965) wurden stets die gleichen Verhältnisse vorgefunden. Unter den dichten Algenwatten, bzw. in den Blaualgenrasen fanden sich sowohl Käfer als auch Larven. Einmal konnte ein *Syngnathus sp.* beobachtet werden, am Ufer flogen zahlreiche Dipteren (Ephydriden). Die Salinität eines untersuchten Grabens (Nr. 6, Probenentnahme am 3. VIII. 1965) betrug 51,4 ‰, ein anderer Graben mit schwacher Strömung hatte am 26. VII. eine Salinität von 60 ‰, ein altes Gradierbecken mit stehendem Wasser 62 ‰ (Salinität aus Dichte berechnet). Die drei Gewässer hatten etwa gleich dichten Algenbewuchs, *B. spinosus* war in allen gleich häufig.

Tümpel bei Salin de Reprise (bei Gruissan) (Abb. 21, Tab. 3, Nr. 7, 8, 9) : westl. der Salin de Reprise liegt ein Rudealgelände, in dem sich einige 1-2 m tiefe Tümpel von 10-50 m Durchmesser finden, die weder Zu- noch Abfluss haben. Einige dieser Tümpel liegen in feinem Ton und sind stark getrübt, die anderen besitzen eine mehr oder weniger starke Faulschlammsschicht, sind viel weniger trüb, haben einen reichen Algenbesatz und riechen zum Teil sehr deutlich nach H₂S. Die getrübten Tümpel enthalten fast keine Algen. Eine Untersuchung zeigte, dass in keiner dieser trüben Lacken *B. spinosus* zu finden war, nur in drei der veralgten Tümpel fanden sich viele Adulte, jedoch keine Larven. Ausser einiger Larven anderer Käfer (? *Deronectes sp.*) lebten im größten dieser Tümpel (Nr. 7) Mengen von *Gammarus sp.* Die Salinität war in allen Fällen hoch, im größten Tümpel betrug sie 78,8 ‰, in den beiden kleineren 69,4 ‰ bzw. 70,5 ‰.

Mourel du Teule (bei Port-la-Nouvelle) (Abb. 21, Nr. 14) : ein kleiner Tümpel, etwa 70 m Durchmesser. Kreisrund, neben der Strasse gelegen. Am 26. VII. 1965 fast völlig eingetrocknet, dicke Algenschichten bedeckten den Boden, darunter noch feucht. Einige adulte *Berosus*, keine Larven, viele Ephydriden (Larven, Puppen und Adulte), Tipulidenlarven.

L'île des Oulous (Abb. 21, Tab. 3, Nr. 4, 10) : zwei der eingezeichneten Tümpel enthielten Wasser, einer davon steht über einem ganz schmalen Durchlass mit dem Etang des Bages et de Sigean in Verbindung. Dieser enthält *Ulva sp.* (non *lactuca*!), *Zostera* und ist am Rande mit *Phragmites* bestanden. Auf den abgestorbenen Pflanzenteilen im Wasser ist *Idothea* häufig, *Berosus* fehlt (Nr. 4), Salinität 22,1 ‰. Der zweite Tümpel ist durch einen etwa 20 m breiten Landstreifen, der offensichtlich selten überflutet wird vom Etang und vom ersten Tümpel getrennt, enthält sehr wenig Algen, etwas abgestorbenes Seegras. Der Boden ist kiesig, das Wasser ganz klar, etwa 40 cm tief, an Tieren wurde gefunden : *Gammarus sp.*, einige Eristalidenlarven, *Berosus* fehlt (Nr. 10), Salinität 65,0 ‰.

Etang de St. Paul (Abb. 21, Tab. 3, Nr. 5) : Der Etang de St. Paul wird durch die auf einem Damm verlaufende Strasse Peyriac-de-mer - Bages vom Etang des Bages et de Sigean getrennt. Dieser Damm hat einige kleine Durchstiche, so dass ein ständiger, wenn auch geringer Wasseraustausch mit dem Etang de Bages et de Sigean möglich ist. Da kein regelmässiger Süßwasserzufluß besteht, ist die Salinität höher als im anschliessenden Teil des Etang de Bages et de Sigean. Zur Zeit der Probenentnahme betrug die Salinität 18,9 ‰, PETIT & MIZOULE (1962) haben für 1960 Salinitäten von 19,12 ‰ und 20,88 ‰ angegeben, während gleichzeitig in nächster Nähe im grossen Etang des Bages 17,31 ‰ herrschten. (Die Salinitätsbestimmungen von PETIT & MIZOULE gehen auf Cl-Titrationen zurück, während die hier vorliegenden Angaben stets aus den Wasseranalysen errechnet wurden. Bei den thalassohalinen Gewässern ist der daraus resultierende Fehler gering, beim Etang du Doul ist er etwas grösser, aber auch nicht gravierend). In früheren Jahren schwankte die Salinität noch stärker und erreichte viel höhere Werte (PETIT & SCHACHTER, 1958), der höchste gemessene Wert war 64,64 ‰ (am 9. IX. 1956), der geringste 16,72 ‰ (am 3. IV. 1958) (Abb. 22). Im Etang St. Paul findet man an Algen hauptsächlich *Cladophora sp.* und *Enteromorpha intestinalis*, in Bruchten steht am Ufer *Juncus sp.* Die fauna ist reich an Isopoden (*Idothea baltica* und *Sphaeroma sp.*, det. MIZOULE) und Mollusken, besonders kleine Schalen von *Cardium sp.* und *Hydrobia sp.*. *Berosus* wurde an verschiedenen Stellen und zu verschiedenen Zeiten gesucht, aber nie angetroffen.

Graben der Grande Saline (bei Sigean) (Abb. 21, Nr. 15) : ein tiefer Graben neben der Strasse, dicht mit Algenwatten bewachsen, enthielt nie *Berosus*. Die Salinität wechselte sicher stark, wenn auch der Wasserstand meist etwa gleich war. 1962 bestimmte DIETZ (1964) die Salinität mit 73 ‰.

Gräben in der Saline de La Palme (bei La Palme, ausserhalb der Karte in Abb. 21, etwa 10 km südlich) : in den stark konzentrierten Abzugsgräben konnte neben dicken Algenwatten *Artemia salina* gefunden werden, jedoch keine Insekten. Ephydriden flogen zwar in Mengen, Larven waren keine vorhanden, *Berosus spinosus* fehlt.

Strandsee süd. von Port la Nouvelle : sehr seicht, enthält Meerwasser, etwas *Ulva sp.*, vereinzelt Ephydralarven, *Berosus* fehlt.

L'Œil de Chat (bei Le Lac) (Abb. 21, Nr. 16, 17) : der westlichere der beiden Tümpel (Nr. 16) völlig eingetrocknet, der andere enthält Süsswasser, ist an den Rändern stark verschilft. *Berosus* wurde nicht gefunden.

Tümpel westl. von Gruissan an der Strasse nach Tournebellette (Abb. 21, Nr. 18) : reicher Schilfbewuchs an den Rändern, sehr flach, Süsswasser, *Berosus* wurde nicht gefunden.

Die Larven von *B. spinosus* leben, wie schon oben erwähnt, stets in den Algenwatten, von denen sie sich ernähren. Die Nahrungsaufnahme selbst konnte nicht beobachtet werden, da die Tiere bei der geringsten Störung jegliche Bewegung einstellen. Der Darminhalt, der oft durch die Körperdecke durchschimmert, ist grün und enthält Bruchstücke von Algenfäden. Trotzdem die Tiere oft lange ohne Nahrung gehalten wurden, konnte nie Kannibalismus beobachtet werden. Die Larven sind also trotz der schlanken Mandibel die auf eine räuberische Lebensweise zu deuten scheinen, Pflanzenfresser. Obwohl BØVING & HENRIKSEN (1938) daran zweifeln, muss man WILSON (1923) recht geben, der die *Berosus*-larven als harmlose Pflanzenfresser beschrieb. An Feinden kommen für die Larven fast nur andere räuberische Insektenlarven in Frage, wie sie in den obigen Aufstellungen erwähnt wurden. Die Adulten dagegen dürften in erster Linie von Vögeln, besonders Möven (*Larus ridibundus*) erbeutet werden, die an manchen Gewässern in größeren Mengen auftreten. Am Etang du Doul wurden auch Limicole beobachtet, die wahrscheinlich auf die Käfer Jagd machen. Bei Magenuntersuchungen fanden AGUESSE & BIGOT (1959) allerdings, dass nur die Lachseeschwalbe (*Geochelidon nilotica*) Larven und Adulte von Wasserkäfern gefressen hatte, während die anderen kleinen Limicolen diese Kost verschmähten.

Wie aus der obigen Aufstellung ersichtlich, wurde *Berosus* im Untersuchungsgebiet nie in Wässern unter etwa 50‰ Salinität angetroffen. Das bedeutet aber nicht, dass er nicht auch in weniger konzentrierten Gewässern vorkommen könnte. Nach CHIESA (1959) ist *Berosus spinosus* ein Bewohner « brackiger Gewässer » (« in acque semisalate litoranee »). Seine Angaben beziehen sich aber offensichtlich nicht auf genaue Untersuchungen, ausserdem verwen-

det er den Ausdruck « semisalate » nur, um vom Süßwasser abweichende Bedingungen zu kennzeichnen; eine Aussage über die tatsächliche Konzentration ist damit nicht verbunden. Da alle Probenentnahmen im Sommer erfolgten, also zu einer Zeit geringen Wasserstandes, ist die Konzentration höher als nach den Winterregen. Die Wasserstandsschwankungen dieser abflusslosen Gewässer sind ja sehr stark, mit ihnen Hand in Hand gehen aber auch starke Konzentrationsschwankungen. Bei den hier untersuchten Gewässern kann dies nur für den Etang du Doul belegt werden, dessen Konzentration und Zusammensetzung schon bei diesen wenigen Untersuchungen stark schwankte. Diese Konzentrationsschwankungen treten auch in den anderen Etangs auf (PETIT & MIZOULE, 1962; PETIT & SCHACHTER, 1958) dabei werden die Salinitätsgrenzen der Venediger Nomenklatur leicht überschritten, wie dies AGUESSE (1957) für die im allgemeinen geringer konzentrierten Gewässer in der Camargue nachgewiesen hat. Im Sommer 1965 waren alle Wohngewässer von *Berosus spinosus* hyperhalin, während des Winterhalbjahres dagegen werden sicher die meisten bis in mixohaline Bereiche verdünnt. Dabei bleibt unberücksichtigt, dass bei Inlandsalzgewässern, und als solche können die mit dem Meer nicht in Austausch stehenden betrachtet werden, die chemischen Unterschiede oft so gross sind, dass die Konzentrationsunterschiede und schwankungen in ihrer Bedeutung in den Hintergrund treten können (vergl. auch LÖFFLER, 1960; BEADLE, 1943). Letzterer Fehler haftet prinzipiell auch der Einteilung von AGUESSE an, da es dieser Autor in der Camargue aber nur mit thalassohalinen Gewässern zu tun hat, spielen die chemischen Unterschiede dort keine Rolle. Bei Gewässern mit starken Unterschieden in der Ionenzusammensetzung ist jedoch auch die Einteilung von AGUESSE nicht unbedingt anwendbar, sondern es muss, je nach dem Ziel der Untersuchung, der chemische oder Konzentrationsaspekt im Vordergrund stehen.

Wie aus Tab. 3 ersichtlich, bestehen alle hier untersuchten Gewässer im wesentlichen aus eingedicktem oder verdünntem Meerwasser, sind also nach BOND (1935) als thalassohalin anzusprechen. In der Ionenzusammensetzung finden sich dessen ungeachtet einige Unterschiede, insbesondere in der Relation der drei Kationen Kalium, Kalzium und Magnesium (Tab. 3, Abb. 24) Schon im Etang du Doul bewirkt die Konzentrationsveränderung Verschiebungen in den Ionenverhältnissen (Abb. 23). Die Absolutwerte der Konzentration von Na, Mg, Cl, und SO_4 verändern sich parallel mit der Konzentration. Bei starker Verdünnung bleibt die K-Konzentration etwas höher, während die Ca-Konzentration und die Alkalinität mit der Konzentrationszunahme zwar anstiegen (1961-62), bei Abnahme (1962-65) dagegen gleich blieben. Das führt zu einer relativen Anreicherung an Ca und, in geringerem Maße, auch an K. Während der starken Konzentrationszunahme 1961-62 blieb die relative Kon-

zentration der Ionen etwa gleich. Daher liegen die Punkte für diese beiden Jahre auf Abb. 24 eng nebeneinander, während der Punkt für 1965 weit abseits liegt.

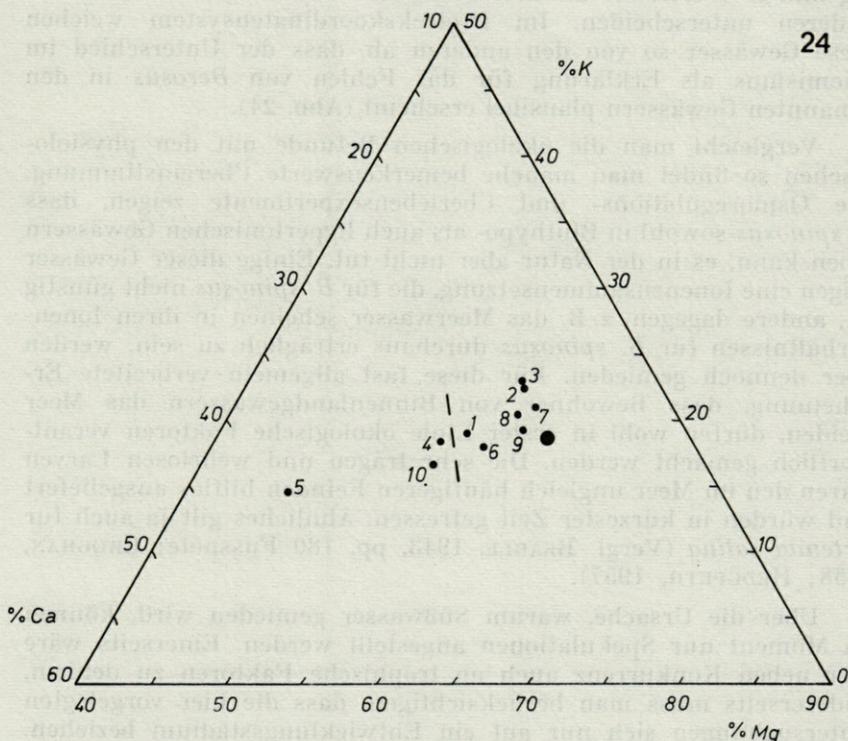


Abb. 24. — Prozentverhältnisse der Kationen K, Ca und Mg in den untersuchten Gewässern (1-10) und im Meerwasser (grosser Punkt). Links von der strichlierten Linie die Gewässer ohne *Berosus*-Besatz.

Neben der beschriebenen Schwankung der Salinität zeichnet sich der Etang du Doul also auch durch eine chemische Instabilität aus, die natürlich starken Einfluss auf die Besiedlung hat. Vergleicht man den Etang du Doul mit den anderen Gewässern, so ist für diese Ähnliches zu erwarten, obwohl nur je eine Analyse vorliegt. Im Ganzen gesehen schwanken die Werte der einzelnen Ionen in den Gewässern mehr oder weniger abhängig von der Konzentration und man kann sagen, dass hier eine Anzahl prinzipiell thalassohaliner Gewässer vorliegt, die sich aber doch in ihrem Chemismus merklich, und für manche Tiere entscheidend, unterscheiden.

Versucht man nämlich, die Verteilung von *B. spinosus* in den untersuchten Gewässern auf einen abiotischen Faktor zurück-

zuführen, so ergibt sich, dass weder die Konzentration, noch edaphische Faktoren sich als Erklärung anbieten. Berechnet man die Ionenverhältnisse, so ergeben sich nur bei den drei Kationen Ca, Mg und K Werte, die die drei Gewässer ohne *B. spinosus* von den anderen unterscheiden. Im Dreieckskoordinatensystem weichen diese Gewässer so von den anderen ab, dass der Unterschied im Chemismus als Erklärung für das Fehlen von *Berosus* in den genannten Gewässern plausibel erscheint (Abb. 24).

Vergleicht man die ökologischen Befunde mit den physiologischen so findet man manche bemerkenswerte Übereinstimmung. Die Osmoregulations- und Überlebensexperimente zeigen, dass *B. spinosus* sowohl in Bluthypo- als auch hypertonischen Gewässern leben kann, es in der Natur aber nicht tut. Einige dieser Gewässer zeigen eine Ionenzusammensetzung, die für *B. spinosus* nicht günstig ist, andere dagegen, z. B. das Meerwasser scheinen in ihren Ionenverhältnissen für *B. spinosus* durchaus erträglich zu sein, werden aber dennoch gemieden. Für diese fast allgemein verbreitete Erscheinung, dass Bewohner von Binnenlandgewässern das Meer meiden, dürfen wohl in erster Linie ökologische Faktoren verantwortlich gemacht werden. Die sehr trägen und wehrlosen Larven wären den im Meer ungleich häufigeren Feinden hilflos ausgeliefert und würden in kürzester Zeit gefressen. Ähnliches gilt ja auch für *Artemia salina* (Vergl. BEADLE, 1943, pp. 180 Fussnote; CROGHAN, 1958; HEDGPETH, 1957).

Über die Ursache, warum Süßwasser gemieden wird, können im Moment nur Spekulationen angestellt werden. Einerseits wäre hier neben Konkurrenz auch an trophische Faktoren zu denken, andererseits muss man berücksichtigen, dass die hier vorgelegten Untersuchungen sich nur auf ein Entwicklungsstadium beziehen. So kann z. B. bei den Häutungen eine grössere Empfindlichkeit gegenüber hypotonischen Lösungen bestehen, oder es kann ein nicht untersuchtes Stadium, z. B. die Eilarve, besonders empfindlich sein. Es wäre auch daran zu denken, dass die konzentriertere Lösung Parasitismus oder Verpilzung verhindern könnte.

Hypertonische Lösungen werden von *Berosus spinosus* sowohl im Experiment, als auch in der Natur gut vertragen. Reine, nicht zu sehr konzentrierte NaCl-Lösungen erlauben nicht nur wochenlanges Überleben, sondern auch der osmotische Druck der Haemolymphe steigt nicht über ein zellphysiologisch erträgliches Maß. Stärker konzentrierte Lösungen werden wenigstens für kurze Zeit ertragen. In der Natur kann eine Konzentrationssteigerung dieses Ausmaßes im Sommer leicht vorkommen, so dass es für die Altlarven sehr wichtig ist, diese Konzentrationen wenigstens kurzfristig überdauern zu können. In nicht zu hohen Konzentrationen werden auch andere Salze als NaCl ($MgSO_4$, Na_2SO_4) für eine Weile gut

ertragen. Ihre Ionen spielen in den hyperhalinen Seewassertümpeln, in denen *B. spinosus* lebt, eine besondere Rolle. Am wenigsten gut vertragen wird KCl. Das steht sowohl damit in Übereinstimmung, dass Kalium das physiologisch am schlechtesten verträgliche Ion ist, als auch damit, dass es im Meerwasser in geringerer Menge vorkommt, als die anderen Ionen Na, Mg, oder sogar Ca.

Unter erhöhter osmotischer Belastung ist die gemeinsame Einwirkung von K und Mg für die Osmoregulation günstiger als die Wirkung von K und Ca. Damit stimmt überein, dass die Wohngewässer einen höheren Mg-Gehalt haben. Die Anionen haben demgegenüber nur geringe Bedeutung für die Osmoregulation. Auch in den natürlichen Wässern ist Chlorid das ausschlaggebende Ion, die anderen spielen eine untergeordnete Rolle.

Die Tatsache, dass ein Organismus seiner Umwelt angepasst ist, und in ihr optimal zu leben vermag, lässt sich durch züchterische Methoden meist leicht beweisen. Eine Erklärung ist schwieriger beizubringen. In diesem Fall hat die experimentelle Untersuchung ergeben, dass die Osmoregulation durch die Ionenzusammensetzung des Wohngewässers ebenso beeinflusst wird, wie durch die Konzentration. In Fällen, in denen die Ionenverhältnisse, und zwar insbesondere der Ionen K, Ca, und Mg, nicht günstig sind, kann trotz sonst geeigneter Umstände wie Konzentration, Nahrung, Temperatur etc. ein Gewässer nicht besiedelt werden, weil die lebensnotwendige Innenkonzentration nicht aufrechterhalten werden kann.

ZUSAMMENFASSUNG

Verschiedene physiologische und ökologische Aspekte des Salzwasser-bewohnenden Hydrophiliden *Berosus spinosus* werden untersucht.

1) Die osmotische Toleranz der Larven gegenüber hypo- und hypertonischen Lösungen ist gross. Auch in 6,5 %igen KCl-Lösung lebten die Tiere mindestens 6 Tage, in schwachen NaCl-Lösungen betrug die Überlebensdauer mehr als 20 Tage und war deutlich konzentrationsabhängig. In destilliertem Wasser leben die Tiere über 1 1/2 Monate.

2) Durch Transpirationsversuche wurde festgestellt, dass die Kutikula für Wasser wenig durchlässig ist. Eine Regulation der Transpiration konnte nicht nachgewiesen werden.

3) Der normale osmotische Wert der Haemolymphe der Larven beträgt 12,8 atm (= 3,27 mMol NaCl). In destilliertem Wasser sinkt er auf etwa 8 atm, im Meerwasser beträgt er etwa 10 atm, ebenso

in einer isotonischen Glukoselösung. In 20 %igen NaCl-Lösungen steigt der Wert auf etwa 13 atm. Der Anstieg erfolgt nicht gleichmässig mit der Aussenkonzentration, sondern es lassen sich einige bevorzugte Niveaus erkennen.

4) Die Einstellung eines bestimmten Gleichgewichtes wird durch den Zusatz weiterer Ionen in charakteristischer Weise beeinflusst, wobei nicht nur die Art des Ions, sondern auch dessen Konzentration eine wesentliche Rolle spielen. Die Kationen lassen sich dabei in 2 Gruppen anordnen, die etwa entgegengesetzte Wirkungen haben. Zur ersten Gruppe gehört Li, Rb, Cs, Mg und Ba, zur zweiten Ca und Sr, während K eine Mittelstellung einnimmt.

5) Bei gemeinsamer Einwirkung zweier Kationen zeigt sich, dass ihre Gruppenzugehörigkeit im obigen Sinn keine antagonistische Bedeutung hat, da sich die Wirkungen nicht aufheben, sondern gelegentlich verstärken. Nur das Ca-Ion wirkt in allen Fällen dämpfend auf die Schwankungen im Kurvenverlauf.

6) Anionen (Sulfat und Bikarbonat) haben ebenfalls einen, wenn auch geringen, Einfluss auf die Osmoregulation.

7) Durch doppelte Ligaturen und Vergiftung durch KCN wird nachgewiesen, dass nur von lebenden unbeschädigten Tieren der stark hypotonische Wert der Haemolymphe aufrecht erhalten werden kann. Die Versuche mit ligierten Larven untermauern die geringe Durchlässigkeit der Kutikula, die schon bei den Transpirationsversuchen festgestellt worden war.

8) An der französischen Mittelmeerküste wurde *Berosus spinosus* stets nur in Gewässern mit über 50 ‰ Salinität angetroffen. Eine Anzahl dieser Gewässer wurde analysiert, zu einigen werden limnologische Beobachtungen mitgeteilt. Die Verteilung von *Berosus spinosus* lässt sich aus dem Verhältnis Ca : K : Mg erklären. Die gemiedenen Gewässer zeigen Ionenverhältnisse, bei denen die physiologischen Experimente eine schlechtere Osmoregulationsfähigkeit der Larven erwarten lassen.

RÉSUMÉ

Les aspects physiologiques et écologiques de l'Hydrophilide des eaux salées *Berosus spinosus* sont étudiés.

1) La tolérance osmotique des larves vis-à-vis des solutions hypo- et hypertoniques est importante. Même dans des solutions de KCl à 6,5 %, les animaux restaient vivants pendant au moins 6 jours; dans des solutions faibles de NaCl, la durée de survie

dépassait 20 jours et était nettement dépendante de la concentration. Dans l'eau distillée, les animaux vivent plus d'un mois et demi.

2) Des expériences de transpiration ont démontré que la cuticule est peu perméable à l'eau. Une régulation de la transpiration n'a pu être mise en évidence.

3) La valeur osmotique normale de l'hémolymphe des larves est de 12,8 atm (= 3,27 Mol Na Cl). Dans l'eau distillée, elle descend à 8 atm environ; dans l'eau de mer, elle est de 10 atm à peu près, comme dans une solution de glucose isotonique. Dans des solutions de NaCl à 20 %, la valeur monte à 13 atm environ. Cette augmentation n'est pas proportionnelle à la concentration externe. Elle se fait de manière discontinue, par phases successives.

4) L'obtention de l'équilibre osmotique est influencée par l'addition d'autres ions et varie suivant leur nature et leur concentration. Les cations peuvent être divisés en deux groupes qui ont une action plus ou moins opposée. Font partie du premier groupe Li, Rb, Cs, Mg et Ba; du deuxième Ca et Sr, K ayant une position intermédiaire.

5) L'influence combinée de deux cations montre que l'appartenance aux groupes mentionnés sous 4) n'est pas liée à une action antagoniste; les actions ne s'annulent pas, mais s'amplifient parfois. Seul l'ion Ca a toujours une action déterminante sur les fluctuations au cours de la courbe.

6) Des anions (sulfate et bicarbonate) ont également une influence mais peu importante sur l'osmorégulation.

7) Par des ligatures doubles et l'intoxication par KCN, il est prouvé que seuls les animaux vivants et intacts peuvent maintenir la valeur fortement hypotonique de l'hémolymphe. Les expériences faites avec des larves qui avaient subi des ligatures renforcent la conception d'une faible perméabilité de la cuticule qui a déjà été observée lors des expériences de transpiration.

8) Sur la côte méditerranéenne française, *Berosus spinosus* vit toujours dans des eaux dont la salinité dépasse 50 ‰. Une certaine quantité de ces eaux a été analysée; des observations limnologiques sur quelques-unes sont rapportées. La distribution de *Berosus spinosus* peut être expliquée par la relation Ca : K : Mg. Les eaux non habitées montrent des conditions ioniques dans lesquelles les expériences physiologiques devraient probablement être caractérisées par une capacité plus faible d'osmorégulation des larves.

SUMMARY

Several ecological and physiological aspects of *Berosus spinosus* are described, a Hydrophilid beetle living in saline waters.

1) The larvae are highly tolerant against hypo- and hypertonic media. Even in KCl — solutions of 6.5 % the animals live 6 days at least, in diluted NaCl-solutions they survive more than 20 days. Here the survival depends on the concentration of the solution. In distilled water the animals survived one month and a half.

2) Transpirations experiments showed, that the cuticle has a low permeability to water. Transpiration evidently cannot be regulated.

3) The normal osmotic value of the larval haemolymph is 12.8 atm (= 3.27 mmol NaCl). In distilled water it decreases to about 8 atm, in sea water and in sea water-isotonic glucose solution it approaches 10 atm. The osmotic value increases to 13 atm in 20 % NaCl. This increase is not continuous, several preferred levels can be recognised.

4) Any osmotical balance is characteristically modified by addition of further ions. This modification is influenced not only by the kind of ion, but also by their relative concentration. The cations can be arranged in two groups of approximately opposite effects. The first group consists of Li, Rb, Cs, Mg, and Ba, the later of Ca, and Sr, while K takes an intermediate position.

5) Combined application of two cations shows, that these two groups are not antagonists, as there is no annulation of their respective effects but some times even an intensification. The Ca-ion only has a repressive effect in every case.

6) Anions (sulphate and hydrocarbonate) show only a weak influence on osmoregulation.

7) By double ligating and poisoning of the larvae with KCN it could be proved that the living and unhurt animals are able to regulate only to the highly hypotonic values of the haemolymph. The experiments with ligated larvae corroborate the assumption of a low permeability of the cuticle, as determined by transpiration experiments.

8) *Berosus spinosus* was found in water bodies of more than 50 % salinity only. Several of these waters were analysed ; limnological data are given for some of them. The distribution of *Berosus spinosus* can be explained by the ratio of Ca : K : Mg. In the waters avoided by the animals the ratios of these ions are physiologically unfavourable for the larvae as proved by the osmoregulation experiments.

SUMMARY

Several ecological and physiological aspects of *Berosus spinosus* are described. A Hydrophilid beetle living in saline waters.

LITERATURVERZEICHNIS

- AGUESSE, P., 1957. La classification des eaux poikilohalines, sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. *Vie Milieu*, 8 : 341-365.
- AGUESSE, P. & L. BIGOT, 1959. Les coléoptères Hydracanthares de Camargue : Essai écologique et faunistique. *Terre Vie*, 106 (1) : 128-148.
- BARNES, R.S.K., 1967. The osmotic behaviour of a number of grapsoid crabs with respect to their differential penetration of an estuarine system. *J. exp. Biol.*, 47 : 535-551.
- BEADLE, L.C., 1939. Regulation of the haemolymph in the saline water mosquito *Aedes detritus* Edw. *J. exp. Biol.*, 16 : 346-362.
- BEADLE, L.C., 1943. Osmotic regulation and the faunas of inland water. *Biol. Rev.*, 18 : 172-183.
- BEADLE, L.C., 1957. Comparative physiology : osmotic and ionic regulation in aquatic animals. *Ann. Rev. Physiol.*, 19 : 329-358.
- BEADLE, L.C. & J. SHAW, 1950. Retention of salt and the regulation of the nonprotein nitrogen fraction in the blood of the aquatic larva, *Stalis lutaria*. *J. exp. Biol.*, 27 : 96-109.
- BEAMENT, J.W.L., 1945. The cuticular lipoids of insects. *J. exp. Biol.*, 21 : 115-131.
- BEAMENT, J.W.L., 1954. Water transport in insects. *Symp. Soc. exper. Biol.*, 8 : 94-117.
- BERGER, E., 1929. Unterschiedliche Wirkungen gleicher Ionen und Ionen-gemische auf verschiedene Tierarten (Ein Beitrag zur Lehre vom Ionenantagonismus). *Pflüger's Arch. ges. Physiol.*, 223 : 1-39.
- BETHE, A., 1934. Entgiftung isotonischer Natriumchlorid-Lösungen durch Kalium (aber nicht Calcium) bei einigen marinen Crustaceen. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.*, 234 : 645-647.
- BOND, R.M., 1935. Investigations of some Hispanolian lakes (Dr. R.M. Bond's expedition). II. Hydrology and hydrography. *Arch. Hydrobiol.*, 28 : 137-161.
- BOONE, E. & L.G.M. BAAS-BECKING, 1931. Salt effect on eggs and nauplii of *Artemia salina* L. *J. gen. Physiol.*, 14 : 753-763.
- BØVING, A.G. & K.L. HENRIKSEN, 1938. The developmental stages of the danish Hydrophilidae (Ins., Coleoptera). *Vidensk Medd. Dansk. nat. Foren.*, 102 : 27-162.
- BUCK, J.B., 1953. Physical properties and chemical composition of insect blood. In *Insect Physiology*, ed. : K.D. ROEDER, J. Wiley & Sons, Inc. New York : 147-190.
- CHIESA, A., 1959. Hydrophilidae Europae. Coleoptera, Palpicornia. Tabelle di determinazione. Bologna. 167 p.
- CLARK, E.W., 1958. A review of literature on calcium and magnesium in insects. *Ann. ent. Soc. America*, 51 : 142-154.

- CROGHAN, P.C., 1958a. The survival of *Artemia salina* (L.) in various media. *J. exp. Biol.*, **35** : 213-218.
- CROGHAN, P.C., 1958b. The osmotic and ionic regulation of *Artemia salina* L. *J. exp. Biol.*, **35** : 219-238.
- DAVSON, H. & J.F. DANIELLI, 1943. The permeability of natural membranes. Cambridge, Univ. Press. 361 p.
- DIETZ, G., 1964. Beitrag zur Kenntnis der Ciliatenfauna einiger Brackwassertümpel (Etangs) der französischen Mittelmeerküste. *Vie Milieu*, **15** : 47-93.
- DUCHATEAU, G., J. LECLERCQ & M. FLORKIN, 1953. Sur les constituants de la base inorganique de l'hémolymphe des insectes. *J. Physiologie*, **45** : 107.
- FLORKIN, M., 1958. The free amino acids of insects hemolymph. IV. Int. Congr. Biochem., **XII** : 63-77.
- FLORKIN, M., 1963. Effectors and mechanisms of the intracellular iso-osmotic regulation in euryhaline invertebrates. *Biochem. J.*, **89** : 107.
- GEILENKIRCHEN, W.L.M., 1961. Effects of mono- and divalent cations on viability and oxygen uptake of eggs of *Limnea stagnalis*. Diss. Utrecht. 96 p.
- GEILENKIRCHEN, W.L.M., 1964. The action and interaction of calcium and alkali chlorides on eggs of *Limnea stagnalis* and their chemical interpretation. *Exper. Cell. Res.*, **34** : 463-487.
- GIESE, A.C., 1957. Cell physiology. W.B. Saunders Comp. Philadelphia. London. 534 S.
- GROSS, W.J., 1954. Osmotic responses in the Sipunculid *Dendrostomum zostericum*. *J. exp. Biol.*, **31** : 402-423.
- GROSS, W.J., 1961. Osmotic tolerance and regulation in crabs from a hypersaline lagoon. *Biol. Bull.*, **121** : 290-301.
- HAAS, J., 1955. Physiologie der Zelle. Bornträger, Berlin. 464 p.
- HAAS, H. & K. STRENZKE, 1957a. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der ionalen Zusammensetzung des Mediums auf die Entwicklung der Tubuli von *Chironomus thummi*. *Biol. Zentralbl.*, **76** : 486-509.
- HAAS, H. & K. STRENZKE, 1957b. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der ionalen Zusammensetzung des Mediums auf die Entwicklung der Analpapillen von *Chironomus thummi*. *Biol. Zentralbl.*, **76** : 513-528.
- HARNISCH, O., 1951. Hydrophysiologie der Tiere. Binnengewässer, **19** : 299 p.
- HEDGPETH, J.W., 1957. Estuarines and lagoons. II. Biological aspects. *Geol. Soc. Amer. Memoir*, **67** (1) : 693-727.
- HEILBRUNN, V.L., 1958. Grundzüge der allgemeinen Physiologie. Berlin. *Hochschulbücher f. Biologie*, Bd. 5 : 787 p.
- HELFF, O.M., 1931. Toxic and antagonistic properties of Na, Mg, K, and Ca ions on duration of life of *Cambarus clarkii*. *Physiol. Zool.*, **4** : 380-393.

- HÖBER, R., 1917. Beiträge zur Theorie der physiologischen Wirkung des Calciums. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.*, **166** : 531-608.
- HÖBER, R., D.I. HITCHCOCK, J.B. BATEMAN, D.R. GODDARD & W.O. FENN, 1948. Physical chemistry of cells and tissues. Philadelphia-Toronto. 676 p.
- JACOBI, E.F. & L.G.M. BAAS-BECKING, 1933. Salt antagonism and effect of concentration in nauplii of *Artemia salina* L. *Tijdschr. ned. dierk. Ver.*, **3** : 145-153.
- KINNE, O., 1956. Über Temperatur und Salzgehalt und ihre physiologische Bedeutung. *Biol. Zentralbl.*, **75** : 314-327.
- KINNE, O., 1964a. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature-salinity combinations. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **2** : 281-339.
- KINNE, O., 1964b. Physiologische und ökologische Aspekte des Lebens in Ästuarien. *Helgol. wiss. Meeresuntersuch.*, **11** : 131-156.
- KWARTIRNIKOFF, M., 1963. Wasserhaushalt und Osmoregulation der Larve von *Corethra plumicornis*. Diplomarbeit aus dem Zoologischen Institut der Friedr. Schiller Universität Jena. 43 p.
- LOEB, J., 1911. Über den Mechanismus der antagonistischen Salzwirkungen. *Biochem. Z.*, **36** : 275.
- LÖFFLER, H., 1960. Limnologie. *Fortschr. Zoologie*, **12** : 379-432.
- MACAN, T.T., 1961. Factors, that limit the range of freshwater animals. *Biol. Rev.*, **36** : 151-198.
- NEMENZ, H., 1960a. On the osmotic regulation of the larvae of *Ephydra cinerea*. *J. ins. Physiol.*, **4** : 38-44.
- NEMENZ, H., 1960b. Experimente zur Ionenregulation der Larve von *Ephydra cinerea* Jones (Dipt.). *Sitzber. Öst. Akad. Wiss. math.-natw. Kl. Abt. I*, **169** : 17-41.
- NEMENZ, H., 1960c. Beiträge zur Kenntnis der Biologie von *Ephydra cinerea* Jones 1906 (Diptera, Ephydridae). *Zool. Anz.*, **165** : 218-226.
- NEMENZ, H., 1963. Ionenantagonismus und Osmoregulation einer Hydrophilidenlarve. *Verh. D. Zool. Ges.*, **1963** : 231-236.
- NEMENZ, H., 1964. Der Einfluß der ionalen Zusammensetzung des Aussenmediums auf die Osmoregulation von *Berosus*-Larven (Coleoptera : Hydrophilidae). *Naturwiss.*, **51** : 170-171.
- NEMENZ, H. (im Druck). Ionenverhältnisse und die Besiedlung hyperhaliner Gewässer, besonders durch Insekten. Ein Beitrag zum Rapie-Problem. *Acta biotheor.*
- NETTER, H., 1951. Biologische Physikochemie. Akad. Verlagsges. Potsdam. 325 p.
- PETIT, G. & R. MIZOULE, 1962. Contribution à l'étude écologique du complexe lagunaire Bages-Sigean (Aude). *Vie Milieu*, **13** : 205-230.
- PETIT, G. & D. SCHACHTER, 1958. Les étangs et lagunes du littoral méditerranéen français et le problème de la classification des eaux saumâtres. *Arch. Océanogr. Limnol., Supp.* **XI** : 75-91.
- PING, C.T., 1921. The biology of *Ephydra subopaca* Loew. *Mem. Cornell agric. Exp. Sta.*, **49** : 555-616.

- PLATTNER, F., 1955. Der osmotische Druck von *Artemia salina*. *Pflüger's Arch. ges. Physiol.*, 261 : 172-182.
- POTTS, W.T.W. & G. PARRY, 1964. Osmotic and ionic regulation in animals. Pergamon Press, Oxford. 423 p. (Int. Ser. monogr. pure appl. biol., Div. Zool., vol. 19).
- PORA, E.A., 1958. Considérations sur l'équilibre ionique chez les animaux. L'homéopathie. *J. Physiologie*, 50 : 462-464.
- PORA, E.A. & F. STOIKOVICI, 1961a. L'action du changement des rapports ioniques dans le milieu externe sur la survie de quelques animaux aquatiques (Rum., fr. Zusfg.). *Stud. cerc. Biol. Cluj*, 12 : 135-144.
- PORA, E.A. & F. STOIKOVICI, 1961b. L'action du facteur rapique sur la pénétration du ³²P chez *Idothea baltica*, *Sphaeroma pulchellum* et *Nereis diversicolor* de la Mer Noire (rum., fr. Zusfg.). *Stud. cerc. Biol. Cluj*, 12 : 267-274.
- PORA, E.A., F. STOIKOVICI, D. RUSDEA, C. WITTENBERGER & H. KOLASOVITCH, 1960. La durée de survie et la consommation d'oxygène chez *Idothea baltica* de la Mer Noire et chez *Artemia salina* du lac sursalé de Techirghiol en fonction du rapport ionique du milieu extérieur. *Rep. Proc. Verb. Réunion CIESMM, Monaco*, XV : 189-198.
- RAMSAY, J.A., 1950. Osmotic regulation in mosquito larvae. *J. exp. Biol.*, 27 : 145-157.
- RAMSAY, J.A., 1951. Osmotic regulation in mosquito larvae : The role of the Malpighian tubules. *J. exp. Biol.*, 28 : 62-73.
- RAMSAY, J.A., 1954. Movements of water and electrolytes in Invertebrates. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 8 : 1-15.
- REMANE, A. & C. SCHLIEPER, 1958. Die Biologie des Brackwassers. Die Binnengewässer 22 : 348 p.
- RICHARDS, A.G., M.B. CLAUSEN & M.N. SMITH, 1953. Studies on arthropod cuticle. X. The asymmetrical penetration of water. *J. cell. comp. Physiol.*, 42 : 395-413.
- RINGER, S., 1882. Concerning the influence exerted by each of the constituents of the blood construction of the ventricle. *J. Physiol.*, 3 : 380-393.
- RINGER, S., 1886. Further experiment regarding the influence of small quantities of lime, potassium and salts on muscular tissue. *J. Physiol.*, 7 : 291-308.
- ROBERTSON, J.D., 1941. The function and metabolism of calcium in the Invertebrata. *Biol. Rev., Cambridge Phil. Soc.*, 16 : 106-133.
- RUBINSTEIN, D.L., H. BURLAKOWA & W. LWOWA, 1936. Über die Allgemeingültigkeit des Loebischen Ionenquotienten. *Biochem. Ztschr.*, 284 : 437-442.
- SCHALLER, F., 1949. Osmoregulation und Wasserhaushalt der Larve von *Corethra plumicornis*, mit besonderer Berücksichtigung der Vorgänge am Darmkanal. *Z. vergl. Physiol.*, 31 : 684-695.
- SCHLIEPER, C. & R. KOWALSKI, 1956a. Über den Einfluß des Mediums auf die thermische und osmotische Resistenz des Kiemengewebes der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. *Kieler Meeresforsch.*, 12 : 37-45.

- SCHLIEPER, C. & R. KOWALSKI, 1956b. Quantitative Beobachtungen über physiologische Ionenwirkungen im Brackwasser. *Kieler Meeresforsch.*, **12** : 154-165.
- SCHOFFENIELS, E., 1960. Rôle des acides aminés dans la régulation de la pression osmotique du milieu intérieur des insectes aquatiques. *Arch. Intern. Physiol. Biochem.*, **68** : 507-508.
- SCHOFFENIELS, E., 1966. Activité de la déshydrogénase de l'acide l-glutamique et osmorégulation. *Arch. Intern. Physiol. Biochem.*, **74** : 333-335.
- SCHOFFENIELS, E. & Z.M. BACQ, 1963. Les équilibres cationiques. in : *Handbuch der experim. Pharmakologie, Erg. Werk XVII/1* : 492-515.
- SCHOFFENIELS, E. & R. GILLES, 1963. Effect of cations on the activity of l-glutamic acid dehydrogenase. *Life Sci.*, **11** : 834-839.
- SHAW, J., 1955a. The permeability and structure of the cuticle of the aquatic larva of *Sialis lutaria*. *J. exp. Biol.*, **32** : 330-352.
- SHAW, J. 1959. The absorption of sodium ions by the crayfish *Astacus pallipes* Lereboullet. I. The effect of external and internal sodium concentrations. *J. exp. Biol.*, **36** : 126-144.
- SHAW, J., 1960a. The absorption of chloride ions by the crayfish *Astacus pallipes* Lereboullet. *J. exp. Biol.*, **37** : 557-572.
- SHAW, J., 1960b. The absorption of sodium ions by the crayfish *Astacus pallipes* Lereboullet. II. The effect of the external anion. *J. exp. Biol.*, **37** : 534-547.
- SHAW, J., 1960c. The absorption of sodium ions by the crayfish *Astacus pallipes* Lereboullet. III. The effect of other cations in the external solution. *J. exp. Biol.*, **37** : 548-556.
- SHAW, J. & R.H. STOBART, 1963. Osmotic and ionic regulation in insects. *Advances Insect Physiology*, **1** : 315-399.
- SNELL, F.M. & T.K. CHOWDHURY, 1965. Conlateral effects of sodium and potassium on the electrical potential in frog skin and toad bladder. *Nature*, **207** : 45-46.
- STOBART, R.H., 1965. The effects of some anions and cations upon the fluxes and net uptake of sodium in the larva of *Aedes aegypti* (L.). *J. exp. Biol.*, **42** : 29-43.
- SUTCLIFFE, D.W., 1960. Osmotic regulation in the larvae of some euryhaline Diptera. *Nature*, **187** : 331-332.
- SUTCLIFFE, D.W., 1961. Studies on salt and water balance in caddis larvae (Trichoptera) : I. Osmotic and ionic regulation of body fluids in *Limnephilus affinis* Curtis. *J. exp. Biol.*, **38** : 501-519.
- SUTCLIFFE, D.W., 1962. The composition of haemolymph in aquatic insect. *J. exp. Biol.*, **39** : 325-344.
- SUTCLIFFE, D.W., 1963. The chemical composition of haemolymph in insects and some other arthropods, in relation to their phylogeny. *Comp. Biochem. Physiol.*, **9** : 121-135.
- TREHERNE, J.E., 1954. The exchange of labelled sodium in the larva of *Aedes aegypti* L. *J. exp. Biol.*, **31** : 386-401.

- WESENBURG-LUND, C., 1943. *Biologie der Süßwasserinsekten*. Springer-Verl., Berlin-Wien, 682 p.
- WIGGLESWORTH, V.B., 1938. The regulation of osmotic pressure and chloride concentration in the haemolymph of mosquito larvae. *J. exp. Biol.*, 15 : 235-247.
- WILSON, C.B., 1923. Water beetles in relation to pondfish culture with life histories of those found in fishponds at Fairpont, Iowa. *Bull. U.S. Bur. Fisheries, Wash.*, 39 : 231-345.
- WINSTON, P.W., 1967. Cuticular water pump in insects. *Nature*, 214 : 383-384.

Reçu le 2 septembre 1968.

— 332 —

les cristallites en verre à la même température que celle relevée dans le biotope naturel au moment du prélèvement de la ponte; ensuite épuisés par l'eau portée progressivement (en quelques heures) à la température désirée. Le taux de mortalité, les dates d'écllosion des larves, etc. étaient soigneusement notés pour les différents basses d'élevage. Ainsi nous avons pu disposer de données comparables entre elles ayant trait au développement embryonnaire de *Rana temporaria*.

INFLUENCE DU FACTEUR TEMPÉRATURE SUR LE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *RANA TEMPORARIA* L. ET *RANA DALMATINA* B.

par R. GUYETANT

*Laboratoire de Biologie et Ecologie Animale (Pr. P. Réal),
Faculté des Sciences, 25-Besançon*

SOMMAIRE

L'auteur compare la durée du développement embryonnaire de *R. temporaria* L. et de *R. dalmatina* B., en fonction de la température, au laboratoire et dans la nature. Les taux de mortalité sont également comparés.

Dans une publication antérieure, nous avons montré l'action nette de la lumière sur la métamorphose de *Rana temporaria* L. (8) : en particulier les têtards privés de lumière atteignent difficilement le stade jeune Grenouille et la mortalité à l'émergence des pattes antérieures peut atteindre 60 %. Parallèlement, des élevages de larves à températures constantes et variées ont été réalisés.

Afin d'expérimenter sur le seul facteur température, nous avons été obligés de contrôler les différents paramètres susceptibles d'intervenir dans le développement embryonnaire et larvaire : conditions nyctémérales identiques pour tous les lots; à partir de 1967, l'eau servant de milieu d'élevage a toujours été prélevée dans le même étang; les pontes rapportées de la nature provenaient de biotopes d'altitude variable (260 à 880 m). Chaque expérience a porté sur une seule ponte fragmentée un certain nombre de fois; les œufs de stade embryologique bien défini, étaient répartis dans

les cristallisoirs en verre à la même température que celle relevée dans le biotope naturel au moment du prélèvement de la ponte; ensuite chaque lot était porté progressivement (en quelques heures) à la température désirée. Le taux de mortalité, les dates d'éclosion des larves (*) étaient soigneusement notés pour les différents bacs d'élevage. Ainsi nous avons pu disposer de données comparables entre elles, ayant trait au développement embryonnaire de *Rana temporaria* L. et de *Rana dalmatina* B.

L'ensemble a été comparé avec les résultats obtenus sur le terrain.

1. — DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE AU LABORATOIRE

CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

Obtention des pontes

Chez *Rana temporaria* L., les expériences réalisées à températures constantes ont duré plusieurs années : le 12 avril 1964, ponte prélevée en fin de gastrulation dans le lac St-Point (alt. 880 m); le 18 mars et le 10 avril 1967, pontes rapportées respectivement de Chatelay (forêt de Chaux, alt. 230 m) et du lac de Remoray (alt. 880 m); enfin ponte ramassée dans un étang le 16 mars 1968 à Verrière du Gros Bois (alt. 550 m). L'espèce *Rana dalmatina* B. n'a été étudiée qu'en 1967 et 1968 (ponte du 14 mars). Exception faite pour celles de St-Point et Remoray, dont les œufs étaient à un stade embryonnaire avancé, toutes les pontes ont été récoltées dans la demi-journée qui suivait la fécondation.

Éclosion des œufs

L'éclosion des têtards constituant un lot ne se produit pas en un unique moment : il y a décalage entre les œufs périphériques et ceux du centre de la ponte. Ce phénomène, déjà signalé par GRAINGER (7) ne peut être imputé à la seule température, on l'observe de manière beaucoup plus nette chez *Rana dalmatina* B.

Dans toutes nos expériences nous avons choisi la date d'éclosion

(*) Chez la Grenouille agile le stade d'éclosion, d'après CAMBAR et MARROT, ne marque pas réellement le passage entre l'état embryonnaire et l'état larvaire. Bien que nous soyons en plein accord avec ce point de vue, nous conserverons néanmoins le terme d'éclosion pour séparer la vie embryonnaire de la vie larvaire car c'est un point de repère bien commode à utiliser dans la nature pour situer la fin du développement embryonnaire.

des œufs périphériques d'un fragment de ponte comme point de repère pour situer la fin du développement embryonnaire. La durée de ce dernier est indiquée en jours, alors que la plupart des auteurs l'évaluent en heures. La deuxième solution est évidemment plus précise mais n'oublions pas que les pontes sont prélevées dans la nature et que l'on ne connaît pas exactement le moment de la fécondation. D'autre part, nous nous préoccupons du développement des œufs dans les étangs à température variable et par là même il est matériellement impossible de fixer une durée de vie embryonnaire en heures.

Températures limites de développement

Dans toutes les expériences réalisées en laboratoire, nous ne nous sommes pas préoccupé des températures limites de développement. Chez *Rana temporaria* L. les valeurs suivantes sont données par les auteurs : MIKULSKI (5 - 26 °C); DOUGLAS (3,3 et 24 - 25 °C); MOORE (5 - 25 °C); BALCELLS (4 - 24,5 °C) et récemment ANGELIER E. (4 - 25 °C).

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Durée du développement

Les premières expérimentations en 1964 ont donné les résultats suivants : les lots maintenus à 21 - 18 - 14 - 10 - 7 °C se sont développés en 2 - 2,5 - 3,5 - 7 et 13 jours. La ponte provenant de Chateley divisée en 7 parties (25 - 19 - 17 - 15 - 13 - 10 - 6 °C) a eu un devenir un peu différent en ce sens que la durée de vie embryonnaire s'est trouvée quelque peu augmentée par rapport à celle de la première expérience. Nous avons obtenu respectivement 3 - 4,5 - 5 - 6,5 - 8 - 11 - 41 jours. De tels résultats s'expliquent fort bien si l'on tient compte d'une part du stade de développement initial des œufs placés en expérience (gastrulation avancée dans le premier cas, jeune blastula dans le second) et d'autre part de la possibilité d'avoir des pontes à développement plus rapide. Quant à la ponte prélevée à Remoray, son évolution a été comparable à celle issue de St-Point; en effet les durées de développement ont été successivement de 1,5 jour à 25 °C, 2 jours à 19 °C, 3 jours à 15 °C et enfin 7 jours à 10 °C. Enfin la ponte provenant de Verrière du-Gros-Bois (16 mars 1968) a donné les résultats suivants : 3 jours de développement à 24 °C, 4 jours à 20 °C et 7 jours à 13 °C.

Tous les résultats ont été groupés sur un même graphique en portant en abscisses les durées de développement en jours et en ordonnées les températures correspondantes. Les courbes obtenues (fig. 1) sont des arcs d'hyperboles que l'on rencontre aussi bien chez les Insectes : par exemple chez *Ceratitis capitata* (BODENHEIMER cité dans UVAROV, p. 34) que chez les Vertébrés et en particulier les

Amphibiens (ANGELIER E. et M.L.) (1). La construction de ces courbes s'accorde assez bien avec la théorie de la constante thermique C qui fait intervenir la durée du développement D, la température du milieu T et la température seuil K qui dépend de l'espèce étudiée. On a alors $C = D(T - K)$. Nos expériences ne mettent cependant pas en évidence une constante thermique unique pour les différentes températures d'élevage. Il ne faut pas accorder à ce fait une importance exagérée, car dans le cas des basses températures on observe souvent un développement plus long que celui prévu par la théorie, ce cas se rencontre aussi chez les Insectes.

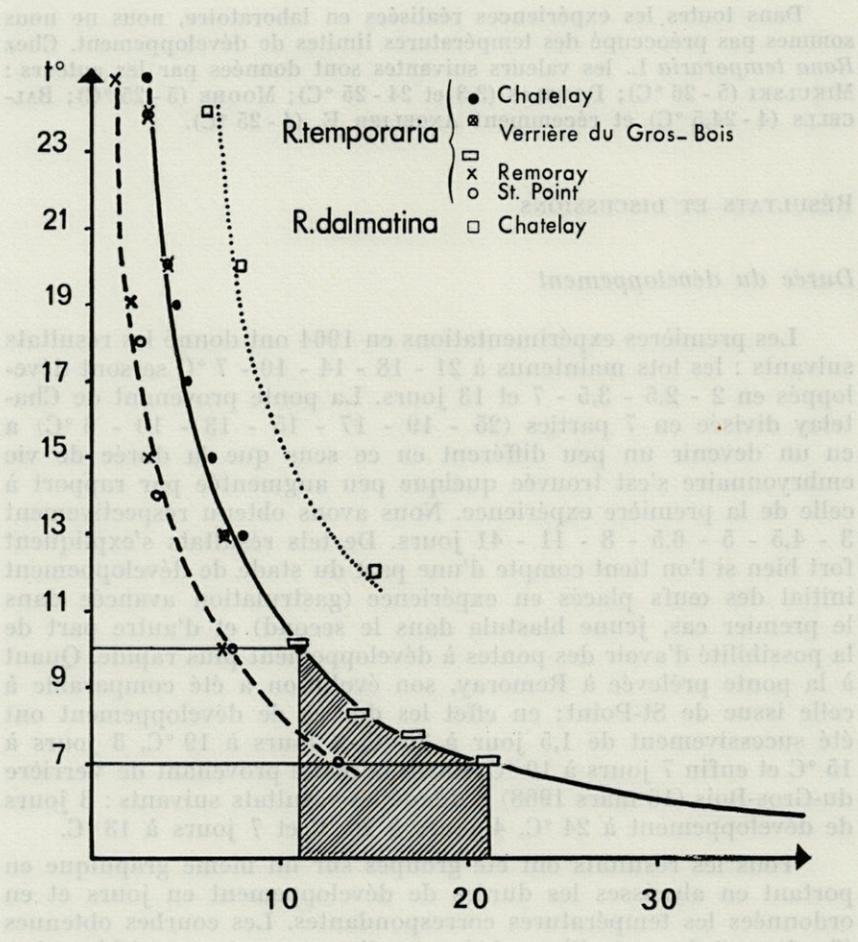


FIG. 1. — Durée du développement embryonnaire (en jours) en fonction de la température. La zone hachurée correspond à la durée du développement embryonnaire dans les étangs (observations de 1965 à 1968).

Mortalité

Au cours de notre étude, nous avons déjà signalé le fait que les embryons situés au centre des pontes étaient en retard par rapport à ceux de la périphérie. Cette constatation, faite par GRAINGER (7) sur des œufs placés dans des bacs constamment aérés, et par nous-mêmes sur des pontes déposées dans des cristallisoirs contenant de l'eau d'étang non aérée, semble être un phénomène assez général.

COUSIN (5) l'avait observé sur les pontes du Diptère *Lucilia sericata* Meig. et indique à propos de cette espèce « les œufs sont alignés les uns à côté des autres et forment parfois une masse épaisse d'œufs superposés. Les conditions de milieu ne sont pas les mêmes pour tous les individus de la masse. Les embryons qui se trouvent à la surface de la ponte ont des échanges gazeux faciles avec l'extérieur, ceux qui sont au centre de la ponte, au contraire doivent avoir des échanges plus difficiles ».

Ce retard à l'éclosion s'accompagne d'une mortalité variable suivant les pontes mais qui dépend étroitement de la température du milieu. Par exemple, la ponte provenant de Chatelay (mars 1967) nous a donné les résultats suivants pour les 7 lots indiqués précédemment.

Températures (°C)	Viables	Morts	Mortalité (%)
25	230	20	8
19	422	48	10,2
17	388	75	16,2
15	252	50	16,6
13	165	56	25,3
10	254	63	19,9
6	25	101	80,1

Cette forte mortalité observée dans les bacs d'élevage à 6 °C semble être sous l'influence directe de la température.

Par contre dans les autres lots, un autre facteur doit intervenir pour limiter le pourcentage de larves viables. Ce dernier dépend probablement de l'état physique des pontes : on sait en effet que dans celles-ci les œufs ne sont pas collés les uns aux autres mais qu'il existe entre les gangues des petits canalicules [“ intercapsular channels ” de SAVAGE (12)]. Lorsque la ponte reste

au fond du cristalliseur, comme c'est souvent le cas à température moyenne ou basse, l'éclosion des embryons placés à la périphérie détermine un affaissement de leurs gangues gélatineuses sur les œufs situés au centre de la ponte, oblitérant ainsi les canalicules. Les embryons qui allaient sortir se trouvent alors placés dans des conditions beaucoup moins favorables que leurs " homologues périphériques " : milieu hypoxique et épaisseur de gangue à traverser plus importante. On peut en conclure que ce n'est pas la température qui est la principale responsable de la mortalité observée, entre 9 et 25 °C, au centre des pontes. Les observations dans la nature le prouvent de façon indubitable.

Expériences comparatives

Elles ont été réalisées en 1967 et 1968 chez *Rana dalmatina* B. (graph. 1). Pour une même température, le développement embryonnaire chez cette espèce est beaucoup plus long que chez *Rana temporaria* L. Ainsi, à partir d'une ponte fragmentée au stade morula, nous retrouvons à 20° la durée de développement (7 jours) indiquée par CAMBAR et MARROT (3); à 24° et 12° les éclosions ne surviennent respectivement qu'au bout de 5,5 et 15 jours. Quant à la mortalité embryonnaire chez *Rana dalmatina* B., elle est plus importante aux mêmes températures; ainsi les pontes de 1967 et 1968 ont donné : 41,8 % de morts à 20 °C, 33,9 et 35 % à 18 °C, 31,7 % et 38,2 % à 14 °C.

2. — DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DANS LA NATURE

OBSERVATIONS

Si de nombreux auteurs se sont préoccupés du développement des œufs à température constante, la littérature, par contre, est moins riche de données sur le développement à températures fluctuantes. Celui-ci peut être étudié au laboratoire [GRAINGER (7)] ou encore observé directement dans la nature, c'est cette solution que nous avons retenue pour nos expériences. Dans une note antérieure [GUYETANT (9)], nous avions indiqué que les Grenouilles pondent souvent aux mêmes endroits d'année en année. Les œufs déposés dans les endroits peu profonds des étangs sont sous l'influence directe des fluctuations journalières de température. Une étude des variations thermiques dans ces biotopes permet alors de comparer la durée de la vie embryonnaire avec celle obtenue à températures

données et constantes. Cette comparaison est d'autant plus significative que la durée du développement n'est pas influencée par la lumière solaire directe et que si l'on observe une légère accélération par rapport aux endroits non insolés, elle est due uniquement à un apport supplémentaire d'énergie calorifique. On ne peut invoquer non plus une action possible des qualités de l'eau qui, par suite de nos précautions, sont sensiblement identiques au laboratoire et dans la nature.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Nous avons ainsi pu suivre avec précision de 1965 à 1968 le déroulement de la vie embryonnaire chez *Rana temporaria* L. dans la région de Verrière-du-Gros-Bois.

Pour étudier avec précision les variations thermiques dans l'étang considéré, nous avons fait appel aux thermographes à une ou deux sondes. Les graphiques obtenus permettent de calculer les moyennes journalières des températures (1 relevé toutes les 2 heures pendant 24 heures), puis une moyenne globale. Les résultats suivants répartis sur quatre années d'observations nous donnaient la possibilité de construire la courbe de développement en fonction de la moyenne globale des températures (*).

1965 ponte 26 mars, éclosion 6 avril — durée du développement embryonnaire 11 jours.
moyennes journalières : 8,5 - 8,8 - 11 - 9,5 - 9,8 - 9,9 - 10,3 - 10,5 - 10,6 - 10,7 - 11.
moyenne générale : 10,1 °C.

1966 ponte 2 mars, éclosion 23 mars — durée du développement embryonnaire 21 jours.
moyennes journalières : 8,6 - 8,1 - 7,7 - 8,3 - 8,6 - 11,2 - 8,4 - 4,1 - 4,2 - 6,5 - 3,5 - 10 - 9,5 - 5,1 - 7,1 - 7,3 - 7,7 - 7,4 - 7.
moyenne générale : 7,3 °C.

1967 ponte 8 mars, éclosion 25 mars — durée du développement embryonnaire 17 jours.
moyennes journalières : 9,9 - 9,5 - 8,1 - 6,5 - 7,4 - 11,7 - 9,9 - 6,8 - 6,8 - 7 - 4,2 - 4,7 - 4,6 - 8,8 - 7,2 - 7,6 - 8,7.
moyenne générale : 7,6 °C.

1968 ponte 15 mars, éclosion 29 mars — durée du développement embryonnaire 14 jours.
moyennes journalières : 4,8 - 5,6 - 6,6 - 6,8 - 6,6 - 4,3 - 4,6 - 7,9 - 10,6 - 10,8 - 10,9 - 11,6 - 11,3 - 13,3.
moyenne générale : 8,3 °C.

(*) Notons que le terme de « température moyenne » est difficilement applicable à un développement réalisé à températures fluctuantes. C'est pourquoi nous lui préférons l'expression « moyenne des températures ».

Cette courbe de développement dans la nature se superpose pratiquement avec l'arc d'hyperbole établi à température constante. Bien qu'il soit toujours délicat, comme le signale CHAUVIN (4), de mathématiser à la hâte sur des phénomènes biologiques très complexes, on peut néanmoins dire que la durée du développement dans un étang ne semble pas influencée par les températures fluctuantes; il n'y a ni accélération, ni ralentissement consécutifs aux variations thermiques enregistrées. GRAINGER (7) a noté un léger ralentissement dans le développement embryonnaire après l'action des températures variables; cela ne veut pas dire que les résultats de cet auteur sont en opposition formelle avec nos propres expériences, d'une part parce qu'il est toujours difficile de situer la durée exacte du développement embryonnaire dans la nature, d'autre part, parce que l'action des températures fluctuantes peut être différente selon que les écarts thermiques sont faibles ou importants.

Bien entendu, les résultats obtenus sur le terrain ne s'appliquent que dans les endroits où les pontes ne sont pas accumulées sur une trop grande épaisseur (ce qui est le cas général). Lorsque les œufs sont entassés, ceux qui sont situés en dessous sont non seulement en retard dans leur développement, mais sont de plus frappés d'une forte mortalité, celle-ci s'expliquant toujours par le même phénomène d'affaissement des gangues d'embryons placés en surface. Cette mortalité n'existe pas lorsque les pontes sont déposées isolément ou en masses peu importantes.

A ce sujet, signalons que les pontes de *Rana dalmatina* B. sont beaucoup plus exigeantes pour leur développement. Dans la nature, les couples pondent isolément et se répartissent sur de grandes étendues d'eau. Les pontes sont très souvent « collées » à un support : branches ou brindilles immergées. Dans l'étang, à la différence de ce que l'on observe au laboratoire, la surface de l'eau est souvent ridée par le vent; des courants superficiels prennent alors naissance, faisant osciller lentement les pontes. Là encore les œufs situés à la périphérie éclosent plus vite, mais ici les gangues abandonnées par les têtards n'empêchent pas les embryons centraux de poursuivre leur développement; en effet, les oscillations dues aux mouvements de l'eau s'opposent à l'affaissement des gangues superficielles sur les œufs situés en dessous, permettant ainsi aux embryons de disposer d'un taux en oxygène satisfaisant et de n'avoir que leur propre gangue à traverser pour atteindre l'eau. Des observations analogues peuvent être faites dans les étangs où l'on rencontre des pontes de *R. temporaria*. L. SAVAGE (12) avait remarqué ces lentes oscillations et, selon cet auteur, il se produisait un courant d'eau à travers les œufs. Aucune comparaison cependant, n'avait été faite avec le développement au laboratoire.

3. — CONCLUSIONS

Le but de ces expériences était de comparer les durées du développement embryonnaire, au laboratoire à température constante et dans la nature à température variable, des pontes de *Rana temporaria* L. et de *Rana dalmatina* B.

Les pontes fragmentées en un certain nombre de lots maintenus à des niveaux thermiques donnés, ont un devenir différent selon que la température envisagée est plus ou moins élevée. A basse température (7°) non seulement le développement embryonnaire est retardé, mais on observe de plus une forte mortalité; aux températures un peu plus élevées (10 - 15°) le pourcentage de mortalité, notable mais plus faible, ne s'explique que si l'on fait intervenir un autre facteur. Celui-ci semble bien être un manque d'oxygène en relation avec l'immobilité totale de la ponte. En effet, si on compare le développement de pontes de *R. temporaria* L. à des températures de 10 ou 15 °C dans une eau aérée (expériences de GRAINGER) et dans une eau stagnante, on constate que dans le premier cas la mortalité est nulle alors que dans le deuxième, elle atteint 10 à 20 %.

De plus si on compare le développement au laboratoire et dans un étang, on met en évidence le rôle important joué par le vent dans les déplacements des œufs, les courants d'eau ainsi créés pouvant, non seulement favoriser les échanges respiratoires des embryons situés au centre des pontes, mais encore faciliter la sortie de la gangue.

Enfin les enregistrements réalisés entre 1965 et 1968 montrent que les températures fluctuantes ne semblent ni favoriser, ni retarder le développement embryonnaire dans la nature, mais que nous ne présumons en rien de leur action dans l'un ou l'autre sens dans des expériences réalisées au laboratoire.

RÉSUMÉ

Dans ce travail, nous avons comparé les durées du développement embryonnaire, chez *Rana temporaria* L. et *Rana dalmatina* B., à températures constantes au laboratoire et à températures fluctuantes dans la nature. Nous avons en outre étudié la mortalité embryonnaire dans les deux cas envisagés.

SUMMARY — 3

In this work we compare the length of embryonic development *Rana temporaria* L. and *Rana dalmatina* B. at constant temperatures in the laboratory and at varying temperatures in nature. Also we study the rate of embryonic mortality in the two cases.

ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit, haben wir die Dauer der embryonalen Entwicklung *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* B. unter folgenden Bedingungen verglichen, nämlich konstanten Temperaturen im Laboratorium und schwankenden Temperaturen in der Natur. Weiter haben wir embryonale Sterblichkeit unter beiden Bedingungen studiert.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) ANGELIER, E. et M.L., 1968. Observations sur le développement embryonnaire et larvaire de *Rana temporaria* L. *Ann. Limnologie*, 4 (1) : 113-131.
- (2) BALCELLS, E.R., 1956. Estudio morfológico, biológico y ecologico de *Rana temporaria* L. *Publ. Inst. Biol. Appl.*, 24 : 81-121.
- (3) CAMBAR, R. et Br. MARROT, 1954. Table chronologique du développement de la Grenouille agile *Rana dalmatina* B. *Bull. Biol. France Belgique*, 88 (2) : 168-177.
- (4) CHAUVIN, R., 1956. *Physiologie de l'Insecte*. Paris, 916 p.
- (5) COUSIN, G., 1932. Etude expérimentale de la diapause des Insectes. *Bull. Biol. France Belgique*, suppl. XV, p. 1-341.
- (6) DOUGLAS, R., 1948. Temperature and rate of development of the eggs of british Anura. *J. animal Ecology*, 17 : 189-92.
- (7) GRAINGER, J.N.R., 1959. The effect of constant and varying temperatures on the developing eggs of *Rana temporaria* L. *Zool. Anz.*, 163 (9/10) : 267-277.
- (8) GUYETANT, R., 1964. Actions comparées de la lumière et de l'obscurité sur la croissance et la métamorphose des têtards de *Rana temporaria* L. Note préliminaire. *Ann. scient. Univ. Besançon*, 2^e série, *Zool. et Physiol.*, 19 : 77-97.

- (9) GUYETANT, R., 1966. Observations écologiques sur les pontes de *Rana temporaria* L. dans la région de Besançon. *Ann. scient. Univ. Besançon. Biologie animale et Physiologie*, 2 : 1-7.
- (10) MIKULSKI, J.S., 1938. Experimental studies in thermal ecology of developing eggs of some amphibians (*Rana*, *Bufo*, *Pelobates*). *Acad. Pol. Sci. Let. Cracovie*, série B, 2 : 23-45.
- (11) MOORE, J.A., 1951. Hybridation and embryonic temperature adaptations studies of *Rana temporaria* and *Rana sylvatica*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 37 : 862-68.
- (12) SAVAGE, R.M., 1961. The ecology and life history of the common frog (*Rana temporaria temporaria*). London.
- (13) UVAROV, B.P., 1931. Insects and climate. *Trans. Entomol. Soc. London*, 79 (1) : 1-247.

Reçu le 22 décembre 1968

DOCUMENTS FAUNISTIQUES ET ÉCOLOGIQUES

L'ŒUF ET LA LARVE

DE *STENOLEMUS NOVAKI* HORVÁTH (HEMIPTERA HETEROPTERA *REDUVIIDAE EMESINAE*)

par Paul DISPONS

Au cours de mes recherches dans le Roussillon j'ai recueilli une femelle de *Stenolemus novaki* Horváth que j'ai pu conserver quelques jours en élevage.

Le Réduviidé fut pris le 3 juillet 1968, à 18 heures, près du sommet du Pic de Taillefer, vers 700 mètres l'altitude, sur une pierre, en plein soleil, au milieu d'une végétation assez touffue, dans un lieu bien abrité du vent violent qui soufflait sur les Albères.

La femelle devait pondre huit œufs du 4 au 7 juillet. Le tableau suivant indique la chronologie des ovipositions.

N°	Date	Horaire	Nombre d'œufs
1	4 juillet 1968	entre 1 h 30 et 6 h	1
2	4 juillet 1968	entre 15 h et 22 h	2
3	5 juillet 1968	entre 1 h 30 et 8 h	1
4	5 juillet 1968	entre 12 h et 13 h	1
5	5 juillet 1968	entre 14 h et 20 h	1
6	6 juillet 1968	entre 15 h et 20 h	1
7	7 juillet 1968	entre 15 h et 20 h	1

La femelle devait mourir le 11 juillet 1968. Durant l'élevage des petits Diptères et des Pucerons furent offerts en pâture mais je n'ai pu observer si l'Insecte s'était nourri de ces proies.

Au cours d'élevages précédemment effectués en Afrique du Nord, j'avais constaté qu'une femelle de *Stenolemus*, issue d'une larve en captivité avait accepté de se nourrir de petits Lépidoptères et de petits Diptères pendant son existence qui avait duré 18 jours. Par contre, je n'ai pu me rendre compte si les larves, qu'à plusieurs reprises, j'avais recueillies vivantes consommaient les proies offertes. L'une d'elles avait cependant accepté avidement de sucer du papier humide; cette larve devait d'ailleurs mourir quelques heures plus tard au cours de sa mue imaginale qui avorta.

L'œuf de *Stenolemus novaki* dont la forme et les dimensions sont indiquées sur la figure, est court, son axe est modérément courbé, l'apex du chorion est arrondi.

Le profil vu suivant le plan de la plus grande courbure de l'axe présente un côté assez faiblement concave alors que le côté opposé est au contraire fortement convexe, subanguleux au sommet de la convexité.

Le chorion est brun doré clair, brillant, avec une ponctuation très éparse, extrêmement fine qui n'est visible que sous un très fort grossissement, de sorte qu'il paraît pratiquement lisse. Sa surface porte une superstructure de formations alignées suivant des courbes subelliptiques qui émanent du bourrelet de la collerette périoperculaire ou y aboutissent. Ces formations constituées par des traînées d'ovociment, translucides, blanches, irrégulièrement déposées le long de chacune des courbes présentent ainsi l'aspect d'une sorte de ruban dentelé fortement adhérent à la surface du chorion. La figure 2 montre une portion de cette structure.

Dans la partie supérieure du chorion est sertie une collerette blanche comptant environ une quinzaine de franges allongées et très acuminées à l'apex.

L'opercule est circulaire. Sa face externe comprend une aire micropilaire réticulée, d'un blanc pur dont la surface s'élève progressivement de la bordure vers la partie centrale pour former un mamelon conique dont le sommet est prolongé par un tube aérifère un peu plus long que le corps du chorion.

La paroi interne de l'opercule, d'une texture analogue à celle du chorion, qui laisse discerner par transparence la réticulation externe est concave, infundibuliforme et assure la communication avec le tube aérifère par un étroit orifice central circulaire (fig. 3).

L'œuf de *Stenolemus novaki* appartient à la catégorie que j'ai identifiée dans un précédent travail sous la rubrique « Ponte dis-

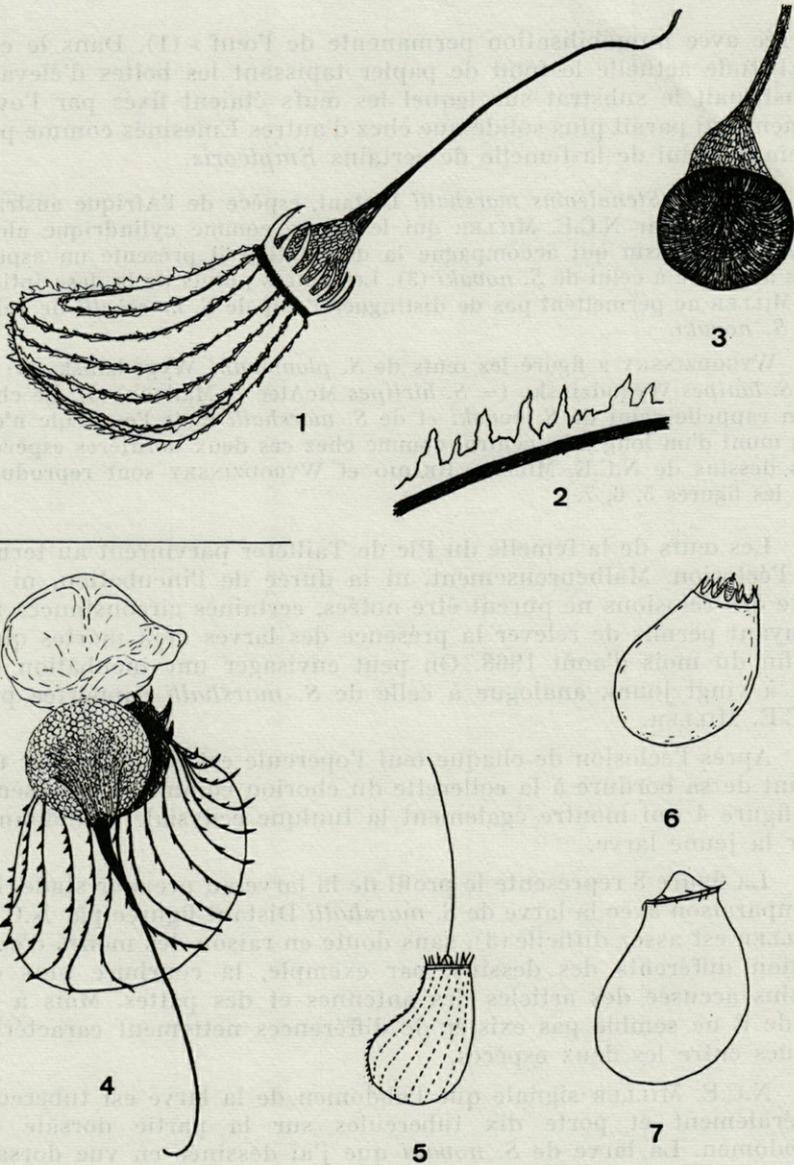


FIG. 1. — Œuf de *Stenolemus novaki* Horváth. Profil.

FIG. 2. — Portion d'une formation de la surface du chorion de *Stenolemus novaki* Horváth.

FIG. 3. — Opercule de l'œuf de *Stenolemus novaki* Horváth. Vue partielle de la paroi interne et la surface de la paroi externe réticulée.

FIG. 4. — Œuf éclos montrant la tunique ecdysiale et l'opercule qui reste fixé à la collerette du chorion.

FIG. 5. — Œuf de *Stenolemus marshalli* Distant, d'après N.C.E. MILLER.

FIG. 6. — Œuf de *Stenolemus lanipes* Wygodzinsky (= *S. hirtipes* Mc Atee et Malloch), d'après WYGODZINSKY.

FIG. 7. — Œuf de *Stenolemus plaumanni* Wygodzinsky, d'après WYGODZINSKY.

persée avec immobilisation permanente de l'œuf » (1). Dans le cas de l'étude actuelle le fond de papier tapissant les boîtes d'élevage constituait le substrat sur lequel les œufs étaient fixés par l'ovociment qui paraît plus solide que chez d'autres Emesinés comme par exemple celui de la femelle de certains *Empicoris*.

L'œuf de *Stenolemus marshalli* Distant, espèce de l'Afrique australe a été décrit par N.C.E. MILLER qui le donne comme cylindrique alors que sur le dessin qui accompagne la description il présente un aspect très analogue à celui de *S. novaki* (3). Les autres points de la description de MILLER ne permettent pas de distinguer l'œuf de *S. marshalli* de celui de *S. novaki*.

WYGODZINSKY a figuré les œufs de *S. plaumanni* Wygodzinsky (4) et de *S. lanipes* Wygodzinsky (= *S. hirtipes* McAtee et Malloch) (5). Le chorion rappelle celui de *S. novaki* et de *S. marshalli* mais l'opercule n'est pas muni d'un long tube central comme chez ces deux dernières espèces. Les dessins de N.C.E. MILLER, READIO et WYGODZINSKY sont reproduits sur les figures 5, 6, 7.

Les œufs de la femelle du Pic de Taillefer parvinrent au terme de l'éclosion. Malheureusement, ni la durée de l'incubation, ni la date des éclosions ne purent être notées, certaines circonstances ne m'ayant permis de relever la présence des larves déjà mortes qu'à la fin du mois d'août 1968. On peut envisager une incubation de dix à vingt jours, analogue à celle de *S. marshalli* rapportée par N.C.E. MILLER.

Après l'éclosion de chaque œuf l'opercule est resté fixé par un point de sa bordure à la collerette du chorion comme le représente la figure 4 qui montre également la tunique ecdysiale abandonnée par la jeune larve.

La figure 8 représente le profil de la larve au premier stade. La comparaison avec la larve de *S. marshalli* Distant figurée par N.C.E. MILLER est assez difficile (3), sans doute en raison des modes d'exécution différents des dessins, par exemple, la courbure plus ou moins accusée des articles des antennes et des pattes. Mais à ce stade il ne semble pas exister de différences nettement caractéristiques entre les deux espèces.

N.C.E. MILLER signale que l'abdomen de la larve est tuberculé latéralement et porte dix tubercules sur la partie dorsale de l'abdomen. La larve de *S. novaki* que j'ai dessinée en vue dorsale présente des caractères analogues (fig. 9).

La description de *Stenolemus marshalli* (2) n'est guère utilisable et ne met d'ailleurs en évidence aucune différence avec *S. novaki* Horváth. La similitude de l'œuf et de la larve de *S. marshalli* et de *S. novaki* laisse présumer dès à présent soit la synonymie des deux espèces, soit l'existence de sous-espèces africaines de *S. novaki*,

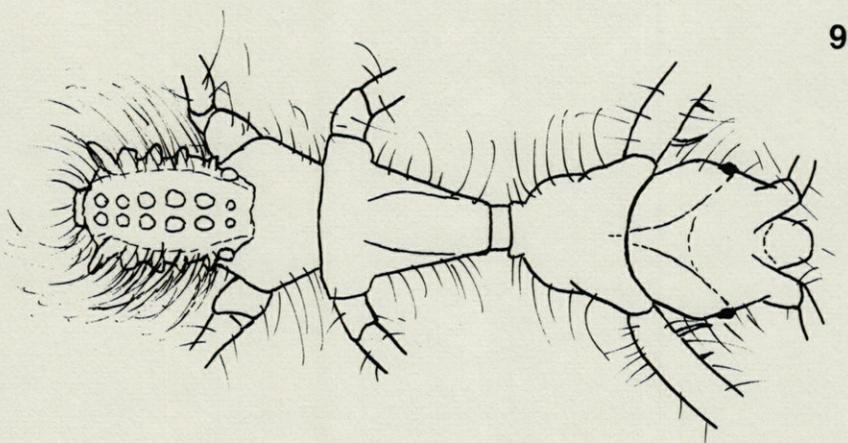
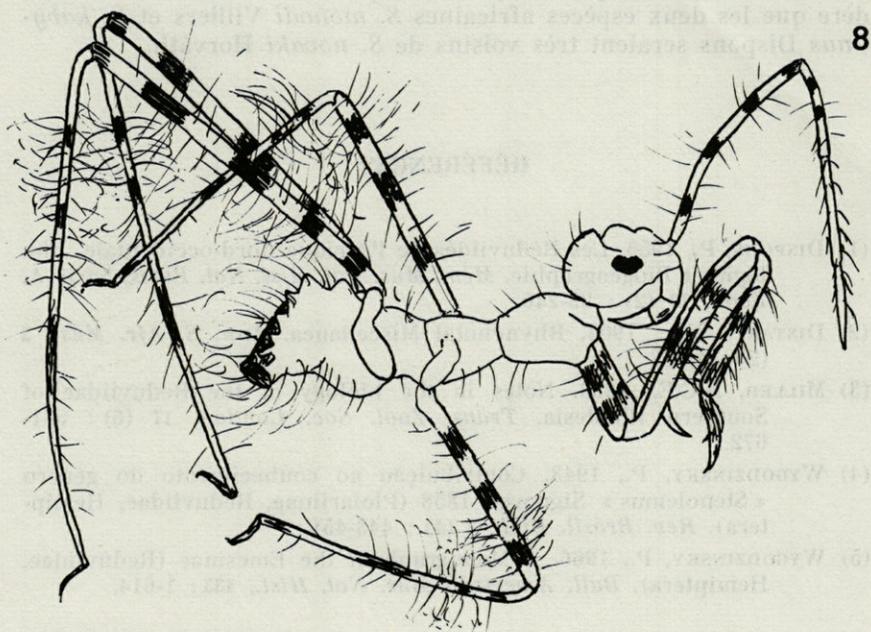


FIG. 8. — Profil de la larve de *Stenolemus novaki* Horváth (Premier stade).

FIG. 9. — Vue dorsale de la larve de *Stenolemus novaki* Horváth (Premier stade).

constation d'autant plus importante que WYGODZINSKY (5) considère que les deux espèces africaines *S. monodi* Villiers et *S. kabylinus* Dispos seraient très voisins de *S. novaki* Horváth.

RÉFÉRENCES

- (1) DISPONS, P., 1955. Les Réduviidés de l'Afrique nord-occidentale. Biologie et Biogéographie. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, Série A, Zool., 10 (2) : 93-240.
- (2) DISTANT, W.L., 1903. Rhynchotal Miscellanea. *Ann. S. Afr. Mus.*, 3 (2) : 43-62.
- (3) MILLER, N.C.E., 1953. Notes in the biology of the Reduviidae of Southern Rhodesia. *Trans. Zool. Soc. London*, 17 (6) : 541-672.
- (4) WYGODZINSKY, P., 1943. Contribuição ao conhecimento do gênero « *Stenolemus* » Signoret, 1858 (Ploiariinae, Reduviidae, Hemiptera). *Rev. Brasil. Biol.*, 3 (4) : 443-451.
- (5) WYGODZINSKY, P., 1966. A Monograph of the Emesinae (Reduviidae, Hemiptera). *Bull. American Mus. Nat. Hist.*, 133 : 1-614.

Reçu le 25 novembre 1968.

IMPRIMERIE LOUIS-JEAN
Publications scientifiques et littéraires
TYPO - OFFSET
05 - GAP - Téléphone 14-23 14-24

Le directeur de la publication : P. DRACH

Dépôt légal n° 4463. Date de parution : mai 1970 — N° d'impression : 174-1970

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 x 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 XX

YEAR 1969

PART 1-C

CONTENTS

Jean COUSSERANS, André GABINAUD, Pierre SIMONNEAU and Gilbert SINÈGRE. The ecological bases of mosquito control. Methods of construction and utilization of a phyto-ecological map	1
C. COMBES and J. JOURDANE. <i>Pseudocephalotrema pyrenaica</i> n. gen., n. sp. (Trematoda), a parasite of <i>Neomys fodiens</i> (Pennant) in the Pyrenees. Taxonomic position of the genus <i>Cephalotrema</i> Baer, 1943 and <i>Pseudocephalotrema</i> n. gen.	21
Claude VAUCHER. <i>Collyricloides massanae</i> n. gen. n. sp. (<i>Collyriclidae</i>), trematode living in the cysts of the intestine of the field-mouse <i>Apodemus flavicollis</i> (Melchior)	29
D. SCHACHTER and A. CHAMPEAU. Contribution to an ecological survey of Corsica. The copepods of stagnant waters	41
Ulrich HAACKER. The stridulatory apparatus of <i>Loboglomeris</i> and its function in the sexual behaviour	57
Robert MARTY. Ecology and biocenosis of the Orthoptera of the Pyrenees	65
Harald NEMENZ. Physiological and ecological investigations on an hydrophilid from hyperhaline waters. (<i>Berosus spinosus</i> Stephen) (Coleoptera)	171
R. GUYETANT. Influence of the temperature factor on the embryonic development of <i>Rana temporaria</i> L. and <i>Rana dalmatina</i> B.	231
<i>Faunal and Ecological Records</i>	
Paul DISPONS. The egg and the larva of <i>Stenolemus novaki</i> Horváth (Hemiptera Heteroptera Reduviidae Emesinae)	243

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

Published Bi-monthly