

ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES 1250

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE - BANYULS SUR MER

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE

TOME VII - 1956 - FASC. 2



1956

HERMANN

6, rue de la Sorbonne, Paris V

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO UNIVERSITÉ DE PARIS

« Vie et Milieu » paraît à raison de quatre fascicules par an.

Des fascicules spéciaux seront consacrés à diverses questions considérées sous l'angle écologique et pour lesquelles ils représenteront une synthèse.

Les collaborateurs sont priés de se conformer aux règles habituelles instaurées pour les périodiques de même caractère et qui se résument ainsi :

- 1° Articles dactylographiés, à double interligne, avec marge.
- 2° Grouper en fin d'article et à la suite, les légendes des figures.
- 3° Dessins pourvus de lettres et signes calligraphiés.

* * *

Les articles sont reçus par M. G. PETIT, Directeur de la publication ou par M. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Secrétaire de la Rédaction (Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer).

Les auteurs pourront recevoir des tirages à part, qui leur seront facturés à prix coûtant.

* * *

Abonnement (un an) : France.....	2.500 francs
Étranger	3.000 francs
Prix du numéro.....	700 francs

* * *

Les demandes d'abonnement sont reçues par la Librairie Hermann, 6, rue de la Sorbonne, Paris (5^e). C. C. P. Paris 416-50.

Les demandes d'échanges doivent être adressées au Laboratoire Arago.

Tous les livres ou mémoires envoyés à la Rédaction seront analysés dans le premier fascicule à paraître.

ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES 1250

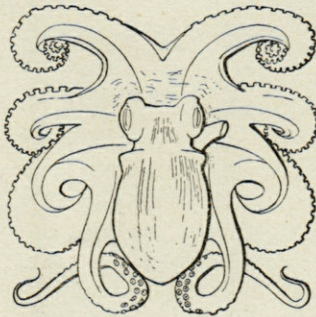
VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITE DE PARIS - BIOLOGIE MARINE - BANYULS SUR MER

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE

TOME VII - 1956 - FASC. 2



1956

HERMANN

6, rue de la Sorbonne, Paris V

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SOMMAIRE

H. et M. C. SAINT GIRONS. — Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents)	133
M. VUILLAUME. — Appareil de prélèvement pour études écologiques quantitatives de milieu aquatique de faible étendue ou très peuplés.	227
Jean LEPOINTE. — Méthodes de capture dans l'écologie des arbres.	233
R. SCHUSTER. — Das Kalkalgen-Trottoir an der Côte des Albères als Lebensraum terricoler kleintiere.	242
J. PICARD. — Les espèces et formes méditerranéennes du genre <i>Sertularella</i>	258
Yvonne CAMPANA-ROUGET et Alain G. CHABAUD. — Helminthes des environs de Banyuls. III. Sur trois espèces de <i>Cucullanus</i> (Camallanoidea, Nematoda) parasites de poissons.	267
M. VUILLAUME. — Élevage de <i>Daphnia magna</i> sur pollen.	280
J. MATZAKIS. — Développement postembryonnaire d' <i>Idotea viridis</i> (Slabber) provenant de l'étang de Leucate. (Comparaison avec <i>Idotea viridis</i> de New England Creek, étudiées par HOWES).	287
C. PUISSEGUR. — Remarques zoogéographiques sur quelques carabes pyrénéens.	301

CYCLE D'ACTIVITÉ ET THERMORÉGULATION CHEZ LES REPTILES (Lézards et Serpents)

par H. et M.-C. SAINT-GIRONS

Dans une région donnée, la survie et l'extension d'un Reptile dépendent étroitement de son cycle d'activité, quotidien et annuel. Il faut entendre par là aussi bien le rythme nyctéméral et ses facteurs, que les déplacements, quotidiens ou saisonniers, et les périodes de latence.

L'animal cherche constamment à établir un équilibre satisfaisant entre ses tendances innées (besoin de couvert ou d'un substratum donné, mœurs diurnes ou nocturnes, etc...), sa sensibilité aux facteurs physiques (température surtout) et ses besoins physiologiques (eau, nourriture, reproduction). Le cycle d'activité, différent selon l'espèce, le lieu et la saison, résulte justement de ces efforts pour maintenir l'équilibre et les résume.

L'étude d'un phénomène dépendant d'un aussi grand nombre de facteurs est toujours difficile, et les résultats peu satisfaisants. Après plusieurs études partielles du cycle d'activité, il nous a paru nécessaire de tenter une mise au point d'ensemble, ne serait-ce que pour préciser quels sont les points importants et mal connus.

Nous étudierons successivement :

- L'influence des facteurs externes sur les principales fonctions physiologiques;
- La sensibilité des Reptiles à la température, puis la thermorégulation physiologique et écologique;
- La notion d'activité et les facteurs du comportement;
- Le cycle d'activité dans les régions où il est plus ou moins bien connu : montagnes, zone tempérée et déserts chauds;

— Des observations dispersées et des recoupements permettront d'émettre quelques hypothèses sur le cycle d'activité dans les régions équatoriales. Nous terminerons par quelques remarques sur les variations annuelles de l'abondance des Serpents ainsi que sur l'influence du cycle annuel et de la thermorégulation sur l'aire de répartition.

Les deux premiers chapitres représentent surtout une revue bibliographique, facile à ordonner et à présenter.

Le cycle d'activité dans les régions froides est dominé par la recherche de l'insolation et aisé à décrire. Nous avons étudié deux espèces. PEARSON donne une bonne monographie d'une troisième et cet ensemble est suffisant pour comprendre le mécanisme de l'adaptation écologique dans ces régions.

Il n'en est pas de même pour les zones tempérées. Une masse considérable de documents a été rassemblée par de nombreux auteurs, mais la plupart sont inutilisables ici, faute de renseignements précis, datés et chiffrés. Nous donnerons surtout les résultats de nos recherches sur une dizaine d'espèces, et plus particulièrement : *Coronella austriaca*, *Anguis fragilis* et *Lacerta viridis* qui n'ont pas fait l'objet de publications antérieures.

L'écologie des déserts chauds se prête admirablement à l'exposition. Nous avons pu utiliser les observations d'auteurs qui ne se préoccupaient qu'accessoirement du cycle d'activité ainsi que des documents personnels dispersés.

Le chapitre sur le cycle d'activité dans les régions tropicales et équatoriales a été réduit à sa plus simple expression, faute de documents bibliographiques et d'observations personnelles.

Pour faciliter l'exposition de cette étude, nous distinguerons quatre grandes zones :

1. Les zones à déficit thermique permanent, ou zones froides. Ce sont les hautes montagnes tropicales et équatoriales dans lesquelles les Reptiles n'hivernent pas. Nous ignorons s'il convient d'y joindre les montagnes de la zone tempérée, au-dessus de 1 500 à 2 000 mètres et les régions septentrionales.
2. Les zones à déficit thermique dominant, ou zones tempérées. Elles comprennent : la zone tempérée proprement dite, une partie des régions du type méditerranéen et d'autres aussi sans doute (du type chinois et des déserts centre asiatiques) sans que nous puissions en décider faute de documents.
3. Les zones à bénéfice thermique dominant, ou zones chaudes. Les Reptiles n'y ont été étudiés que dans le Sahara septentrional, la basse Californie intérieure et le bas Colorado.
4. Les zones à optimum thermique constant, où il faudrait probablement distinguer une région tropicale et une région équatoriale.

I. — LES FONCTIONS PHYSIOLOGIQUES SOUMISES AUX INFLUENCES EXTERNES.

FONCTIONS A DÉTERMINISME EXTERNE PRÉPONDÉRANT.

Digestion.

Aucune étude systématique de l'influence des facteurs externes sur la digestion n'a encore été tentée chez les Reptiles. Il ne fait pas de doute que, là comme ailleurs, l'influence de la température ne soit prépondérante, mais il faut pour le prouver glaner des observations éparses. BATHOLOMEW (53) garde pendant 50 jours des Lézards exposés 16 heures par jour à la lumière, avec de la nourriture à discrétion. 164 spécimens sont divisés en trois groupes, placés respectivement à 8°, 20° et 32° C. A la fin de l'expérience, le poids moyen a varié, pour chacun de ces groupes, de — 0,1 g, + 0,1 g, + 0,3 g. Aux basses températures, et bien que l'activité soit réduite, l'animal n'arrive pas à compenser les pertes dues au métabolisme. D'après COWLES et BOGERT (44) la défécation chez un Reptile désertique, *Sceloporus magister*, est beaucoup plus fréquente à une température du corps de 37°-38° C. Ceci n'est du reste pas dû uniquement à la rapidité de la digestion et il semble que les contractions péristaltiques ne s'effectuent qu'aux températures élevées. Pour obtenir des renseignements plus précis, même par cette méthode indirecte, il faudrait élever dans des cages à température constante des Reptiles de même espèce et de même taille. Les Lézards, dont les aliments sont très fractionnés, sont à peu près inutilisables de ce point de vue. L'élevage des Serpents, dans ces conditions, doit surmonter de nombreuses difficultés techniques.

Une observation de LUETH (41) sur le nombre de jours de survie chez des Serpents privés de nourriture, confirme l'influence de la température sur l'activité de l'animal, le métabolisme et la rapidité de l'auto-consommation des réserves et des tissus.

Nombre de jours de survie, selon la température, chez des animaux privés de nourriture

17° C	27° C	32° C	36° C
—	—	—	—
74	43	10	6
85	43	10	9
110	43	21	9
110	47	25	10
120	50	28	12
127	56	31	12 à 16
Moy. 104,4	47	22,2	10,6

Très approximativement, le nombre de jours de survie diminue de moitié chaque fois que la température augmente de 10°, chez *Natrix sipedon*, Serpent de la zone tempérée.

LUETH estime que peu de Serpents se nourrissent si la température est inférieure à 15° C. En février, par une température de 15° à 20°, un grand *Pituophis catenifer*, largement approvisionné en Moineaux, n'en mange que deux. En juillet, il en consomme 7 en 2 jours et 40 en 10 jours.

D'après ROLLINAT (34), un Serpent mis à hiverner avec une proie récemment ingérée dans l'estomac la régurgite ou meurt d'intoxication. La température dans les caisses d'hivernage de cet auteur dépasse certainement 5°C. en automne.

Vipera latastei monticola, espèce de zone froide, se nourrit à une température de 12° C, mais rien ne prouve qu'elle soit capable de digérer dans ces conditions. *Vipera aspis* et d'autres Serpents français ne se nourrissent qu'entre 15° et 20°, selon les espèces et les individus.

La tunique stomacale des Serpents soumis à un jeûne prolongé dégénère longtemps avant la mort. Au printemps, on capture fréquemment de jeunes Serpents, nés en septembre de l'année précédente, qui n'ont jamais attrapé de proies et sont très maigres. A partir de mai-juin ils sont condamnés; ceux à qui l'on offre une proie ne peuvent la digérer et la régurgitent. C'est, dans l'ouest de la France, une cause très importante de mortalité chez les jeunes Serpents qui ne s'y nourrissent que de Mammifères et de Lézards.

Le rapport surface/masse de la proie ingérée joue probablement un rôle important. Dans les régions froides (et dans les régions tempérées à certaines saisons) la température n'est suffisamment élevée pour permettre la digestion que quelques heures par jour. Si la proie est de petite taille, elle peut être complètement digérée avant la nuit et les processus de putréfaction n'ont pas le temps d'entrer en jeu. De ce point de vue, les Lézards sont avantagés sur les Serpents, mais il semble que les enzymes digestifs de ces derniers restent actifs à des températures plus basses. Les expériences de CHERNOMORDIKOV (43) montrent bien que les Lézards ressentent la nécessité d'une température plus élevée durant la digestion. En cage et dans des conditions expérimentales, plus ils mangent, plus ils prolongent le temps passé près de la source de chaleur. Ce qui tendrait à démontrer que l'optimum physiologique peut différer de l'optimum éthologique.

En résumé, la rapidité de la digestion croît certainement avec la température, probablement selon un rapport supérieur à celui des autres fonctions et notamment du métabolisme. Il serait intéressant de connaître avec précision, pour plusieurs espèces provenant de régions différentes :

1° Le seuil thermique au-dessous duquel la digestion n'est plus capable de devancer les processus de putréfaction et d'intoxication consécutive.

2° Le seuil thermique à partir duquel la rapidité de la digestion et de l'assimilation parviennent à compenser les pertes dues au métabolisme.

Chez les Reptiles des régions tempérées ces nombres sont probablement compris entre 15° et 20° C, un peu moins chez les espèces des zones froides, davantage chez les Reptiles des zones chaudes. En pratique, la meilleure méthode pour conserver un Serpent en captivité consiste à installer dans sa cage une lampe chauffante, qui lui permet de choisir la température qui lui convient. Contrairement à l'opinion de LUETH (41), une température constante de 25° ne nous paraît pas souhaitable.

Incubation des œufs et gestation.

La durée de l'incubation des œufs varie avec les espèces et dépend de la température. D'après WOODWARD (33), elle est de 10 à 12 semaines chez une Vipère équatoriale, *Causus rhombeatus*. KOPSTEIN (38) a bien étudié l'incubation des Reptiles malais, chez lesquels l'incubation dure de 40 jours (*Natrix*) à 136 jours (*Boiga*).

Durée de l'incubation chez quelques Reptiles malais.

	jours		jours
<i>Natrix vittata</i>	40-60	<i>Amblycephalus carinatus</i>	53-71
— <i>subminiata</i>	54-70	<i>Aplopeltura boa</i>	63-89
— <i>piscator</i>	62-89	<i>Maticora intestinalis</i>	84
— <i>chrysarga</i>	51-61		
— <i>trianguligera</i>	59-60		
<i>Ptyas mucosus</i>	89-95	<i>Amyda cartilaginea</i>	135-139
— <i>korros</i>	98-101	<i>Ptychozoon kuhli</i>	122
<i>Elaphe flavolineata</i>	107-109	<i>Hemiphyllodactylus typus</i>	40-x
<i>Lycodon subcinctus</i>	79-83	<i>Gymmodactylus marmoratus</i> ..	93-x
<i>Naja naja</i>	88	<i>Calotes jubatus</i>	84-x
<i>Xenodermus javanicus</i>	61-65	— <i>timpanistriga</i>	70-71
<i>Calamaria linnaei</i>	64-84	<i>Draco volans</i>	29
<i>Dendrophis pictus</i>	85-126	— <i>fimbriatus</i>	68
— <i>formosus</i>	117	<i>Gomocephalus chameleontinus</i> .	106-119
<i>Boiga multimaculata</i>	65-67	<i>Tachydromus sexlineatus</i>	47-62
— <i>nigriceps</i>	136	<i>Lygosoma temminckii</i>	56
— <i>dendrophila</i>	86		
— <i>jaspidea</i>	101-x		
— <i>drapiezii</i>	114-x		

D'après PERKINS (52) dans une pièce non chauffée à température variable, la durée de l'incubation d'œufs de Serpents du Zoo de San Diego est de :

<i>Alsophis angulifer</i>	89 à 97 jours.	Moy. = 93,6
<i>Coluber constrictor mormon</i>	51 à 64 —	— 57,5
<i>Diadophis amabilis similis</i>	—	— 48
<i>Elaphe emoryi emoryi</i>	72 à 77 —	— 73,6
— <i>guttata guttata</i>	—	— 67
— <i>vulpina vulpina</i>	—	— 44
<i>Lampropeltis getulus californiae</i>	66 à 83 —	— 71,3
— <i>zonata zonata</i>	—	— 63
<i>Masticophis flagellum piceus</i>	76 à 79 —	— 77,5
— <i>lateralis</i>	—	— 94
<i>Naja naja</i>	69 à 76 —	— 72,5
<i>Ophedryx vernalis vernalis</i>	—	— 23
<i>Pituophis catenifer affinis</i>	—	— 75
— — <i>annectens</i>	64 à 77 —	— 70,3
— — <i>catenifer</i>	—	— 66
— — <i>deserticola</i>	—	— 66
— <i>melanoleucus melanoleucus</i>	59 à 101 —	— 78,8
<i>Salvadora hexalepis virgulata</i>	—	— 85
<i>Trimorphodon vandenburghi</i>	—	— 79

La durée d'incubation des œufs des espèces tropicales ou subtropicales n'est pas beaucoup plus courte que celle des espèces de la zone tempérée, mais elle est beaucoup plus régulière. En règle générale la durée de l'incubation varie peu d'une sous-espèce à l'autre, mais beaucoup entre les différentes espèces, autant parfois qu'entre genres différents.

En France, d'après ROLLINAT (34), l'incubation dure selon les années de 42 à 56 jours chez *Natrix natrix*, 52 à 90 jours chez *Natrix maura* et de 60 à 130 jours chez *Emys orbicularis*. Il arrive parfois que les embryons n'aient pu terminer leur développement avant l'automne et meurent durant l'hiver. La date de ponte n'est pas plus précoce chez les espèces dont le développement est long et ceci peut avoir une influence déterminante sur la distribution géographique : là où la saison chaude est courte ou peu accentuée, la reproduction est impossible alors que les adultes seraient parfaitement capables de survivre.

Si la température détermine dans une large mesure la durée de l'incubation, l'humidité conditionne la survie de l'embryon : trop faible, l'œuf se dessèche; trop forte, des moisissures se développent. Dans les deux cas, l'embryon périt. Nos observations en couveuse montrent que l'humidité relative doit être proche du point de saturation, sans l'atteindre. Des variations importantes sont bien supportées à conditions qu'elles soient de courte durée.

Le problème de l'humidité ne se pose évidemment pas chez les Reptiles vivipares. Par contre une juste appréciation de l'influence de la température est difficile, car il faudrait déterminer la date exacte de la gestation. Or celle-ci ne commence souvent que plusieurs semaines ou mois après l'accouplement, lors de l'ovulation.

BLANCHARD et BLANCHARD (40-41) ont observé pendant 4 années consécutives les dates d'accouplement et de parturition de *Thamnophis s. sirtalis* en captivité. La durée de la gestation s'échelonne entre 87 jours

en 1934 (année chaude) et 116 jours en 1935 (année anormalement froide). L'observation des températures vraies (c'est-à-dire la température de l'air sous l'abri météorologique ou au thermomètre fronde) pendant ces 4 années montre qu'à une élévation de 1° F, correspond une précocité de 4 jours et demi, soit 8 jours pour 1° C. Ces chiffres ne sont probablement pas exacts. Les auteurs n'ont pas déterminé la date d'ovulation, bien qu'ils reconnaissent parfaitement qu'à un accouplement précoce ne correspond pas une parturition précoce. Ils n'ont pas tenu compte non plus de la température réellement supportée par les Serpents. Néanmoins, leurs expériences montrent clairement l'influence de la température.

VOLSOE (44), disséquant un grand nombre de *Vipera berus berus*, de 1936 à 1942, au Danemark, a montré que l'ovulation a lieu entre le 20 mai et le 6 juin, plusieurs semaines ou mois après l'accouplement. La parturition se place entre le 1^{er} et le 20 août, et ne dépend pas de la date d'ovulation. La gestation dure donc, selon les années, de 60 à 90 jours environ.

Depuis 1941 nous avons élevé et disséqué de nombreux spécimens de *Vipera aspis aspis*, en Loire-Inférieure. L'ovulation a lieu dans la première quinzaine de juin. Les dates de parturition varient normalement du 15 août à la fin de septembre (surtout du 1^{er} au 10 septembre). En 1954, l'été fut froid et la ponte ne débuta que le 14 septembre. Une femelle capturée le 1^{er} octobre et une autre élevée en terrarium, n'ont pondu, dans la caisse d'hivernage, qu'entre le 1^{er} et le 15 novembre. La même année une femelle de *Vipera berus* a pondu le 9 septembre. Le développement de *Vipera aspis* dure donc, dans l'Ouest de la France, de 75 à 120 jours ou plus. Signalons qu'au lieu de l'expérience, *Vipera aspis* se trouve à la limite Nord de son aire de répartition. Il en était de même des Cistudes qui, en 1927, ne purent terminer leur développement dans l'Indre (ROLLINAT, 34).

La gestation des Reptiles peut-elle se poursuivre durant l'hivernage? Des cas indiscutables ont été cités chez *Vipera berus* : une femelle gestante le 12 mars près de Hambourg (EIFFE, 91), une autre le 28 mars en Norvège (WOLLEBACK, 18), plusieurs durant l'hivernage en Finlande (VAINO, 32). Une femelle gestante le 5 avril dans le Northumberland (FIELD, juin 1907, cité par M. SMITH, 51), une autre le 20 avril dans les Alpes, à 1 400 mètres (PSENNER, 40-41). PSENNER estime même que la durée de la saison chaude est trop courte, à cette altitude pour permettre la parturition, en septembre-octobre, des individus qui se sont accouplés au printemps et que la poursuite de la gestation durant l'hivernage est normale. Il trouve également, en Calabre, une femelle gestante de *Vipera aspis hugyii* en mai.

Ces observations ne concordent pas avec celles de ROLLINAT, qui a toujours vu mourir durant l'automne les embryons tardifs, ni avec les expériences de CIESLAK (45) sur *Thamnophis radix*. Cet auteur place

6 femelles gestantes en hibernation artificielle et tous les embryons meurent. Il est vrai que les femelles elles-mêmes ne survivent que quelques semaines ou mois à cette expérience. Nous avons également constaté une mortalité anormale chez les jeunes *Vipera aspis* nés en novembre 1954.

Il est certain que quelques individus de *Vipera berus*, et peut-être même des populations entières dans les régions froides, peuvent continuer leur gestation pendant l'hivernage. Le développement des embryons est évidemment interrompu durant cette période. Cependant on ne connaît, actuellement, aucune espèce chez laquelle ce processus soit la norme.

PEARSON (54) a observé *Liolaemus multiformis* aux hautes altitudes dans le sud du Pérou. La gestation de ce Lézard dure de 5 à 7 mois au cours de l'hiver de l'hémisphère Sud, mais l'animal reste actif toute l'année et profite au maximum des heures ensoleillées. Nous reviendrons d'ailleurs sur ces observations.

FONCTIONS A DÉTERMINISME COMPLEXE.

Reproduction.

Si la digestion et l'incubation des œufs sont sous le contrôle direct de facteurs externes, d'autres processus physiologiques semblent beaucoup plus indépendants. Certes, dans ses valeurs extrêmes, la température peut toujours jouer un rôle limitatif, mais chez les Reptiles des régions tempérées on ne remarque plus de variations importantes d'une année à l'autre et la quantité moyenne de chaleur fournie paraît toujours supérieure au minimum nécessaire.

Le cycle sexuel des femelles est encore mal connu chez les Reptiles, mais il dépend sans aucun doute d'un grand nombre de facteurs : nourriture, réserves, effet direct et indirect (par relais hypophysaire) des facteurs physiques, etc...

D'après BARTHOLOMEW (53) le développement des ovaires est à peu près indépendant de l'influence directe de la température et de la lumière, tout au moins durant l'hiver. Mais d'autres observations montrent que le cycle reproductif des femelles est sensible aux facteurs externes. Au Danemark, *Vipera berus* se reproduit presque tous les ans : sur 118 femelles, VOLSOE en trouve 91 gestantes (en été) ou pourvues de gros ovules (au printemps). Alors qu'en Finlande VAINO (32) ne compte que 46 femelles gestantes sur 87 individus capturés à la fin de l'été. Manifestement, le cycle reproductif s'étend sur deux ans. Nous avons pu mettre en évidence le même phénomène sur une espèce voisine. En Loire-Inférieure, à la limite septentrionale de son aire de répartition, *Vipera aspis* ne se reproduit que tous les 2, 3 ou 4 ans, selon les individus

et les années (1). Sur 62 femelles examinées, 22 seulement étaient gestantes ou pourvues de gros ovules. A 50 kilomètres au Sud, sur 123 femelles nous trouvions déjà 73 individus gravides ou présentant de gros ovules.

Des faits analogues ont été constatés chez *Crotalus viridis*. Une très importante population étudiée par KLAUBER (36) se reproduit chaque année, tandis qu'à 100 milles au Nord et à une altitude un peu supérieure, les femelles capturées par RAHN (42) présentent un cycle biennal. Toutefois, dans ce cas, l'accouplement n'a lieu que tous les deux ans. Il semble donc bien qu'à la limite Nord de leur aire de répartition, certains Serpents soient incapables d'assurer la maturation des ovules et le développement des jeunes en une seule année. L'action de la température est-elle directe ou bien agit-elle par l'intermédiaire de la digestion, qui est trop lente pour permettre la restauration rapide des réserves? Les expériences de BARTHOLOMEW nous incitent à pencher vers la seconde hypothèse. Mais de nouvelles recherches sont nécessaires avant de connaître le déterminisme du cycle sexuel chez les Reptiles.

Il n'en est pas de même de la spermatogénèse, processus qui met en jeu moins de facteurs et pour lequel nous pouvons espérer connaître l'influence de la température. De plus les études sont assez nombreuses, tout au moins dans la zone tempérée, pour que l'on puisse effectuer d'utiles comparaisons.

Reptiles des régions tempérées. — On peut distinguer des cycles spermatogénétiques de trois types différents :

— La multiplication des spermatogonies commence en mars, dès la fin de l'hivernage, les spermatocytes dominent en juin-juillet, la spermiogénèse est achevée en octobre et les spermatozoïdes passent l'hiver dans les canaux déférents. Ce type a été trouvé chez *Thamnophis radix* (CIESLAK, 45), *Thamnophis elegans* et *T. sirtalis* (FOX, 52 et 54) et *Natrix natrix* (PETTER-ROUSSEAU, 53).

— La multiplication des spermatogonies commence entre mai et juillet, et l'hivernage a lieu sous la forme de spermatides (*Vipera berus*, VOLSOE, 44) ou de spermatocytes I (*Anguis fragilis*, DALCO, 21, HERLANT, 33, *Xanthusia vigilis*, MILLER, 48).

— Chez *Lacerta muralis* et les formes voisines (REISS, 23, FRANCKENBERGER, 28, HERLANT, 33) un bon nombre de spermatozoïdes est déjà formé en octobre, mais la spermiogénèse continue pendant tout l'hiver.

(1) Remarquons en passant que l'oestrus est, dans ce cas, tout à fait indépendant de la maturation des ovules, puisque toutes les femelles s'accouplent chaque printemps, et assez souvent à l'automne.

et se termine au printemps. Pratiquement toutes les lignées coexistent pendant la plus grande partie de l'année. Chez *Vipera aspis*, la spermatogénèse tend à devenir continue, bien qu'on note une activité réduite fin mai-début juin et maximum de juillet à septembre.

Reptiles des déserts chauds. — La spermatogénèse des Reptiles désertiques est moins bien connue mais semble tout aussi variable, dans le temps, que chez les espèces de la zone tempérée. D'après KEHL (44) la spermatogénèse est continue chez *Acanthodactylus pardalis*, et probablement chez de nombreux Lézards qui pondent au printemps et à l'automne (DOUMERGUE, 01). Chez *Uromastix acanthinurus* (KEHL), et *Aspis cerastes*, elle débute en octobre, se poursuit à un rythme ralenti pendant l'hiver et se termine au printemps.

Un troisième type est représenté par *Phrynosoma solare* (BLOUNT, 29). La spermatogénèse, très rapide, débute au milieu du printemps et est terminée à la fin de l'été.

Reptiles des régions équatoriales. — Aucune étude de spermatogénèse n'a été faite, mais on sait que les femelles pondent à toutes les époques (KOPSTEIN, 38), certaines tous les mois (WOODWARD, 33). Quatre hypothèses peuvent être retenues, quant à l'activité spermatogénétique des mâles :

1° La spermatogénèse est continue.

2° La spermatogénèse est cyclique, mais les individus d'une même espèce n'ont pas de cycles concomitants et il se trouve toujours des mâles aptes à féconder les femelles.

3° Il n'existe qu'une courte période de repos, durant laquelle les spermatozoïdes stockés dans les canaux déférents peuvent assurer la fécondation.

4° C'est la femelle qui stocke les spermatozoïdes dans ses oviductes. La possibilité de cette conservation a été constatée chez des femelles isolées (WOODWARD, KOPSTEIN, ATSATT, 53), mais rien ne prouve qu'elle soit utile dans la nature puisque nous l'avons constatée chez des Serpents de la région tempérée, où elle est superflue.

Les expériences de BARTHOLOMEW (53) à propos de l'influence de la lumière et de la température sur la spermatogénèse chez *Xanthusia vigilis* en hivernage, montrent que :

— La lumière a un effet accélérateur sur la croissance pondérale du testicule et le développement de la lignée spermatogénétique, même à une faible température.

— La spermatogénèse est beaucoup plus rapide, chez les animaux exposés à la lumière, lorsque la température est élevée.

Chez la même espèce, MILLER (48) a constaté que des injections d'extrait d'hypophyse antérieure, ajoutées à une exposition constante à la lumière, déterminent en 6 semaines, durant l'hiver, un développement des testicules et de la lignée spermatogénétique analogue à celui que l'on constate normalement en mai.

Récemment FOX (54) a comparé le cycle sexuel des *Thamnophis* mâles chez les différentes espèces et sous-espèces de deux régions.

Il trouve :

1^o que dans les deux habitats les races de *T. sirtalis* sont en avance sur les races de *T. elegans*, les différences entre sous-espèces étant moindres que les différences entre espèces ;

2^o que toutes les populations de la localité la plus froide sont légèrement en retard. L'auteur conclut que les dates du début et de la fin de la spermatogénèse peuvent être en corrélation avec la croissance ou la décroissance du nombre d'heures par jour pendant lesquelles le Serpent peut maintenir la température de son corps dans les limites compatibles avec une activité normale.

Signalons enfin l'observation de COWLES et BURLESTON (44) sur la stérilisation de spécimens mâles de *Xanthusia vigilis*, soumis à une température de 36-37° C pendant 7 jours.

Que pouvons-nous conclure de cet ensemble d'observations? Expérimentalement, il est hors de doute que la lumière ou la température exercent une influence directe (ou par relais hypophysaires) sur la spermatogénèse. Pourtant l'étude du cycle annuel de nombreux Reptiles montre que cette influence joue, en pratique, un rôle effacé. La somme de chaleur nécessaire à un Serpent ou à un Lézard pour digérer ses proies ou mûrir ses œufs est très supérieure à celle qu'exige le déroulement de la spermatogénèse. Enfin la lumière, qui semble toujours suffisante quantitativement, ne paraît pas jouer un rôle important en déclenchant, par son augmentation relative, l'activité de l'hypophyse. En effet, chez les Reptiles des régions tempérées et chaudes, la spermatogénèse peut commencer à toutes les dates comprises entre les mois de mars et d'octobre se dérouler rapidement ou, au contraire, s'étendre sur la majeure partie de l'année et tend même parfois à devenir continue, acyclique. Il n'est aucune époque de l'année où il ne soit possible de trouver, chez une espèce au moins, n'importe quel stade de la lignée spermatogénétique.

Toutefois, à l'intérieur d'une même espèce ou entre espèces voisines ayant un cycle spermatogénétique semblable, il existe probablement un léger décalage de celui-ci; il commence plus tard chez la forme ou l'espèce la plus septentrionale. C'est le cas de *Thamnophis elegans* de

San Francisco, plus précoce que *T. radix* de Chicago. Mais si le cycle peut être parfois décalé, on n'éprouve jamais cette impression de déficit thermique si nette, pour la maturation des œufs par exemple, chez les espèces à la limite septentrionale de leur aire de distribution.

A notre avis, l'influence des facteurs externes sur la spermatogénèse, qui reste fort intéressante du point de vue de la physiologie, présente peu d'intérêt pour un écologiste et n'a que des relations lointaines avec la distribution géographique et le cycle d'activité.

Cycles alimentaires.

WOODWARD (33) dans sa très intéressante étude d'une Vipère africaine, *Causus rhombeatus*, décrit avec précision un cycle reproducteur et alimentaire chez une femelle captive. Cet animal mue, puis au bout de 4 à 5 jours, pond de 10 à 18 œufs. Vient ensuite une période d'alimentation de 10 à 12 jours, pendant laquelle elle absorbe de 4 à 6 *Bufo regularis*. Puis la Vipère cesse de se nourrir pendant 11 à 18 jours et mue de nouveau. Ce cycle mensuel a été suivi durant 11 mois sans interruption chez une femelle et pendant 4 mois sur 9 autres.

Nous avons observé chez *Coronella austriaca*, *C. girondica* et *Macroprotodon cucullatus* un cycle alimentaire très net, plus complexe et sans aucun rapport avec le cycle reproducteur. Ces Serpents acceptent continuellement leurs proies préférées (de petits Lézards), même au moment de la mue. Sauf lorsqu'ils sont prêts à muer, ils acceptent d'y joindre des œufs de Lézards et, chez *C. austriaca*, de petits Mammifères. Durant de courtes périodes, à une date variable entre les mues, ces Serpents paraissent fortement motivés pour la recherche de la nourriture. C'est uniquement à ce moment que les Coronelles attaquent de grands *Lacerta viridis*, qu'elles ne peuvent maîtriser d'ailleurs et dont elles cassent et avalent la queue après l'avoir nettement recherchée. Elles attaquent aussi d'autres Serpents, notamment des Vipères qu'elles saisissent d'emblée par la tête et avalent très bien. Nous avons vu également un *Macroprotodon*, calme en temps ordinaire, saisir par le milieu du corps des jeunes de son espèce. Il les relâchait assez vite, goût, odeur et contact n'étant pas ceux d'une proie, mais les reprenait au premier mouvement. Ce comportement ne semble pas lié à une carence alimentaire et n'est pas le fait de Serpents affamés.

Entre certaines limites, qui varient avec les espèces, la fréquence des mues est sans aucun doute liée à la température et à l'abondance des proies. Cependant la succession du refus, puis de l'acceptation et enfin de la recherche de la nourriture est indépendante des facteurs externes et obéit à un déterminisme physiologique interne.

Besoins en eau.

D'après BENEDICT (32), la perte totale d'eau est de l'ordre de 0,1 % à 0,3 % du poids du corps, par jour, à 25° C, dans un air sec, pour un *Python molurus* de 5 kg, un *Boa* et une Tortue de 5 kg. Ces besoins sont faibles, ce qui était à prévoir puisque les excréments sont solides et l'évaporation limitée aux voies respiratoires. Ils ne sont pourtant pas négligeables. Les Reptiles des régions froides, tempérées et sans doute tropicales, boivent tous les jours quand ils le peuvent, non pas dans les mares ou ruisseaux comme on le croit trop souvent, mais en absorbant patiemment la rosée goutte à goutte. Il semble bien pourtant que certains Reptiles désertiques peuvent se passer d'eau toute l'année. Des spécimens d'*Aspis cerastes* en captivité se montrèrent très surpris et même effrayés devant un bac d'eau. Au début ils buvaient peu et maladroitement. Les proies, avalées en entier, doivent sans doute fournir l'eau nécessaire, soit directement, soit par oxydation des graisses, encore que ce dernier procédé soit très peu rentable.

II. — LA RÉGULATION THERMIQUE ET L'INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE.

MÉTABOLISME ET RÉGULATION PHYSIOLOGIQUE.

Il n'existe pas chez les Reptiles d'oxydations liées à la thermorégulation chimique, mais les oxydations liées à la digestion, l'excrétion, les sécrétions, etc... subsistent toujours et dégagent un certain nombre de calories. En même temps l'évaporation au niveau des voies respiratoires consomme de la chaleur. Le rapport entre ces deux phénomènes n'est évidemment pas constant, puisque certaines fonctions sont essentiellement discontinues. Mais peut-il varier également sous l'influence des conditions extérieures, notamment de la température à ses degrés extrêmes ?

D'après BENEDICT (32), dans des conditions proches du métabolisme basal, la production de chaleur par unité de surface est constante chez des Reptiles, Amphibiens et Poissons de 9 g à 5 kg. Les grands animaux ont donc une plus faible production de chaleur que les petits et, en temps normal, celle-ci est compensée par l'évaporation.

COLE (43) a montré que l'activité musculaire peut élever la température d'un Lézard de 2° C et que, dans des conditions semblables de température, le Lézard placé dans la cage la plus humide montre une augmentation plus rapide de sa température interne.

COWLES (42-44) observe qu'à des températures proches du maximum critique, l'animal réagit en ouvrant la bouche et qu'après sa mort sa température augmente brusquement.

LUETH (41), cherchant s'il existe un rythme journalier de la température chez les Serpents, trouve que jusqu'à 10° C leur température est supérieure à celle de l'air, la différence pouvant atteindre 5°. Le métabolisme l'emporte donc sur l'évaporation aux basses températures, tout au moins tant que l'animal est capable de bouger. De 10° à 30°, la température du corps est plus basse d'environ 0,3° que celle de l'air. L'évaporation l'emporte et la température interne devient nettement plus basse que

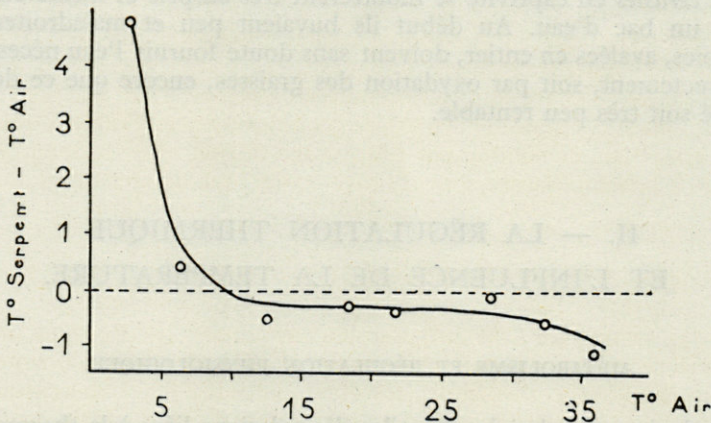


Fig. 1. — Différence entre la température du Serpent et la température de l'air, selon la température de l'air (d'après LUETH 41).

En abscisses : Température de l'air, en degrés centigrades.

En ordonnées : Température du Serpent moins température de l'air.

celle de l'air. La nuit, chez les Serpents, la température du corps est plus basse que celle de l'air. Le jour, à une température voisine (c'est-à-dire 24°-25° dans ces expériences), elle est égale à celle de l'air ou plus élevée. Toutes ces expériences ont été faites en cage, et la température de l'air est égale à celle du substratum.

Différence entre la température du corps et la température de l'air chez quelques Reptiles, en fonction de l'humidité relative, d'après HOLL et ROOT (30) (Cité par GUNN, 42). Le signe + indique une température du corps plus élevée que la température de l'air.

Humidité relative	7 %	25 %	50 %	75 %	95 %
<i>Sceloporus undulatus</i>	— 0,7° C	— 0,7° C	— 0,1° C	+ 0,3 C°	+ 0,6° C
<i>Phrynosoma cornutum</i>	— 0,4	0,0	+ 0,1	+ 0,2	+ 0,4
<i>Chrysemys marginata</i>	— 0,7	— 0,6	— 0,5	— 0,4	— 0,1
<i>Cistudo major</i>	— 0,3	— 0,2	— 0,1	0,0	+ 0,1
<i>Alligator mississippiensis</i>	— 0,4	— 0,3	— 0,1	— 0,1	+ 0,2

Il est clair que la thermorégulation physiologique des Reptiles, pratiquement inexistante aux températures moyennes, ne peut jouer qu'un rôle assez effacé aux températures extrêmes. Elle aide sans doute les individus surpris au-dehors par des conditions défavorables à regagner leurs abris, mais ne semble pas d'un usage normal. Les adaptations des Reptiles à la température sont d'ordre écologique et non physiologique.

ABSORPTION DE LA CHALEUR ET RÉGULATION ÉCOLOGIQUE.

Nous savons qu'aux températures moyennes, les Reptiles ont une température interne à peu près égale à celle de l'environnement. Il s'agit là d'une idée théorique, résultant d'études faites dans des cages où l'air et le substratum sont à la même température. Dans la nature, l'animal est en présence de quatre sources de chaleur :

- 1° rayonnement solaire direct;
- 2° rayonnement réfléchi;
- 3° conduction de l'air;
- 4° conduction du sol.

En pratique, nous pouvons nous contenter d'étudier 3 facteurs : la température du substratum, la température de l'air et l'insolation.

Pendant longtemps on s'est préoccupé de façon excessive de la température de l'air. Elle semble avoir une importance assez faible comparée à celle du substratum. COLE (43), lors de ses expériences sur la sensibilité des Lézards aux hautes températures, remarque : « Si le substratum n'est pas chauffé par-dessous, mais si l'air chaud est soufflé à l'intérieur de la cage, la température du Lézard ne s'élève en aucun cas plus rapidement que celle du sol. D'autre part, si le substratum est chauffé alors que de l'air froid circule à travers la chambre, la température

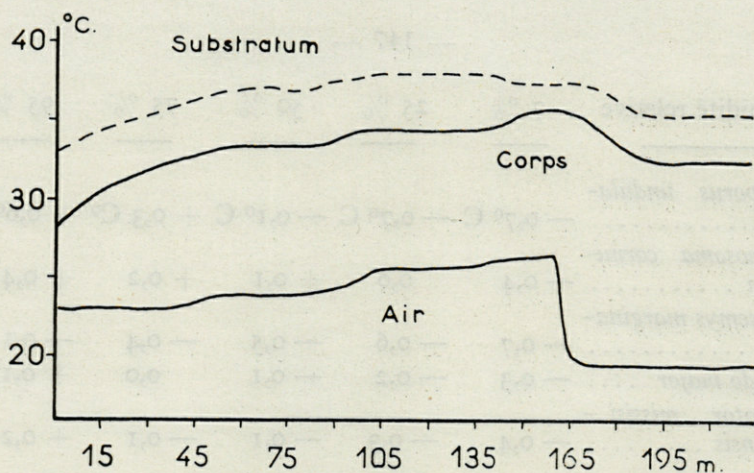


Fig. 2. — Rapport entre la température de l'air, la température du substratum et la température du corps, chez *Sceloporus magister* (d'après COWLES et BOGERT 44). En abscisses : Temps en minutes. En ordonnées : Température en degrés centigrades.

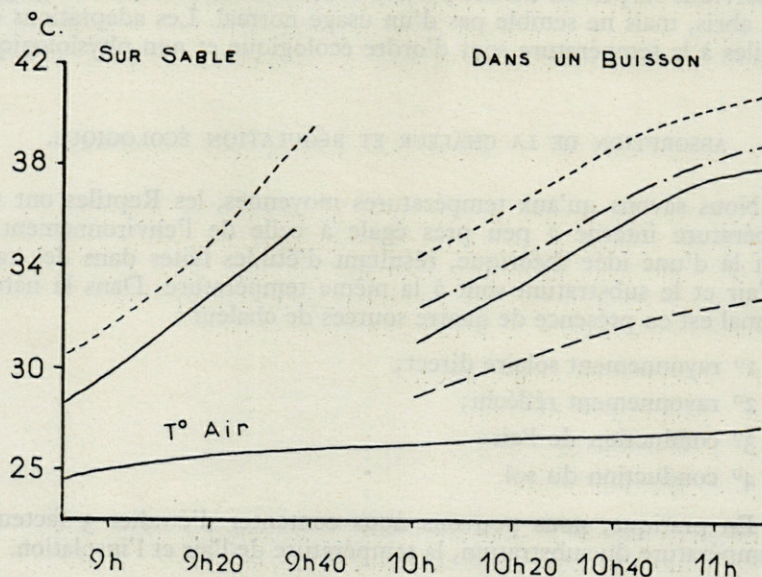


Fig. 3. — Rapport entre la température de l'air, la température de différents substratums et la température du corps, chez *Lacerta viridis*.

En abscisses : Temps en heures. En ordonnées : Température en degrés centigrades.

Sur sable :

- Température du substratum (sable).
- Température du corps.

Dans un buisson :

- Température sur le sol (prairie).
- Température du corps sur un buisson à 1 m au-dessus du sol.
- · — · — Température indiquée par un thermomètre noir à 1 m au-dessus du sol.
- Température indiquée par un thermomètre nu à 1 m au-dessus du sol.

du corps du Lézard suit de peu la température du substratum. L'air froid réduit la rapidité de l'élévation de la température du Lézard et du sable, mais la température du corps atteint quand même rapidement le seuil léthal, alors même que la température de l'air est inférieure à 15° C à ce seuil.»

Il s'agit là d'observations faites en laboratoire et qui ne semblent pas exactement confirmées dans la nature. Les graphiques publiés par COWLES et BOGERT (44) (fig. 2), ainsi que nos propres observations (fig. 3), indiquent que si l'influence de la température de l'air est faible, il n'est pas possible de la considérer comme négligeable.

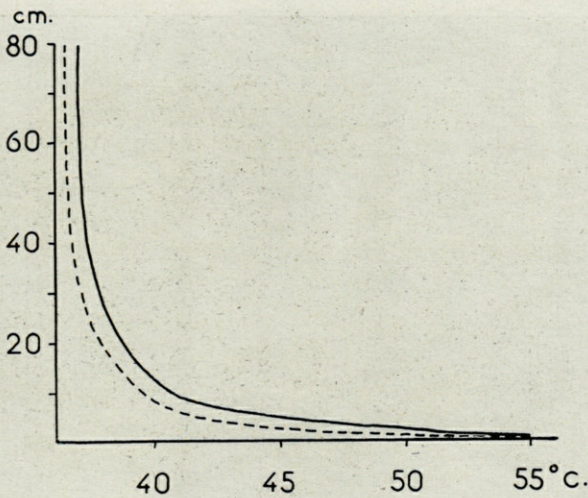


Fig. 4. — Température, à différents niveaux au-dessus du sol, d'un thermomètre noir et d'un thermomètre nu, à 12 h, le 3 avril 1955, dans le Sud marocain (Aouinet Torkoz).

En abscisses : Température en degrés centigrades

En ordonnées : Hauteur au-dessus du sol, en centimètres.

———— Thermomètre noir.

----- Thermomètre nu.

L'influence déterminante du substratum, déjà remarquée par WEESE en 1917, est un fait indiscutable, mais il est bien difficile de distinguer la part de la conduction et celle du rayonnement. Si l'on en juge par l'allure des courbes de températures d'un thermomètre noir et d'un thermomètre nu, placés sur le sol puis à différents niveaux au-dessus de celui-ci, la première semble prépondérante (fig. 4).

Le rayonnement direct peut jouer un rôle important lorsque l'animal est sur un substratum mauvais conducteur, lorsqu'il est dressé sur ses pattes ou encore monté sur un buisson. Cela s'observe surtout en monta-

gne et, à un moindre degré, dans les régions désertiques et tempérées, peu après le lever du soleil. PEARSON (54) étudiant le Lézard *Liolaemus multiformis* dans les montagnes du Pérou méridional, cite l'observation suivante : par une température de l'air de -5°C et une température du substratum de $+5^{\circ}$, l'animal obtient une température interne de 19° .

Dans ce cas, la coloration du Reptile présente une importance réelle, les animaux de teinte sombre étant avantagés. ATSATT (39), étudiant les variations de coloration chez les Reptiles en fonction de la

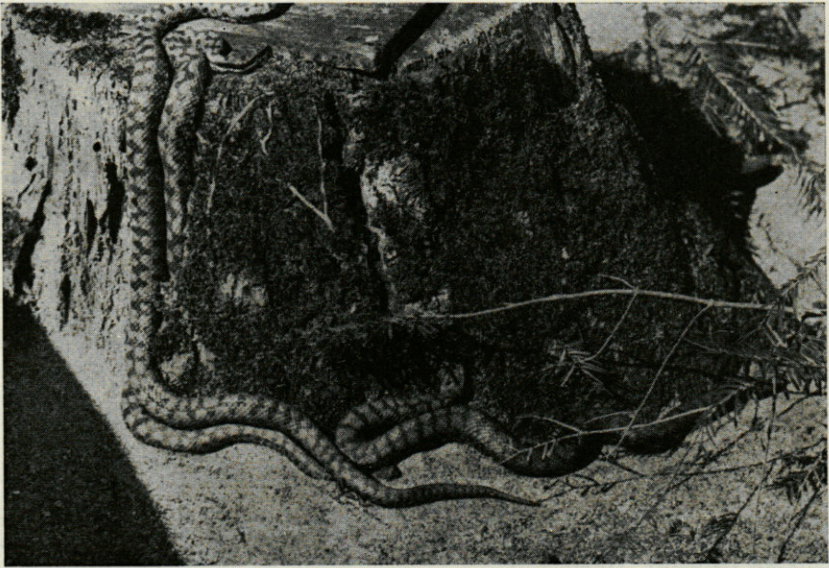


Fig. 5. — Thermorégulation écologique chez *Vipera aspis* : au printemps le sol est humide et frais et ces trois animaux se chauffent sur le côté bien exposé d'une souche creuse.

lumière et de la chaleur, observe que les changements de coloration d'un Iguane, en réponse à la température, semblent avoir une fonction thermorégulatrice. La température du corps de *Platyrrhinus platyrrhinus*, placé au soleil pendant 15 minutes, passe de 17°C à $23^{\circ}\text{-}25^{\circ}$, alors que la température de l'air croît seulement de 19° à $23,5^{\circ}$. Toutefois, pour les régions non montagneuses, nous acceptons l'opinion de KLAUBER (39) qui estime que l'utilité pratique de la coloration — quand elle en a — est de dissimuler l'animal plutôt que d'aider à la thermorégulation.

Comme le pense COWLES (41) les espèces de petite taille paraissent avantagées dans les zones (ou les saisons) à déficit thermique. En s'exposant au soleil alors que l'air et le substratum sont froids, elles se réchauffent plus rapidement et en pratique ne se refroidissent pas plus vite que les espèces de grande taille puisqu'elles peuvent, le soir, en s'étalant sur le sol, profiter par conduction de la température élevée du substratum et de l'abri. Signalons aussi que la digestion des proies est proportionnellement plus rapide chez les petites espèces.

Quand l'animal choisit un substratum à la température voulue, ou rentre dans son abri, il effectue ce que nous avons appelé une thermo-



Fig. 6. — Thermorégulation écologique et besoin de couvert chez *Vipera latastei monticola*.

régulation écologique, beaucoup plus efficace, chez les Reptiles, que la régulation physiologique. La plus grande partie de l'étude du cycle d'activité lui sera consacrée. Mais l'animal peut aussi, sans bouger de place et simplement en se dressant sur ses pattes, en s'aplatissant sur le sol, etc... modifier dans une certaine mesure l'absorption de chaleur par rayonnement et par conduction.

Pour absorber de la chaleur :

1° Si le substratum est chaud et l'insolation suffisante, Lézards et Serpents peuvent s'aplatir sur le sol, les côtes largement étalées et le dos au soleil.

2° Si le substratum est froid mais l'insolation forte, cas fréquent le matin et en montagne, les Lézards peuvent s'isoler du substratum en se dressant sur leurs pattes (ou en grimpant sur un buisson, mais il s'agit alors de régulation écologique) et s'installer de façon à ce que les rayons du soleil frappent à angle droit la plus grande surface possible de leur corps.

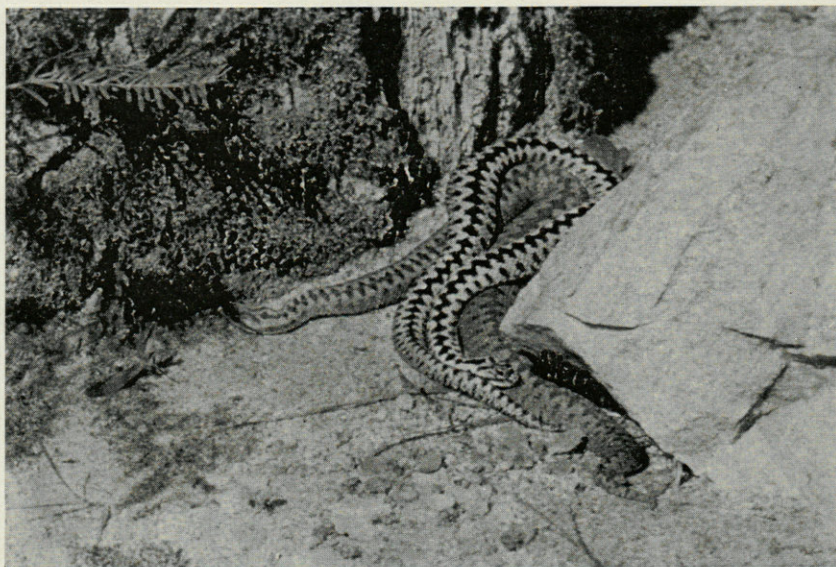


Fig. 7. — Position caractéristique de *Vipera berus* pendant l'insolation, en période de déficit thermique : même pendant les tentatives d'accouplement du mâle, la femelle reste aplatie sur le sol.

Pour limiter l'absorption de chaleur :

L'animal s'isole plus ou moins du substratum et se tourne face au soleil, diminuant ainsi la surface exposée au rayonnement.

Ces comportements particuliers et adaptés aux circonstances sont loin d'être la règle. Beaucoup de Serpents ne s'aplatissent jamais et un grand nombre de Reptiles se refusent obstinément à quitter le sol.

CHERNOMORDIKOV (43) a remarqué qu'au laboratoire des Lézards font régulièrement alterner des périodes de chauffage dans les parties chaudes des cages et des périodes d'activité dans des parties plus froides. C'est un comportement que l'on rencontre assez souvent dans la nature, bien qu'il soit loin d'être la règle. L'animal peut chercher un emplacement à une température voisine de l'optimum ; mais il peut aussi choisir un endroit nettement plus chaud, qu'il quitte au bout de quelques temps.



Fig. 8. — Position caractéristique de *Lacerta viridis* pendant l'insolation, en période de déficit thermique. Comme sur la photo précédente, seule la femelle s'étale sur le sol, tandis que le mâle, en préliminaires d'accouplement, garde une posture normale.

En général c'est après cette courte période de chauffage qu'il explore les endroits ombragés et frais de son domaine. Ce comportement semble particulier aux Lézards et n'a pas été interprété de façon certaine. L'animal a-t-il volontairement emmagasiné de la chaleur pour se livrer à une quête alimentaire dans des régions thermiquement défavorables, ou bien cette activité est-elle la conséquence directe et automatique de l'augmentation de la température du corps ?

SENSIBILITÉ DES REPTILES A LA TEMPÉRATURE.

Les données du tableau ci-contre ne sont par rigoureusement comparables, puisqu'elles ont été rassemblées par plusieurs auteurs, utilisant des méthodes et des techniques différentes. Toutefois, et avec les précautions nécessaires, les résultats restent utilisables.

SENSIBILITÉ DES REPTILES A LA TEMPÉRATURE
(en degrés centigrades).

	Mn. Léthal	Mn. Crit.	Mn. V. T.	Opt.	Mx. V. T.	Mx. Crit.	Mx. Léthal	D. N.
RÉGIONS FROIDES								
<i>Liolaemus multiformis</i> (1)		1-2	4-5		37			D
<i>Quedenfeltia tachyblepharus</i> (2)		1-2	4-5		37			D
<i>Vipera latastei monticula</i> (2)	Inf. à — 1	2-3	6	27,5	38			D
RÉGIONS TEMPÉRÉES								
<i>Vipera berus</i> (2)	(— 4)	4-5	10	26,5	34			D
<i>Vipera aspis</i> (2)	(— 4)	5-6	11	29	37			D
<i>Vipera ursinii</i> (2)	— 2	4-5	11	28	38			D
<i>Coronella austriaca</i> (2)			10	27,5	38			D
<i>Thamnophis radix</i> (3) et (4)	— 2						43	D
<i>Natrix sipedon</i> (4)	(0,5)							
<i>Anguis fragilis</i> (2)	(0,5) Inf.		10	(25)	32		44	D N
<i>Lacerta viridis</i> (2)	à — 1		15	32	40		(40)	D
<i>Lacerta agilis</i> (8)	Inf. à — 1 (— 4,9)	7,5		29-33	40		44	D
RÉGIONS CHAUDES								
<i>Dipsosaurus d. dorsalis</i> (5)			27	37,4	41	47,5	50,5	D
<i>Crotaphytus wislizemii</i> (5)			23	37,4				D
<i>Crotaphytus silus</i> (5)				38,7	41			D
<i>Sauromalus obesus</i> (5)			27	37,7	42	45,6	50-51	D
<i>Uma n. notata</i> (5)			26	38,5	40,5	45		D
<i>Phrynosoma b. blainvillii</i> (5)			28	34,9	39	46,7	48	D
<i>Phrynosoma m' calli</i> (5)			29,3	36,9	41			D
<i>Phrynosoma platyrhinos</i> (5)			29	36,8	39			D
<i>Eumeces algeriensis</i> (2)	0	12	26	40	42			
<i>Xanthusia vigilis</i> (5)		10	23	28-29	33		40	N
<i>Hezoderma s. suspectum</i> (9)		10	24	29-30	33,7	44		N

<i>Coleonyx variegatus</i> (6)			16,6	27,5	33,5			N
<i>Coluber flagellum piceus</i> (5)			24	33	37		42,4	D
<i>Phyllorhynchus d. perkinsi</i> (5)			24			38	39,3	N
<i>Arizona elegans occidentalis</i> (5)			19	27		41,8	43-44	N
<i>Chionactis o. occipitalis</i> (5)			20			37		N
<i>Crotalux atrox</i> (5) et (7)			18			39	46	N
<i>Crotalus cerastes</i> (5) et (7)			17,5	31,4		41,6	46	N
<i>Aspis cerastes</i> (2)		9	15	33-34				N
RÉGIONS FROIDES		2	5	27,5	37,5			
RÉGIONS TEMPÉRÉES								
<i>Serpents</i>	— 2	5	10,5	27,8	36,7		43,5	
<i>Lézards D.</i>	— 2		15	32	40			
<i>Lézards N.</i>	— 2		10	25	32			
RÉGIONS CHAUDES								
<i>Serpents D.</i>			24	33	37			
<i>Serpents N.</i>		9	19	31,1			43,7	
<i>Lézards D.</i>	0	12	27,4	37,3	40,5	46,2	49,5	
<i>Lézards N.</i>		10	21,2	28,5	33,4			

- (1) D'après PEARSON (température du corps).
- (2) D'après SAINT GIRONS (température du milieu environnant).
- (3) D'après BAILEY (température du corps).
- (4) D'après LUETH (température du corps).
- (5) D'après COWLES et BOGERT (température du corps).
- (6) D'après KLAUBER (température du milieu environnant).
- (7) D'après MOSAUER et LAZIER (température du corps).
- (8) D'après LIBERMAN et POKROVSKAJA (température du corps).
- (9) D'après BOGERT et del CAMPO.

D = Diurne.
N = Nocturne.

Les chiffres () se réfèrent à des conditions particulières, qui seront discutées dans le texte. Rappelons que les chiffres de KLAUBER et SAINT GIRONS représentent la température approximative de l'animal, d'après celle du milieu environnant, lorsque la thermorégulation physiologique n'intervient pas. Le maximum volontairement supporté s'en trouve majoré de 2 à 3 °. Il faut s'en souvenir lors de la comparaison avec les données des autres auteurs. C'est ainsi que chez *Lacerta viridis* nous avons trouvé un maximum volontairement toléré de 40°, chiffre qui correspond à la température léthale du corps (d'après KAMMERER). L'animal a donc été observé à 40° alors qu'il se refroidissait par évaporation ou, quittant un abri plus frais, ne faisait qu'une courte station au soleil.

Cette méthode est plus intéressante du point de vue de l'écologie, puisqu'elle se rapporte directement à des données microclimatiques, tandis que la recherche de la température du corps est plus précise et plus intéressante du point de vue de la physiologie.

Trop de bonnes expériences sont difficiles à interpréter, parce que les termes d'optimum, maximum léthal, etc... n'ont pas été suffisamment bien définis. Suivant en partie COWLES et BOGERT (44) nous distinguerons dans l'échelle thermique :

Le *minimum léthal*, qui paraît extrêmement variable si nous nous contentons d'un coup d'œil sur le tableau. En réalité, une température de -4° C, ne peut être tolérée que pendant quelques heures, par des animaux en hivernage, et correspond à un minimum absolu. Au contraire une température de -2° (BAILEY, 49), peut être supportée pendant l'hiver durant plusieurs jours ou semaines et, de notre point de vue, correspond réellement au minimum léthal. Les chiffres de LUETH (41) sur *Thamnophis radix* et *Natrix sipedon* ($0,5^{\circ}$) correspondent au seuil léthal pendant la période d'activité. Il est donc normal qu'ils diffèrent des précédents.

Une observation chez *Eumeces algeriensis* semble montrer que le seuil léthal durant l'hivernage peut être plus élevé chez les Reptiles des régions chaudes : 7 spécimens, après avoir supporté plusieurs semaines une température comprise entre $+1^{\circ}$ et $+5^{\circ}$, meurent après 8 jours à -1° alors que, dans les mêmes conditions, toutes les espèces de la zone tempérée survivent.

Le *minimum critique*, température à partir de laquelle l'animal, paralysé par le froid, n'est plus capable d'échapper à ses ennemis ni d'assurer sa thermorégulation écologique en rejoignant un abri ou en s'exposant au soleil. Malgré la rareté des données, une différence significative apparaît entre la température critique chez les Reptiles des zones froides (2° environ), des zones tempérées (4° à 6°) et des zones chaudes [16° à 18° dans les cas extrêmes (*Sauromalus obesus* et *Uromastix acanthinurus*)].

Le *minimum volontairement toléré*, correspondant à la température minima à laquelle des animaux peuvent être observés sortant de leur abri. Cette notion a une très grande importance écologique et détermine dans une large mesure la durée de la période d'activité.

Les données, relativement nombreuses, montrent que le minimum volontairement toléré varie de 4° à 7° dans les régions froides, 10° à 15° dans les régions tempérées, 16° à 24° chez les Serpents, 23° à 29° chez les Lézards, dans les régions chaudes. Ces derniers chiffres sont dus à COWLES et BOGERT et sont vraisemblablement supérieurs de 2° à 3° à ceux que nous aurions trouvés, car ils correspondent seulement aux températures les plus basses auxquelles un individu a été trouvé dehors. Or un Reptile qui pourra sortir de son abri à 10° par exemple, le réintégrera rapidement s'il ne trouve dehors aucun emplacement plus chaud.

Il nous paraît superflu de distinguer une zone thermique de chauffage et une zone thermique d'activité normale. Digestion et capture des proies

commencent à un degré variable de la zone de chauffage. Le seul critère certain de l'activité normale serait donc la fréquence des déplacements. Cette notion nous paraît insuffisante, notamment chez les Serpents. Retenons simplement que plus sa température s'approche de l'optimum, plus l'animal est libéré des préoccupations concernant sa régulation thermique.

L'*optimum* peut être défini comme la zone thermique préférée par l'animal. Il ne correspond peut-être pas toujours à l'optimum physiologique et peut varier, non seulement avec les espèces, mais aussi avec la saison. Toutefois, dans des conditions données il est très précis, encore que difficile à mettre en évidence. Chez *Vipera latastei*, par exemple, le pourcentage des sorties est très élevé et à peu près constant entre 21 et 29°. Mais une étude suffisamment poussée montre que, toutes choses égales (et c'est là la difficulté, car l'animal tient compte du couvert, de la distance à l'abri, de la localisation des proies, etc...) l'optimum se situe entre 27° et 28°. Les Reptiles perçoivent sans aucun doute des différences aussi faibles que 1° ou 2° C.

Si la température optimum paraît être voisine chez les Reptiles des régions froides (27°-28°) et chez les Serpents des régions tempérées (26°-29°) elle s'élève chez les Lézards des régions tempérées (33°) et surtout des régions chaudes (36°-38°).

Le *maximum volontairement toléré*, est la notion la plus facile à concevoir et à chiffrer, la moins sujette aux variations à l'intérieur d'une même espèce : à partir d'une température donnée, plus ou moins éloignée du maximum critique, l'animal rentre dans son abri.

Ce maximum paraît singulièrement constant : 34° à 39° chez tous les Serpents et les Lézards des zones froides, 39° à 42° chez les Lézards diurnes, 32° à 34° chez les Lézards nocturnes, dans les zones tempérées et chaudes.

Le *maximum critique*, symétrique du minimum critique, peut être défini de la même façon. D'un point de vue écologique, il s'assimile à une température léthale pour les animaux surpris au dehors. Les seules données à cet égard sont celles de COWLES et BOGERT, dans les semi-déserts du Sud-Ouest des États-Unis. Le maximum critique y est voisin de 40° chez les Serpents et de 46° chez les Lézards.

Le *maximum léthal*, correspond à la température la plus basse qui puisse déterminer par surchauffement une mort fatale mais non instantanée. Faute de ce correctif, on peut fournir des maxima trop élevés. Inversement, une température qui ne peut tuer un Reptile qu'après plusieurs jours d'exposition ne peut correspondre au maximum léthal tel que nous l'envisageons, c'est-à-dire d'un point de vue écologique.

D'après COWLES et BOGERT, le maximum léthal des Reptiles désertiques est de l'ordre de 42° chez les Serpents et les Lézards nocturnes,

50° chez les Lézards diurnes. COLE (43) dans son étude des effets des hautes températures sur des Lézards semi-désertiques, trouve une température léthale de 45,6° en moyenne. Ce travail montre à quel point il est difficile d'apprécier la température léthale, qui dans les mêmes conditions expérimentales peut varier, chez une même espèce, de près de 10°.

Variation de la température léthale chez 3 espèces de Lézard.

D'après COLE (43). — Température en °C

<i>Sceloporus undulatus</i> (16 individus)	40 ° à 49°	Moy. = 44 °
<i>Sceloporus graciosus</i> (39 individus)	39,5° à 50°	— 43,5°
<i>Uta stansburgina</i> (52 individus)	45,5° à 51°	— 48,5°

Il semble peu probable que la température léthale varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Provisoirement, nous pouvons admettre qu'elle est inférieure à 45° chez tous les Serpents et les Lézards des zones froides et tempérées, et comprise entre 45° et 50° chez les Lézards des zones chaudes.

III. — LES ACTIVITÉS ET LES FACTEURS DU COMPORTEMENT.

NOTION D'ACTIVITÉ, DÉPLACEMENTS, CHASSE ET CHAUFFAGE.

La première difficulté est de définir le terme de « cycle d'activité » Chez les Mammifères, les Oiseaux et même, jusqu'à un certain point les Lézards, il est facile de différencier les périodes de repos et les périodes d'activité. Il n'en est pas de même chez les Serpents. Nous envisagerons successivement les déplacements étendus (erratisme et émigration, recherche de l'autre sexe, chasse en maraude) puis les déplacements limités et la thermorégulation écologique, souvent inséparables.

L'immense majorité des Reptiles est sédentaire. Chaque individu reste cantonné dans un espace vital d'étendue variable mais en général faible (GUIBÉ et SAINT GIRONS, 55). Pourtant quelques espèces, presque toujours nocturnes, se déplacent tous les jours et peuvent couvrir plusieurs kilomètres. C'est le cas d'*Aspis cerastes* et *A. vipera* au Sahara, de *Crotalus cerastes* dans les demi-déserts du Sud-Ouest des États-Unis, et sans doute aussi de *Crotalus viridis*. Il est possible et même probable que ces animaux chassent tout en se déplaçant, mais tel n'est pas leur but. Il s'agit d'une activité innée qui ne se déclenche que dans des conditions bien définies : la nuit et au-dessus de 19° C chez *Aspis cerastes*.

Parmi les sédentaires, il arrive que quelques individus soient amenés à quitter leur espace vital et à émigrer par suite de crues de rivières, captures répétées, surpeuplement... Ils se déplacent au hasard jusqu'à ce qu'ils trouvent un territoire convenable et s'y fixent de nouveau. Sauf dans les cas graves, inondation par exemple, ces déplacements ont lieu durant la période normale d'activité.

Au moment de l'accouplement, tous les Reptiles, sédentaires ou erratiques, se déplacent beaucoup. Souvent le mâle et la femelle ont des territoires peu éloignés. Toutefois, même chez les espèces monogames, les deux partenaires restent rarement ensemble après l'accouplement; ils regagnent généralement leurs abris personnels à la fin de la période d'activité et se retrouvent le lendemain. Très généralement, la période principale d'accouplement se place au printemps. Un certain nombre d'espèces, surtout parmi les Serpents de la zone tempérée, possède une autre période d'accouplement à l'automne. C'est une des deux raisons principales de l'abondance apparente des Reptiles au printemps et, à un moindre degré, à l'automne.

Nous savons que presque tous les Reptiles boivent uniquement l'eau de rosée. Or celle-ci ne dure que peu de temps. L'obligation d'absorber une à une les gouttes, à un moment précis de la journée, a une importance considérable sur le cycle d'activité. Les déplacements qu'elle exige ne sont pas très étendus mais constituent une activité caractéristique, même dans un pays aussi humide que la Bretagne.

Bon nombre de Serpents et quelques Lézards chassent en maraude. Ce sont généralement ceux qui se nourrissent de proies lentes : d'Amphibiens, comme *Natrix natrix* et *Causus rhombeatus*; de jeunes Oiseaux et de Mammifères au nid, comme beaucoup de *Coluber* et *Elaphe longissimus*; de Vers de terre et de Limaces, comme *Anguis fragilis* et *Ophisaurus koellikeri*. Ces animaux possèdent généralement un espace vital de grandes dimensions et chassent à des heures bien précises.

La chasse de la majorité des Lézards est à peu près impossible à dissocier du chauffage. Au début de la matinée, surtout dans les pays tempérés, ce dernier prime la chasse. L'animal recherche un emplacement convenable du point de vue thermique et se contente de capturer les proies qui y passent. Quand la température se rapproche de l'optimum, il s'intéresse aux points riches en gibier et peut passer à une quête systématique dans des biotopes qui étaient trop froids au début de la matinée. Mais le plus souvent l'optimum thermique des Insectes et celui des Lézards coïncident et l'animal peut mener de front la chasse et la thermo-régulation.

Le problème est différent pour les Serpents qui chassent à l'affût. Ils se nourrissent généralement de grosses proies, à intervalles espacés. Nous avons vu qu'à certaines périodes, dont le rythme est encore mal précisé, des Serpents chassant normalement à l'affût recherchent très activement leur nourriture, la poursuivent même. En dehors de ces

périodes assez courtes, la recherche d'un optimum thermique, d'un couvert adéquat et de la proximité d'un abri semble les guider dans le choix d'un emplacement. Dans ce cas, les Serpents se déplacent bien moins que les Lézards. Beaucoup, s'ils ne sont pas dérangés ne se déplacent que quatre ou cinq fois dans la journée, souvent à l'intérieur d'un périmètre très réduit. On ne peut nier pourtant que l'animal soit en activité : la proie ou l'ennemi sont immédiatement dépistés et l'affût a lieu exactement aux heures où l'animal se livre, le cas échéant, à des activités aussi indiscutables que la recherche de l'autre sexe ou d'un territoire convenable.

Le comportement de certains Serpents est plus difficile à interpréter. Plusieurs espèces ont une période d'activité nette, plus ou moins longue. C'est le cas d'*Aspis cerastes* qui erre durant la nuit, de *Coronella girondica* et *Macroprotodon cucullatus* qui effectuent une courte sortie au moment du coucher du soleil. Ces trois espèces, pour s'en tenir à des observations personnelles, passent la journée presque immobiles et dissimulées : les Vipères sous la saillie d'une pierre, à l'entrée d'un creux de rocher ou plus ou moins enfouies dans le sable, les Couleuvres sous une pierre plate ou un lambeau d'écorce détaché d'une souche. Contrairement aux autres Reptiles qui, une fois dans leur abri ne se préoccupent que peu ou pas de la thermorégulation et des proies, ces trois espèces règlent leur température, les Vipères en s'enfonçant plus ou moins dans le sable pour limiter l'échauffement, les Couleuvres en choisissant une pierre plus ou moins épaisse, le côté ensoleillé ou ombragé de la souche, etc... Toutes sont manifestement à l'affût. Les *Macroprotodon* en cage préfèrent infiniment attraper les Lézards des murailles à l'affût sous une pierre et s'en rendent maître plus facilement que lorsqu'ils les rencontrent en terrain découvert. C'est même le seul moyen pour les jeunes d'avaler un adulte de *Lacerta muralis*. Le comportement de *Coronella girondica*, qui passe normalement la nuit dans des abris plus profonds, nous porte à croire que cet affût dissimulé doit être assimilé à une activité. Les Vipères à cornes seraient-elles en activité 24 heures sur 24 ? D'après des observations faites en cage et donc très incertaines, il semblerait que ces animaux dorment de 2 heures du matin jusqu'à l'aube.

Vipera aspis et *Vipera berus* posent un autre problème. En terrarium ces espèces sont en activité toute la journée (chauffage et affût au-dehors) puis rentrent dans leurs abris et n'en sortent pas de la nuit. Or, dans la nature, ces Vipères, qui logent souvent dans les terriers très ramifiés des petits Mammifères, ressortent parfois le matin avec une proie dans l'estomac alors qu'elles avaient le ventre vide le soir précédent. S'agit-il d'une rencontre de hasard ou d'une quête systématique dans les galeries ? Celle-ci aurait probablement lieu au début de la soirée. Les dimensions du territoire et les déplacements limités de ces espèces nous inclinent vers la première hypothèse.

LES FACTEURS DU COMPORTEMENT.

Nous nous sommes surtout préoccupés, dans les deux premiers chapitres, de l'influence des facteurs physiques et particulièrement de la température sur les fonctions physiologiques et le comportement des Reptiles. Mais l'animal est également pourvu, dès sa naissance, d'un certain nombre de goûts et de dégoûts concernant toutes ses activités, ce sont les facteurs innés du comportement. Il est important de les connaître, de savoir, pour chacun d'eux, la marge de variation tolérée au départ, puis sous l'effet de sollicitations ultérieures.

Le substratum et le besoin de couvert.

Certaines espèces sont si évidemment spécialisées et bien adaptées à un biotope donné que l'on trouve tout à fait normal qu'elles s'y cantonnent. C'est le cas à un degré extrême des Serpents marins, des fousseurs aveugles comme les Leptotyphlopidae et les Amphisbaenidae, à un degré moindre des sabulicoles comme *Aspis vipera*, *Crotalus cerastes* et *Lythorhynchus diadema* chez les Serpents, *Sincus officinalis*, *Chalcides sepoïdes*, *C. mionecton* et *Phrynosoma solare* chez les Lézards.

Mais beaucoup d'espèces sont étroitement liées à un substratum alors qu'elles n'y paraissent pas particulièrement bien adaptées. On peut distinguer :

— *Le sable*, auquel sont liés assez étroitement de nombreux *Acanthodactyles*, *Psammodomus hispanicus*, *Dipsosaurus dorsalis*, etc...

— *Les rochers et les parois rocheuses*. Si beaucoup de Geckonidae semblent préadaptés à ce substratum, d'autres espèces de Lézards (*Streptosaurus mearnsi*, *Urosaurus microscutatus*, *Lacerta perspicillata*, etc...) ne se rencontrent que là, alors que des formes voisines habitent des biotopes tout à fait différents.

— *Les buissons et les arbres*. Nous nous plaçons ici du point de vue du substratum et sans nous préoccuper de leur rôle en tant que couvert. En dehors des Caméléons qui marchent difficilement sur le sol et pourraient être rangés dans la même catégorie que les Serpents marins et les fousseurs, les Reptiles montrent des tendances plus ou moins développées à se tenir dans les arbres ou les buissons. Nous pourrions citer tout le cortège des Serpents arboricoles tropicaux et des Lézards qui suivent leur exemple. Mais c'est là un problème particulier et pour l'instant nous nous intéressons d'avantage aux préférences des Reptiles des régions tempérées et chaudes, non spécialisés. En dehors de *Chameleo vulgaris*, il n'y a pas d'arboricoles vrais. Il est très important, lors de la thermorégulation, de savoir si un animal admet ou non de grimper sur un buisson. Il semble bien que ce soit un caractère inné, au même titre que la préférence pour le

sable ou les rochers. *Vipera latastei monticola*, *Elaphe longissimus*, *Psammophis schokari*, *Lacerta viridis*, *Tarentola neglecta*, *Urosaurus graciosus*, *Xanthusia vigilis*, *Psammodromus algirus* et tous les *Agama* grimpent volontiers ou même normalement à des buissons bas ou des haies. Par contre les espèces voisines comme *Vipera aspis*, *Natrix natrix*, *Coronella girondica*, *Lacerta muralis*, *Urosaurus microscutatus*, *Xanthusia henshami*, *Tarentola mauritanica*, ne le font qu'exceptionnellement ou pas du tout.

Dans les régions tempérées, le substratum est généralement dissimulé par la végétation et son importance est faible. C'est dans les zones désertiques qu'on peut l'apprécier pleinement. Il est juste cependant de noter que beaucoup d'espèces sont assez indifférentes à ce point de vue. *Lacerta muralis* est bien lié, à la limite de son aire de répartition, aux éboulis, mais dans des conditions favorables on peut le rencontrer partout, dans les prairies, les taillis, les bois. Les Colubridae sont assez peu sensibles au substratum : au Sahara, les faunes de l'erg, de la hammada, du reg et des djebels ont de nombreux éléments communs.

La netteté des réactions devant le substratum peut être illustrée par l'exemple suivant : Nous avons placé une vingtaine de *Lacerta muralis*, *Lacerta perspicillata* et *Psammodromus hispanicus* dans une grande cage comportant un substratum de sable et gravier, quelques gros cailloux et une masse de fibres de bois figurant grossièrement les touffes serrées qui parsèment les dunes littorales où vit *P. hispanicus*. Une demi-heure ne s'était pas écoulée que chaque espèce avait trouvé sa place : *Lacerta perspicillata* sur les gros cailloux, *Lacerta muralis* circulant partout mais revenant toujours au gravier et *Psammodromus hispanicus* dans les fibres de bois et le sable. Cette disposition n'a pas varié durant les 5 semaines de l'expérience.

Le comportement vis-à-vis du couvert est inné et joue un rôle de premier plan dans le cycle d'activité. Il est beaucoup plus facile de faire passer n'importe quelle Vipère française devant une main agitée et menaçante que de la diriger vers un espace nu. Très souvent ce refus de l'animal de quitter le couvert pour gagner une bonne place d'insolation limite la thermorégulation écologique.

Pour certains animaux, il est difficile d'évaluer la part du substratum et celle du couvert dans l'attrance qu'exercent les buissons et les plantes en coussinet (*Vipera latastei monticola* par exemple pour les touffes de *Bupleurum spinosum*). Le rôle du couvert est beaucoup plus net chez des animaux, comme *Vipera aspis* et *Lacerta lepida*, qui restent sur le sol en se mettant à l'abri d'un buisson. C'est surtout l'absence de couvert qui empêche la colonisation, par certaines espèces, des rochers, éboulis et sables. Nous l'avons constaté de façon particulièrement nette au Maroc et dans le Midi de la France pour *Lacerta lepida* et *Psammodromus algirus*.

Le besoin d'un couvert est différent de l'attrance de l'abri, bien qu'*a priori* on puisse les assimiler tous les deux à un désir de sécurité.

Dans quelques cas ils peuvent se compenser; beaucoup de Reptiles des régions tempérées admettent d'être à découvert lorsqu'ils sont à proximité immédiate de leur refuge. Chez les espèces désertiques et steppiques, si le couvert a peu d'importance, l'abri garde toute sa signification.

Ce désir inné du couvert est beaucoup plus vif chez les jeunes animaux; les adultes peuvent plus facilement passer outre, notamment au moment de l'accouplement ou en captivité. Inversement, l'intolérance intraspécifique des Lézards adultes peut obliger les jeunes à vivre dans des zones beaucoup plus dénudées, notamment dans les régions prédésertiques. Ceci est particulièrement net chez *Lacerta lepida* et *Agama bibroni* en Afrique du Nord.

Le régime et les ennemis.

La plupart des Lézards ont un régime assez éclectique, incluant tous les petits Invertébrés qui passent à leur portée, surtout les Araignées, Diptères et Orthoptères, mais aussi Fourmis, Papillons, larves diverses, etc... Quelques espèces sont beaucoup plus spécialisées et ce régime particulier peut sans doute influencer le cycle d'activité : *Eumeces algeriensis* se nourrit principalement d'Escargots et est nocturne toutes les fois que la température le lui permet.

Anguis fragilis et *Ophisaurus koellikeri*, qui se nourrissent principalement de Vers de terre et de petites Limaces, sont crépusculaires. Par contre, si *Tarentola mauritanica* fait une grande consommation de Papillons de nuit, c'est probablement parce qu'elle est nocturne, et non l'inverse.

Presque tous les Serpents sont plus ou moins spécialisés. En France, la majorité des espèces avalent uniquement des petits Mammifères, des Lézards et leurs œufs, et, occasionnellement, des Oiseaux. *Natrix natrix* mange tous les Vertébrés vivants ou morts, mais surtout des Amphibiens, *Natrix maura* uniquement des Poissons et des Amphibiens, enfin *Vipera ursinii* ajoute aux petits Lézards bon nombre d'Orthoptères.

Les Serpents insectivores sont toujours rares, mais on en connaît des exemples un peu partout. Cette habitude est surtout développée chez les *Opistrotrophis* chinois et les Leptotyphlopidés. Beaucoup de Serpents, surtout dans les zones équatoriales, mangent uniquement des Amphibiens. Certains même, comme *Causus rhombeatus*, ne se nourrissent que d'une seule espèce. Il n'est pas fréquent qu'une espèce accepte en même temps des Vertébrés inférieurs (Poissons et Amphibiens) et des Vertébrés supérieurs (Reptiles, Oiseaux et Mammifères). En France, seules *Natrix natrix* et *Vipera berus* le font. Quelques espèces, surtout de petites tailles, se limitent aux seuls Lézards; c'est le cas de *Coronella girondica*, *Macroprotodon cucullatus*, *Psammophis schokari*.

Du régime (lorsqu'il est spécialisé) et du rythme nyctéméral, lequel est la cause, lequel est l'effet? C'est à cette question, entre autres, que l'étude du cycle d'activité permet parfois de répondre.

Contrairement à ce que l'on pourrait croire les prédateurs, nombreux pourtant, ne semblent pas jouer un rôle important vis-à-vis du cycle d'activité, ni pour modifier les heures d'activité, ni pour réduire le temps d'insolation. Aucun prédateur ne joue un rôle particulier. Certains sont diurnes, d'autres nocturnes; ils chassent à la vue ou à l'odorat et en fait, une modification du cycle d'activité ne pourrait guère présenter d'avantages sensibles.

Le rythme nycthéral.

Certaines espèces sont diurnes ou nocturnes pour des raisons écologiques que nous chercherons à mettre en évidence dans les prochains chapitres. Mais ce peut être aussi, soit un caractère éthologique inné, soit la conséquence obligatoire d'une structure anatomique donnée. Une étude détaillée de la vision et des autres sens capables éventuellement de la remplacer — ou de la supplanter — nous mènerait trop loin. Contentons-nous de remarques générales.

Les Serpents jouissent tous d'une bonne vision nocturne. On a prétendu que la pupille verticale, dont les bords peuvent s'affronter, caractérisait les espèces nocturnes, alors que la pupille ronde était le fait d'espèces diurnes. Les exceptions sont beaucoup trop nombreuses pour que l'on puisse s'arrêter à cette hypothèse.

La vue de la proie en mouvement suffit à la majorité des Serpents pour déclencher l'attaque et l'animal est souvent détecté à une distance qui exclut l'usage unique de l'odorat. Mais celui-ci, pris dans un sens large et comprenant l'ensemble des détecteurs chimiques de la langue, des narines et de l'organe de JACOBSON, suffit à beaucoup d'espèces pour reconnaître une proie immobile ou suivre à la piste et capturer un animal peu agile, une nichée. Les travaux de NOBLE et SCHMIDT (37) semblent montrer que les fossettes labiales des Boidés et les fossettes faciales des Crotales représentent des détecteurs thermiques d'une sensibilité voisine de $0,2^{\circ}$ C et aident le Serpent à reconnaître une proie à sang chaud passant à sa portée. Elles recueilleraient également les vibrations de l'air.

Dans la nuit la plus sombre les Serpents possèdent donc encore de nombreux moyens de détecter une proie probablement plus handicapée qu'eux. Cependant nous ne pouvons accepter l'opinion d'ABERCROMBY (22) qui insiste sur la vision défectueuse des Serpents à la lumière du jour et cite notamment la maladresse avec laquelle des Cobras captifs (une espèce à pupille ronde et mœurs nocturnes) saisissent leur proie, même quand elle ne présente pas de réflexes de défense ou de fuite. Nous dirions volontiers « surtout quand elle ne les présente pas ». Les Serpents, ou tout au moins les 12 espèces que nous avons élevées, sont curieusement lents et maladroits à saisir une proie morte ou immobile et dans ce cas la vue ne paraît leur être d'aucun secours. Mais le Lézard ou la Souris

qui passent rapidement sont presque toujours saisis ou envenimés avec rapidité et précision. C'est d'ailleurs indispensable si l'on songe que les réflexes des petits Rongeurs sont presque instantanés et que les Serpents n'ont aucune chance de les rejoindre dans la nature.

La vue joue certainement un rôle plus important chez les Lézards. Beaucoup d'entre eux n'attaquent que des proies en mouvement ou qui viennent de se poser, d'autres sont incapables de chasser la nuit. C'est le cas, notamment, des *Lacerta* dont la vision nocturne paraît médiocre. Cela n'empêche pas la famille des Geckonidés, dont l'œil a, il est vrai, une structure particulière, d'être principalement composée d'espèces nocturnes. Elles joignent probablement, à un odorat plus développé, une bonne vision nocturne. Pourtant certaines d'entre elles sont strictement diurnes (*Quedenfeltia tachyblepharus*). Il est probable qu'*Anguis fragilis* reconnaît ses proies à l'odorat. Il en est de même, bien entendu, des Amphisbaenidés.

En nous basant sur leur comportement, nous ne pensons pas, contrairement à l'opinion de WALLS (32-40), que le rythme nycthéral des Reptiles soit dû à une structure anatomique différente d'une espèce à l'autre. Non pas que nous songions à nier la réalité de ces structures (qu'il s'agisse de la couleur de la lentille ou du pourcentage des cellules à cônes et à batonnets), mais parce qu'elles ne nous semblent pas capables d'influencer de façon décisive le comportement. Enfin il ne faut pas oublier que beaucoup d'espèces sont indifféremment diurnes ou nocturnes, par exemple *Vipera lebetina*, *Psammophis schokari*, *Malpolon monspessulana*, *Coluber hippocrepis*, *Natrix natrix* et en Amérique, les genres *Rhinocheilus* et *Pituophis*. Des espèces proches parentes peuvent présenter un cycle d'activité différent, par exemple *Coronella girondica* et *C. austriaca*, *Chalcides lineatus* et *C. ocellatus*.

L'influence de la température et de la lumière sur le rythme nycthéral a fait l'objet de plusieurs études expérimentales. D'après MARX et KAYSER (49) la durée de l'activité de *Lacerta muralis* et de *L. agilis* en cage varie en fonction de la température et selon la loi de VAN T'HOFF-ARRHÉNIUS. Le rythme peut-être inversé, mais reste fixé sur 24 heures. Aux températures élevées et sous un éclairage ou une obscurité continue, la phase de repos devient de plus en plus courte et le retour à l'activité de plus en plus précoce.

BARDEN (42) a fait des expériences analogues sur *Cnemidophorus sexlineatus*. Dans les conditions naturelles (lumière et température variables) ce Lézard est nettement diurne. A température constante (29,4° C) mais lumière contrôlée, on obtient les résultats suivants :

1° Lumière constante : la durée totale de l'activité s'allonge, les sorties sont de plus en plus matinales.

2° Obscurité constante : le cycle normal n'est pas modifié.

3° Obscurité la nuit et lumière le jour : le cycle est normal, mais en raison de la température assez élevée à laquelle a lieu l'expérience, l'activité se trouve augmentée.

4° Lumière la nuit et obscurité le jour : Le cycle est perturbé, mais reste centré sur 24 heures.

Il ne faut pas oublier que ces expériences, si intéressantes soient-elles, ont été faites en cage. Le rapport entre la durée de la période d'activité et la température, notamment, ne suit jamais dans la nature la loi de VAN T'HOFF-ARRHÉNIUS, car l'éclairage y est essentiellement variable, les abris toujours obscurs et la nourriture doit être recherchée. Enfin, chez de très nombreuses espèces diurnes, si le pourcentage des sorties est plus faible dans l'après-midi, les animaux restent souvent dehors après le coucher du soleil. La lumière joue incontestablement un rôle dans le rythme nycthéral, surtout chez les Lézards, mais elle n'est qu'un des facteurs.

BRATTSTROM (52) attire l'attention sur les rencontres qui ont été faites, pendant le jour, d'animaux considérés comme strictement nocturnes et suggère que la nécessité de l'insolation, en relation avec la synthèse de la vitamine D et le rôle de l'hypophyse sur le cycle sexuel, peut expliquer ce phénomène.

D'après MILLER (54), *Xanthusia vigilis*, Lézard habituellement considéré comme nocturne, serait diurne pendant l'hiver. Durant cette période, le déterminisme du rythme nycthéral serait donc exogène.

En résumé, nous pouvons dire que des structures anatomiques particulières prédisposent un certain nombre de Lézards à une vie diurne ou nocturne, mais que chez beaucoup d'autres et chez tous les Serpents, le rythme nycthéral est dû à d'autres facteurs. Et nous ferons nôtre, en la généralisant, la conclusion de BARDEN, qui estime que l'activité de *Cnemidophorus sexlineatus* est du type composite, due en partie à des facteurs endogènes, innés et constants, en partie à des facteurs exogènes, variant avec le milieu. En règle générale les facteurs endogènes jouent un rôle beaucoup plus effacé chez les Serpents que chez les Lézards. Mais dans tous les cas le rythme nycthéral reste centré sur 24 heures.

IV. — LES ZONES A DÉFICIT THERMIQUE CONSTANT.

LE HAUT ATLAS MAROCAIN.

Climats et microclimats.

Les principales caractéristiques du climat de montagne sont bien connues :

- La température de l'air diminue avec l'altitude.
- Les amplitudes thermiques diminuent également.

— L'humidité relative augmente tandis que diminue l'humidité absolue.

— Les précipitations augmentent jusqu'à une zone de précipitations maxima; les hauts sommets sont plus secs.

Un facteur cosmique très important est la radiation solaire. Elle s'accroît avec l'altitude et se rapproche de plus en plus de la valeur de la constante solaire (qui est 2, soit 2 calories par cm^2 à la minute). Dans le massif du Toubkal, on obtient une valeur de la radiation solaire de 1,66 à 3 600 mètres d'altitude (DEBRACH, 47). La diminution de la température y est de $0,44^{\circ}$ pour 100 mètres.

Un autre fait important, noté par DEBRACH et BIDAULT (39), est la diminution du point de rosée aux moyennes altitudes ($0,5^{\circ}$ pour 100 m). Or on sait que pour peu que la rosée soit abondante, le sol profite d'une augmentation de température importante. Les radiations terrestres, les seules qui s'exercent la nuit, possèdent en effet une forte longueur d'onde et sont, de ce fait, absorbées par la vapeur d'eau au voisinage de la surface.

Dans le massif du Toubkal les températures moyennes sont les suivantes, d'après DRESCH et LEPINEY (42).

Altitude en mètres	M. année en degrés C.	M. janv. en degrés C.	M. juil. en degrés C.	M. amplitude annuelle
2 000	11,5	4,5	22	17,5
2 500	9	2,5	20	17,5
3 000	7	0,5	17,5	17
3 500	5	— 1,5	15	16,5
4 000	3	— 3	13	16

La pluviosité croît de 300 millimètres (vers 1 000 m) jusqu'à 600 millimètres environ dans une zone située entre 2 500 et 3 000 mètres. Au delà, la pluviosité décroît légèrement. Il n'y a pas de vraie saison sèche, mais l'automne et le printemps sont plus arrosés. L'enneigement est très irrégulier, constant l'hiver au-dessus de 2 000 mètres et pouvant durer plusieurs mois à 3 000 mètres. Il n'y a pas de neiges persistantes.

A 2 100 mètres, en été, les variations de l'humidité relative sont très accentuées (SAINT GIRONS M.-C., 54). A la même époque elles sont moins importantes à 3 100 mètres. L'humidité de l'atmosphère est en relation directe avec la fréquence et la direction des vents qui, dans un relief tourmenté où les différences de température entre les versants sont accentuées, rendent l'atmosphère particulièrement agitée et facilitent l'évaporation.

L'orientation des versants, en changeant l'angle d'incidence des rayons solaires, a pour effet de modifier considérablement la quantité de chaleur fournie au sol par les radiations. Les phénomènes d'adret et d'ubach sont bien connus.

Dans les différents éoclimats créés par des conditions locales particulièrement variées, il est possible d'étudier des microclimats. Sans doute les valeurs absolues données pour la température et l'humidité relative ont peu d'intérêt, puisqu'elles ne rendent compte que des conditions climatiques d'un éoclimat particulier et localisé. Pourtant le sens des variations thermiques et hygrométriques est le même dans tous les milieux, et seules changent les valeurs absolues.

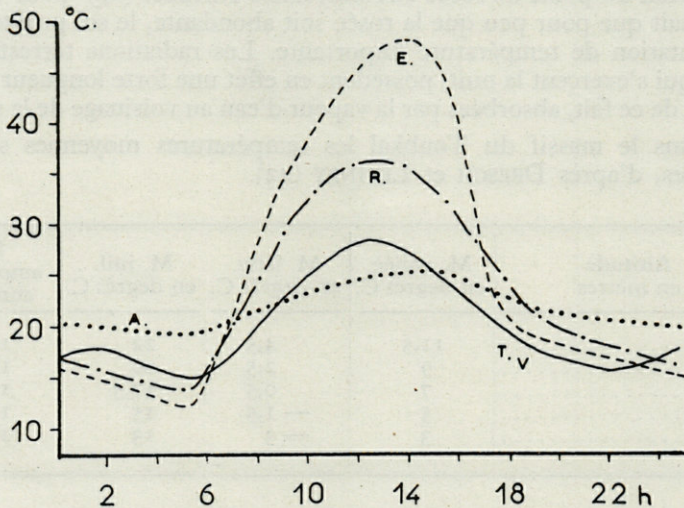


Fig. 9. — Variations de la température dans le Haut Atlas, le 7-8-1952 sur le flanc Nord du massif de Toubkal, à 2.100 m d'altitude.

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Température en degrés centigrades.

— T.V. Température vraie.

- - - - E. Température des éboulis.

- . - . R. Température des rochers.

..... A. Température dans un abri, à 40 cm de profondeur.

Le substratum est représenté par la roche nue ou par des éboulis plus ou moins grossiers, parfois, au pied des touffes et dans des creux de rocher, par un sol peu évolué. A 2 100 mètres d'altitude, les rochers s'échauffent et se refroidissent beaucoup moins rapidement que les éboulis et les amplitudes thermiques y sont plus faibles. De même,

ils se déshydratent plus lentement (fig. 9). Les éboulis sont donc alternativement plus chauds et plus froids que les rochers dont ils sont issus. Les roches sombres et de constitution homogènes s'échauffent plus vite.

Le sol recouvert de végétation subit des amplitudes thermiques atténuées par rapport au sol nu. La végétation en haute altitude est surtout constituée de plantes en coussinets épineux; dans le cas qui nous intéresse *Bupleurum spinosum*, *Alyssum spinosum*, *Arenaria pungens*. A l'intérieur ou à la surface de ce coussinet les conditions microclimatiques sont particulières : la surface des touffes s'échauffe et se refroidit plus vite que la base (fig. 9) et, en été, au milieu de la journée, l'humidité relative y est faible.

L'abri est fourni surtout par des fissures dans le rocher, rarement par des terriers de Mammifères. Les amplitudes thermiques, annuelles et journalières, y sont très atténuées (fig. 9, 10 et 11). En été, l'abri est plus chaud la nuit et plus frais le jour que le sol nu. En hiver il peut, sur les pentes bien exposées au soleil, demeurer plus froid dans la journée que les roches nues entre les plaques de neige. En été, l'abri est plus humide que la surface et les amplitudes de l'humidité relative y sont faibles (80 à 90 %). La conductivité du sol a une très grande importance. Un sol dont la conduction est bonne subira en profondeur des amplitudes thermiques plus accentuées qu'un sol mauvais conducteur.

Il semble qu'en montagne ce soit l'orientation des versants qui joue le rôle principal dans la distribution des microclimats et par conséquent des Reptiles. Sur un versant exposé au sud, l'animal obtiendra dans la journée — et à des emplacements favorables — des températures au moins égales à l'optimum, tandis qu'à quelques centaines de mètres de là, il peut être incapable de survivre. Ceci est particulièrement net l'hiver, où les animaux ne vivent à de fortes altitudes que sur les versants exposés au Sud-Sud-Est.

Cycle d'activité de Quedenfeltia tachyblepharus.

En hiver, à 3 000 mètres, le cycle d'activité de *Quedenfeltia tachyblepharus* est d'une extrême simplicité. Dans les 5 minutes qui suivent le lever du soleil, le Lézard sort de son abri — dont la température est voisine de 4° C — et progresse lentement de quelques centimètres pour s'installer sur un rocher, dos au soleil et dressé sur ses pattes. Dans ce cas, on peut réellement parler d'une zone thermique de chauffage, mais elle est brève et l'animal commence à remuer et à attraper des proies bien avant d'avoir acquis toute son agilité. Pendant la plus grande partie de l'année, la température sur les parois et les blocs de rocher les mieux exposés ne dépasse guère l'optimum (27° à 28° C) et n'atteint jamais le maximum volontairement toléré (37°). Le Lézard ne quitte donc pas la partie ensoleillée des rochers, sur lesquels il circule rapide-

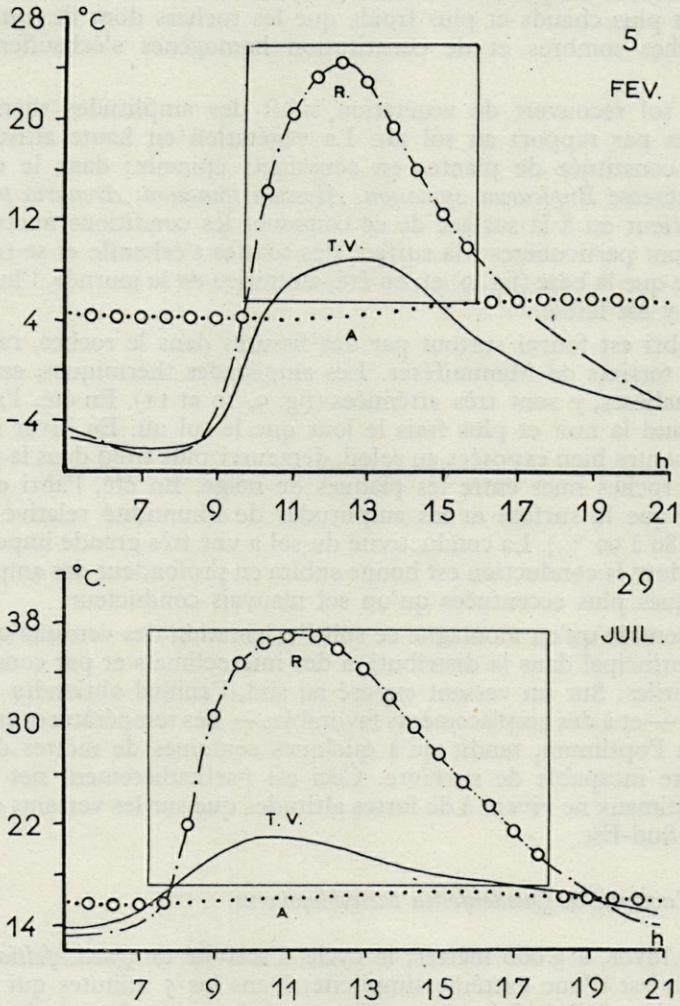


Fig. 10. — Température aux différents emplacements et position de *Quedenfeldtia tachyblepharus* durant 2 journées caractéristiques, dans le Haut Atlas, à 3.000 m d'altitude.

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Température en degrés centigrades.

———T.V. Température vraie.

— . —R. Température des rochers.

.....A. Température dans un abri, à 30 cm de profondeur.

ment tout en suivant le soleil dans ses déplacements. A la limite inférieure de son aire de répartition, *Quedenfeltia tachyblepharus* est répandu sur tous les rochers. A 3 000 mètres il a déjà disparu des versants Nord et Nord-Ouest. De 3 600 à 4 000 mètres il est très rigoureusement localisé à quelques emplacements exposés au Sud-Sud-Est et abrités du vent. A 3 000 mètres la neige épaisse de 30 à 50 centimètres normalement et parfois plus, recouvre le sol pendant plusieurs mois, mais elle fond sur les rochers et dégage autour une bande de quelques centimètres à 1 mètre, découvrant le sol et les plantes en coussinet. Les après-midi sont souvent nuageuses et les Lézards regagnent leurs abris dès que le soleil disparaît. Pendant quelque temps ils restent à l'entrée ou sous des écailles légèrement détachées du rocher, tant que celui-ci garde près de la surface une température supérieure à la température extérieure et à celle du fond de l'abri.

En juillet, à 2 000 mètres d'altitude, la température dépasse souvent le maximum volontairement toléré. *Quedenfeltia tachyblepharus* ne rentre pas, mais se met à l'ombre. Par contre il regagne toujours son abri après le coucher du soleil, même quand la température reste toute la nuit supérieure à 20°. A 3 000 mètres, le maximum volontairement toléré n'est atteint qu'exceptionnellement mais la température reste longtemps au niveau et au-dessus de l'optimum. Très souvent le temps se gâte l'après midi et les ondées froides sont fréquentes.

L'activité de *Quedenfeltia tachyblepharus* dépend donc de deux facteurs : une préférence absolue pour un substratum rocheux et, dans le cadre de cette préférence, la recherche constante d'une température suffisante. Cette espèce est strictement diurne, même lorsqu'une activité nocturne lui est permise. Il n'y a pas de période de latence. La faune entomologique reste abondante toute l'année, pauvre en espèces, mais riche en individus, surtout des larves d'Orthoptères qui, l'hiver, sont localisées sur les rochers et les touffes voisines dégagées de la neige. Il semble que ce Lézard ne se préoccupe pas de chercher des gouttes de rosée. Ses proies et l'eau obtenue pendant les fréquentes averses doivent lui suffire.

Cycle d'activité de Vipera latastei monticola.

Il est beaucoup plus difficile d'étudier dans la nature une Vipère qu'un Lézard, aussi bon nombre d'observations sur *Vipera latastei monticola* ont-elles été faites en terrarium, dans le Haut Atlas d'abord, pendant 3 mois, puis en France pendant 2 ans. Nous tenterons seulement, dans ce chapitre, de décrire le cycle d'activité dans l'habitat normal mais, lors de l'étude des zones tempérées, nous reviendrons, à titre comparatif, sur les résultats obtenus en Bretagne et qui ont déjà été publiés (SAINT GIRONS, 55).

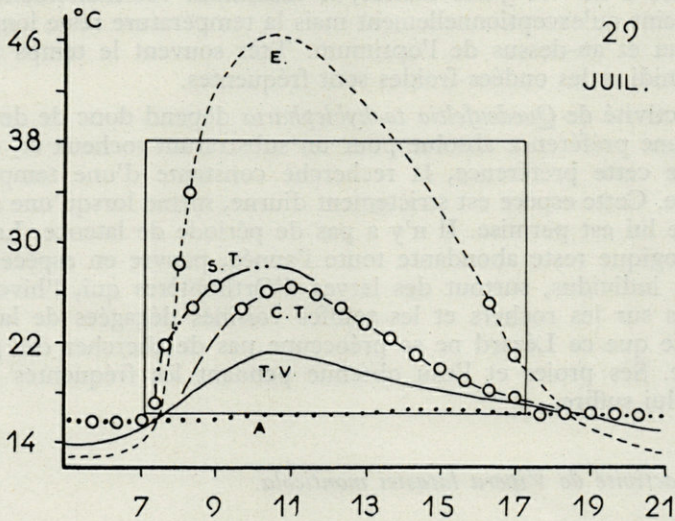
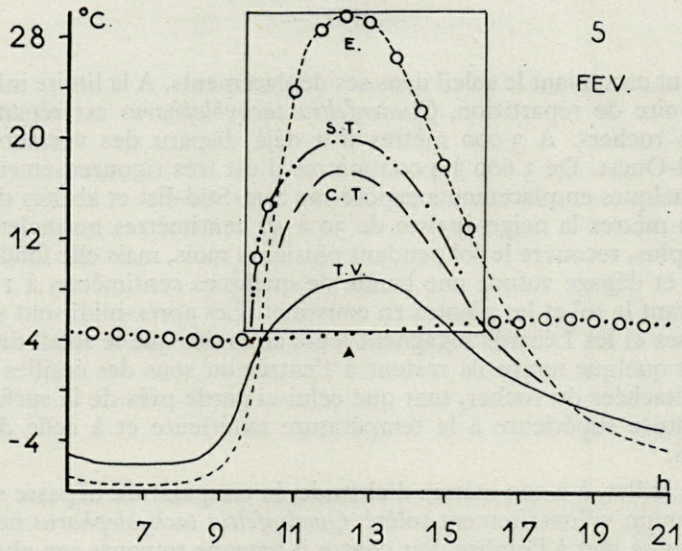


Fig. II. — Température aux différents emplacements et position de *Vipera latastei monticola* durant 2 journées caractéristiques, dans le Haut Atlas, à 3.000 m d'altitude.

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Température en degrés centigrades.

----- E. Température du sol nu.

— · — S.T. Température à la surface des touffes de *Bupleurum spinosum*.

— — — C.T. Température au centre des touffes de *Bupleurum s.*

Le signe O indique l'emplacement où se trouve l'animal, à l'emplacement et à la température correspondants.

En France, la température minimum volontairement tolérée est successivement, de mars à octobre, de 7°, 9°, 11°, 14°, 13°, 13°, 15° et 11° C. Elle est donc, jusqu'à un certain point, dépendante de la température extérieure. Il est probable que ce minimum est notablement plus bas dans le Haut Atlas, à 3 000 mètres et durant l'hiver. En tout cas les Vipères sortent dès le lever du soleil. Elles s'installent tout d'abord à la surface des touffes de *Bupleurum spinosum*, de façon à ce que la plus grande surface possible de leur corps soit perpendiculaire aux rayons du soleil, mais sans s'aplatir. Au bout de très peu de temps elles commencent à circuler lentement sur la touffe en buvant la rosée qui est toujours très abondante. Lorsque le substratum (sol grossier entre les touffes ou rocher) s'est échauffé à son tour, elles s'y installent assez souvent. Dès que la température atteint 23°-25°, c'est-à-dire avant que l'optimum ne soit atteint, elles se glissent dans les plantes en coussinets aux branches dures et épineuses en restant du côté ensoleillé et, toutes les fois que cela est possible, contre un rocher. Elles combinent ainsi l'affût (puisque les Lézards ne quittent pas les rochers) à l'insolation et au désir de couvert. En hiver les Vipères sont toujours à proximité immédiate des rochers, seuls endroits qui ne soient pas recouverts de neige.

En Juillet, la température leur permet de rester presque tout le temps dans les touffes, mais on remarque toujours une courte période de chauffage et de recherche de la rosé à la surface, tout de suite après le lever du soleil.

Les facteurs principaux du cycle d'activité de *Vipera latastei monticola* sont donc beaucoup plus nombreux que ceux de *Quedenfeltia tachyblepharus*. La lutte contre le déficit thermique domine nettement l'ensemble de ses activités, mais le désir de couvert et, à un moindre degré, la recherche de l'eau et l'affût influent également sur le cycle d'activité.

L'étude des microclimats de deux journées caractéristiques (fig. 10 et 11) du climat du Haut Atlas à 3 000 mètres montre à quel point les températures réellement supportées par les Reptiles diffèrent de la température vraie (en ° C).

5 février :

Moyenne des températures vraies.....	0,8°
— — réellement supportées :	
par <i>Quedenfeltia tachyblepharus</i>	8,1°
par <i>Vipera latastei monticola</i>	9,4°

29 juillet :

Moyenne des températures vraies.....	17°
— — réellement supportées :	
par <i>Quedenfeltia tachyblepharus</i>	21,8°
par <i>Vipera latastei monticola</i>	19,2°

L'hiver, pendant lequel le déficit thermique prime toute autre considération, *Vipera latastei*, qui utilise plusieurs substratums, parvient à se procurer plus de chaleur que le Lézard, tandis que l'été, du fait de son désir d'être à couvert, elle n'améliore que peu la température moyenne. Il faut remarquer le rôle important de la température de l'abri sur la moyenne de la température réellement supportée par les Reptiles. Rappelons toutefois que, pour la digestion par exemple, la température au-dessous d'un certain seuil joue un rôle nul mais non négatif. S'il est capable de sortir le matin, il importe peu pour un Reptile que la température de l'abri soit égale à 4° ou à 8°. Ce sont les quelques heures pendant lesquelles la température dépasse le minimum requis pour les diverses fonctions physiologiques qui jouent le rôle principal. C'est une des raisons pour laquelle la forte radiation directe diurne permet à des Reptiles montagnards de rester actifs à des saisons pendant lesquelles la température moyenne de l'air est inférieure à 0°.

LES ANDES AU SUD DU PEROU.

Liolaemus multiformis se trouve dans les hautes montagnes sèches du Pérou méridional jusqu'à 4 400 mètres d'altitude. PEARSON (54) a étudié la biologie de cette espèce au-dessus de 4 000 mètres. Nous avons là un climat caractéristique des hautes montagnes tropicales. La température moyenne de l'année est 7,3° C, celle du mois le plus chaud (novembre) 10°, celle du mois le plus froid (juin) 4°. L'été est la saison humide (décembre, janvier, février), tout le reste de l'année étant sec. L'amplitude thermique journalière est assez forte : 15° pour une journée caractéristique d'avril. Le nombre d'heures d'insolation est plus élevé en hiver qu'en été, où la neige tombe fréquemment l'après midi pour fondre le lendemain matin.

D'après PEARSON, la vie est possible pour *Liolaemus multiformis* dans ces conditions car :

1° Il est capable de se déplacer à des températures très basses et peut quitter son abri, dès le lever du soleil, alors que la température est seulement de 4° à 10° C.

2° Ce Lézard, de teinte plus sombre lorsqu'il fait froid, se place sur une surface inclinée, la tête vers le haut et le dos tourné vers le soleil, absorbant le plus de radiation possible.

3° Il utilise au mieux le substratum, se plaçant le matin sur des touffes d'herbe morte bien exposées (qui l'isolent du sol froid) et n'en redescendant que lorsque le sol s'est réchauffé.

Mouvements coordonnés et température rectale
chez *Liolaemus multiformis* (en degrés centigrades)

Heure	Tempér. à l'ombre	Tempér. rectale	REMARQUES
16 h 45	8°	7,5°	Peut marcher lentement, se redresse lui-même, mord, dur et longtemps.
17 h 40	3,5°	4°	Peut marcher et se redresse lentement.
19 h	1,5°	1,5°	Peut marcher et se redresser très lentement, siffle.

L'accouplement a lieu en août, la gestation dure cinq à sept mois selon les individus, de mai à octobre. Malgré cette durée anormalement longue, les femelles se reproduisent chaque année. Il est curieux de constater que cette espèce a gardé le rythme reproductif de l'hémisphère Nord; en conséquence la gestation a lieu l'hiver. Ces Lézards ont un régime varié : Mouches, Papillons, Scarabés, Araignées, fleurs et feuilles de Nototriches.

L'activité de *Liolaemus multiformis* diminue l'hiver, sans que l'on constate une véritable latence. Les journées d'hiver sont presque aussi chaudes et beaucoup plus ensoleillées que les journées d'été, mais les nuits sont beaucoup plus froides et il est possible que la température des abris soit, certains jours, au-dessous du minimum volontairement toléré.

V. — LES ZONES A DÉFICIT THERMIQUE DOMINANT.

MÉTHODES.

Tout le travail expérimental a été effectué en Loire-Inférieure et la plupart des espèces étudiées y vivent dans la nature. Il s'agit là d'un lot très hétérogène, comprenant trois Reptiles de la région Nord eurasiatique (2 Serpents diurnes : *Vipera berus* et *Coronella austriaca*, 1 Lézard nocturne : *Anguis fragilis*) et 4 Méditerranéens (1 Méditerranéen montagnard : *Vipera ursinii ursinii*, 2 Nord méditerranéens : *Vipera aspis* et *Lacerta viridis*, 1 Méditerranéen vrai : *Coronella girondica*).

La plupart des travaux sur l'influence de la température chez les Reptiles sont basés sur la température du corps. Nous attachant davantage à la partie écologique du problème et travaillant sur des animaux en semi liberté, nous ne pouvions qu'agir autrement. Au reste, nous

cherchons quelles sont les températures extérieures que l'animal recherche ou tolère et la température du corps ne nous intéresse qu'en l'absence de toute régulation physiologique. Nos données au sujet de la température sont donc beaucoup moins précises et leur intérêt réside surtout en leur grand nombre et en la liberté aussi complète que possible qui était laissée aux animaux (1).

Aux températures proches de l'optimum, c'est-à-dire avec une thermorégulation physiologique presque nulle, la température du corps d'un Reptile peut se calculer selon les règles suivantes :

1° Si l'animal est sur le sol, la température interne égale la moyenne entre la température de l'air, au coefficient 1 et la température du substratum, au coefficient 3. C'est le coefficient que nous avons employé et la marge d'erreur est faible.

2° Si l'animal est isolé du substratum et plus ou moins exposé aux radiations solaires, la température du corps varie, selon sa couleur et son attitude, entre celle d'un thermomètre à mercure nu et celle d'un thermomètre noirci. En Bretagne, l'écart est de l'ordre de 15 % (par exemple, 20° et 23°, 40° et 46°). La température vraie a fort peu d'importance. Même en tenant compte de la couleur et de la position de l'animal, la marge des erreurs est supérieure à 3° C pour les hautes températures.

Pour déterminer les maxima et les minima nous n'avons utilisé que les observations faites sur le sol. Cette méthode ne permet évidemment pas de rechercher le maximum léthal, puisqu'intervient alors un refroidissement par évaporation. Le maximum volontairement toléré, lui-même, est probablement surestimé de 1° à 2° dans nos observations par rapport à celles de COWLES et BOGERT, LUETH etc... Au contraire, les minima doivent correspondre très exactement. Dans les courbes représentant le pourcentage des sorties selon la température, celle-ci est rectifiée et correspond approximativement à la température du corps lorsqu'il n'y a pas de thermorégulation physiologique. Dans les courbes représentant la température aux différents emplacements, les températures sont celles indiquées par un thermomètre nu, non coloré.

Chez *Aspis cerastes*, qui s'enfouit plus ou moins profondément, il est impossible d'établir un rapport entre la température du substratum en surface et la température du corps. Dans ce cas, nous n'avons utilisé que la température rectale, qui varie d'ailleurs très vite chez les animaux manipulés et dont la marge d'erreur ne doit pas être loin de 2°.

(1) On trouvera ailleurs (SAINT GIRONS, 52 a, p. 278-79) un exposé plus détaillé des méthodes d'interprétation des résultats bruts.

CLIMAT ET MICROCLIMATS.

Le climat du Bocage atlantique est caractérisé par :

— l'égalité des températures, mise en relief par la faible amplitude entre les maxima et les minima moyens (14° C en août, 7,6° en janvier en Loire-Inférieure);

— la répartition sensiblement égale au cours des saisons du nombre des jours de pluie;

— la faiblesse de la durée de l'insolation pendant l'hiver. La présence d'une couche du nuage empêche pendant le jour l'arrivée du rayonnement solaire, mais prévient la perte de chaleur par rayonnement terrestre pendant la nuit;

— le petit nombre des jours de neige et de forte gelée;

— le petit nombre des jours de forte chaleur;

— la teneur élevée de l'atmosphère en humidité relative.

Maximum diurne en 1953 (en degrés centigrades)

Janv.	Févr.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc
11	10,6	17	18	22,5	20	20,5	25	26	17	15	12,5
10,5	9,2	14	14,5	24	20,5	21	24	24	15	13	11

La rangée supérieure correspond aux températures observées sur le sol nu à l'ombre, la rangée inférieure aux températures observées simultanément sur le sol sous l'herbe.

Le substratum nu est assez rare dans l'Ouest de la France et se présente sous forme de rochers isolés au milieu des landes ou de sol dénudé après les récoltes. Les amplitudes thermiques d'un sol nu sont supérieures à celle d'un sol recouvert d'herbe. Pourtant au printemps ou après la pluie, il arrive que le sol nu se refroidisse par évaporation et soit, au milieu de la journée, moins chaud que le sol couvert. La composition physique du sol influe sur son pouvoir de conduction et sa chaleur spécifique, on observe donc des différences entre les sols argileux, humides et frais, et les sols calcaires ou siliceux, plus chauds. Les sols récemment travaillés s'échauffent et se refroidissent plus rapidement que les sols des jachères (GODARD, 49).

Plus la surface foliaire de la végétation est développée et plus elle est proche de la surface du sol, plus le rôle protecteur de la végétation se fait sentir. Les amplitudes thermiques sont plus faibles dans un champ de trèfle que dans un champ de blé, dans une forêt de chênes que dans une forêt de pins, dans un taillis que dans une futaie. Lorsque les précipitations font momentanément défaut, la végétation agit comme condensa-

teur de rosée. Dans une prairie touffue, l'humidité relative et la température au début de la matinée ont des valeurs tout à fait différentes de celles des autres biotopes. Les haies, très fréquentes dans le bocage de l'Ouest, jouent, comme l'ensemble de la végétation, le rôle d'écran. Les buissons sont un peu plus chaud que le sol nu au moment du lever du soleil, mais très rapidement leur température, s'il s'agit de buissons isolés, devient inférieure à celle du sol nu.

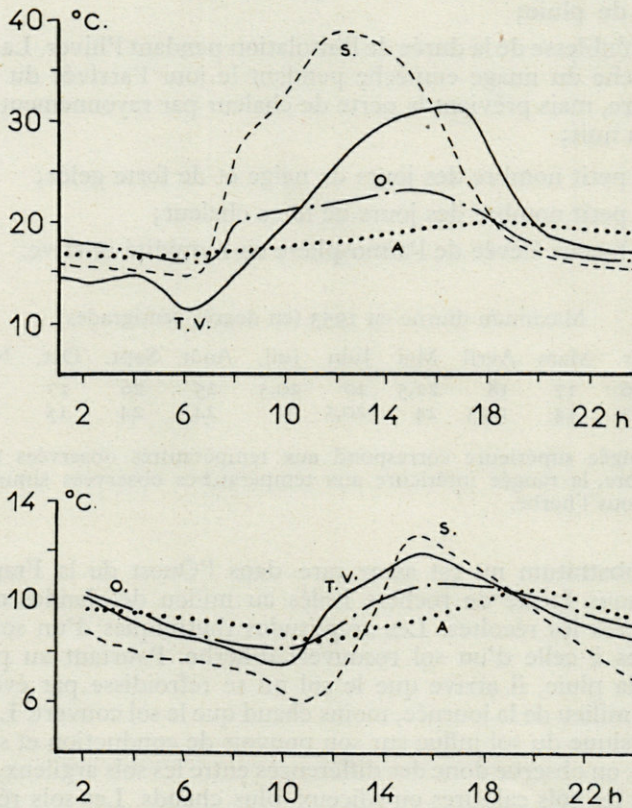


Fig. 12. — Variations de la température dans une région tempérée océanique (Loire-Inférieure) en été et en hiver (31-8 et 27-12).

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Température en degrés centigrades.

— T.V. Température vraie.

- - - S. - Température du sol nu.

- . - . O. Température du sol sous une haie.

..... A. Température dans un abri.

Pendant l'été, les abris (terriers de petits Mammifères et souches creuses) constituent des milieux confinés où les animaux disposent de conditions microclimatiques spéciales. L'humidité relative y est constante et voisine du point de saturation. La température subit des amplitudes beaucoup moins accentuée que dans les biotopes environnants. L'hiver, la température moyenne des abris est supérieure à celle des autres formations. Si les maxima ne diffèrent pas sensiblement de ceux observés à la surface du sol sous les haies ou sous les céréales, les minima sont beaucoup moins accentués. Il peut arriver, par des journées froides, que l'abri reste pendant toute la journée à une température supérieure à celle des autres biotopes.

La moindre ondulation de terrain détermine, le long des versants, des zones froides où les gelées sont fréquentes et des zones plus chaudes. Les microclimats des différents biotopes s'en ressentent et jouent sans doute un rôle dans la répartition locale des animaux.

HIVERNAGE.

La température moyenne du mois le plus froid n'est pas beaucoup plus basse que dans le Haut Atlas. Pourtant tous les Reptiles hibernent et *Vipera latastei monticola*, que nous conservons depuis 3 ans dans un grand terrarium, fait de même. C'est que, si le minimum nocturne reste assez élevé, l'insolation est réduite (insolation potentielle faible et nébulosité élevée). Les températures diurnes ne dépassent que rarement le minimum volontairement toléré et, surtout, restent toujours inférieures au seuil thermique de la digestion.

La durée de la période d'hibernation varie selon les années et les espèces. En Loire-Inférieure, *Lacerta viridis* disparaît le premier dans le courant du mois d'octobre, puis, à peu près ensemble, *Vipera aspis*, *Vipera ursinii*, *Vipera berus* et *Coronella austriaca*, à une date qui varie selon les années du 15 octobre au 20 novembre. *Vipera latastei* et *Lacerta muralis* disparaissent plus tard encore et ressortent parfois durant les journées ensoleillées d'hiver. C'est ainsi que nous avons pu observer ces deux espèces le 28 décembre 1953 dans les conditions suivantes :

Température de l'air	10° C
Température de l'abri	6°
Température du substratum à l'emplacement des animaux ..	12° à 13°

Aucune de ces deux espèces n'accepte de s'alimenter durant l'hiver en Loire-Inférieure.

Il semble que le facteur déterminant la date d'hivernage soit la température minimum volontairement tolérée. Celle-ci est, pour les espèces énumérées ci-dessus et dans le même ordre : 15°, 11°, 11°, 10°, 10°, 7° et 5° C. Rappelons que le minimum volontairement toléré a été

calculé pendant la période d'activité et dépend en partie de la température extérieure. En mars, *Vipera latastei* ne quitte son abri que si la température y est supérieure à 7°. Elle le fait déjà à 6° durant l'hiver et, nous l'avons vue, entre 4° et 5° dans le haut Atlas, pendant l'hiver également. *Vipera ursinii* commence certainement son hivernage plus tôt dans son habitat normal (nos exemplaires proviennent du Mont Ventoux, à 1 500 mètres d'altitude). En Loire-Inférieure elle se conduit de ce point de vue comme *V. berus* et *V. aspis*.

Les différences locales ou régionales n'influent pas, ou peu, sur la date du début de l'hivernage, tout au moins tant que les différences d'altitude ou de latitude ne sont pas excessives. Il n'en est pas de même de la date de la fin de l'hivernage. A 70 km au sud du lieu d'expérience, *Vipera aspis* sort dès le mois de février alors qu'elle attend le mois de mars et parfois le début d'avril au Nord de Nantes. Cette différence est due, semble-t-il, à plusieurs facteurs : climat général, exposition (ces sorties précoces ont lieu sur des pentes bien exposées) et sol (calcaire ou sable granitique au lieu d'argile). Il est possible que des facteurs d'un autre ordre interviennent lors de la fin de l'hivernage. R. DUGUY a remarqué que lorsque celle-ci est très précoce, on ne rencontre que des mâles pendant plusieurs semaines chez *V. aspis*. Ce fait est beaucoup moins net dans le lieu d'expérience où les sorties sont tardives.

La sortie s'effectue en ordre inverse de la rentrée. *Vipera latastei* et *Lacerta muralis* apparaissent les premiers, ce dernier favorisé par le substratum sur lequel il vit, puis le groupe le plus important et enfin *Lacerta viridis*, à peu près au moment où la température des abris atteint le minimum volontairement toléré. Celui-ci semble d'ailleurs légèrement inférieur à ce qu'il était en octobre.

LA VIE ACTIVE.

Influence directe des facteurs physiques.

Dans les zones à déficit thermique constant, la sensibilité d'une espèce à la température est, avons-nous vu, le facteur dominant du cycle d'activité. Un peu moins impératif peut-être, ce facteur n'en est pas moins important dans les zones tempérées.

Nous avons déjà vu que le minimum volontairement supporté dépendait en partie de la saison. Il en est de même pour les autres stades de l'échelle thermique et, en règle générale, le pourcentage des sorties aux différentes températures varie régulièrement au cours de l'année, entre les limites bien définies (fig. 14).

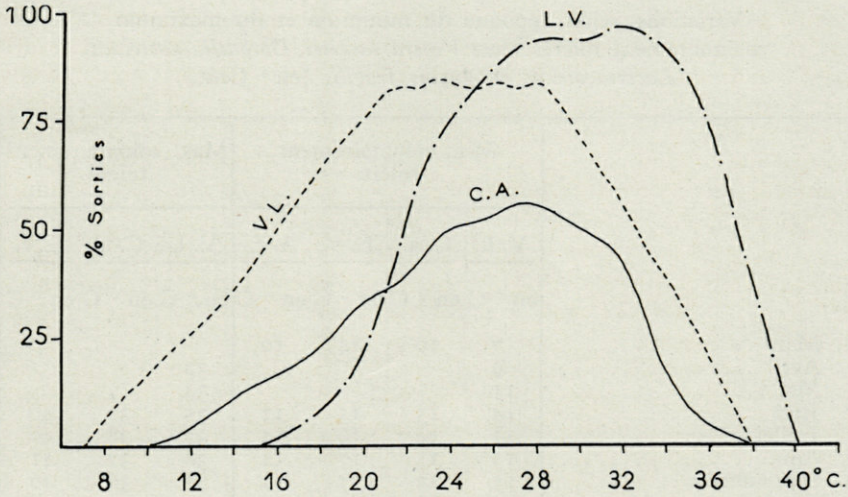


Fig. 13. — Pourcentage des sorties aux différentes températures chez *Vipera latastei*, *Lacerta viridis* et *Coronella austriaca*.

En abscisses : Température en degrés centigrades.

En ordonnées : Pourcentage des sorties.

-----V.L. *Vipera latastei monticola*.

— . — L.V. *Lacerta viridis viridis*.

————C.A. *Coronella austriaca austriaca*.

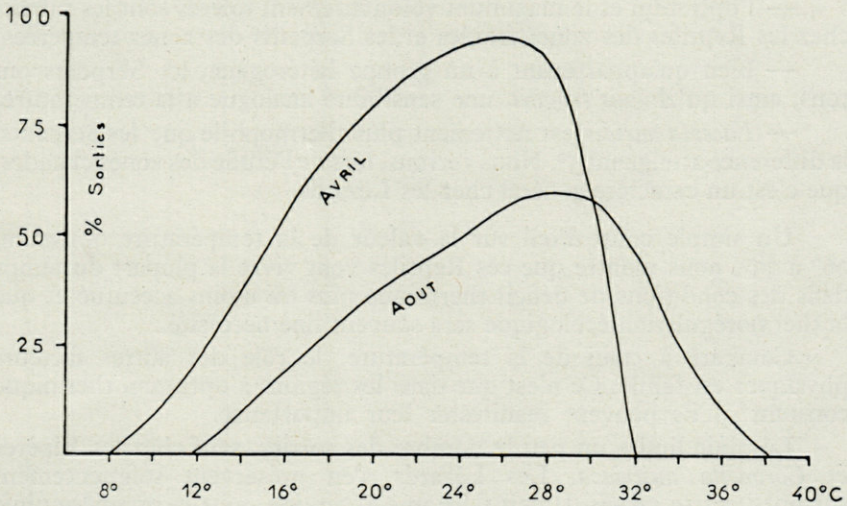


Fig. 14. — Pourcentage des sorties aux différentes températures chez *Vipera latastei monticola*, en avril et en août.

En abscisses : Température en degrés centigrades.

En ordonnées : Pourcentage des sorties.

Variations, selon l'époque du minimum et du maximum volontairement tolérés chez *Vipera latastei*, *Coronella austriaca*, *Lacerta viridis* et *Anguis fragilis* (en ° Cent.)

	Min. volontairement toléré				Max. volontairement toléré		
	V. l.	C. a.	L. v.	A. f.	V. l.	C. a.	L. v.
	en ° C	en ° C	en ° C	en ° C	en ° C	en ° C	en ° C
Mars	7	10	14	10			
Avril	9				32		
Mai	11				34		
Juin	14	15	15	12	35	37	40
Juillet	13	14	16	13	37	38	40
Août	13	15	17	14	38	37	41
Septembre	15	13	17	12	37	36	40
Octobre	11	11	14	11			

Si nous nous reportons au tableau de la page 154 et comparons les données sur la zone tempérée avec celles sur la zone froide, nous voyons que :

- le minimum volontairement toléré est très supérieur dans la région tempérée (10° à 15° C au lieu de 4° à 6°);
- l'optimum et le maximum volontairement tolérés sont les mêmes chez les Reptiles des zones froides et les Serpents des zones tempérées;
- bien qu'appartenant à un groupe hétérogène, les Serpents ont tous, ainsi qu'*Anguis fragilis*, une sensibilité analogue à la température;
- *Lacerta viridis* est nettement plus thermophile que les Serpents, la différence atteignant 5°. Nous verrons, lors de l'étude des zones chaudes, que c'est un caractère général chez les Lézards.

Un simple coup d'œil sur la valeur de la température optimum, 26° à 33°, nous montre que ces Reptiles vont vivre la plupart du temps dans des conditions de déficit thermique plus ou moins accentué et que la thermorégulation écologique sera souvent une nécessité.

Comparé à celui de la température, le rôle des autres facteurs physiques est faible. Ce n'est que dans les régions à optimum thermique constant qu'ils peuvent manifester leur importance.

La pluie limite un peu le nombre des sorties, sauf chez les Vipères et *Coronella austriaca*. Les Lézards s'en préservent soigneusement surtout *Lacerta viridis*. Il faut faire une exception pour la première pluie après une période de sécheresse. Toute la petite faune se précipite dehors pour boire, mais rentre bientôt.

Influence de la pluie sur le pourcentage des sorties.

	Pluie forte			Pluie légère		
	(1)	(2)	(3)	(1)	(2)	(3)
<i>V. Latastei</i>	16,4 ^o	27 %	57 %	17,8 ^o	52 %	65 %
<i>C. austriaca</i>	18,3 ^o	28 %	24 %	21,1 ^o	30 %	32 %
<i>L. viridis</i>	18,4 ^o	0 %	10 %	20,7 ^o	20 %	30 %

(1) Température moyenne lors des observations par temps de pluie.

(2) Pourcentage des sorties par temps de pluie.

(3) Pourcentage des sorties que l'on devrait constater, étant donné l'heure et la température, s'il ne pleuvait pas.

Lorsque (2) est plus petit que (3) on peut admettre que la pluie limite le nombre des sorties.

Indirectement, la pluie peut favoriser la sortie de quelques Reptiles. En augmentant l'humidité, elle provoque l'apparition des Amphibiens, Vers de terre, Limaces, etc... et par conséquent des animaux qui s'en nourrissent. C'est ainsi que, l'été, *Natrix natrix* chasse toujours après la

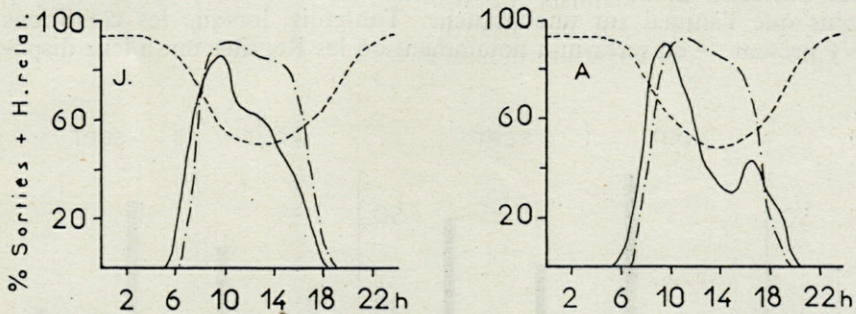


Fig. 15. — Cycle d'activité et moyenne mensuelle, par heure, de l'humidité relative, en juin et en août, chez *Coronella austriaca* et *Lacerta viridis*.

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Pourcentage des sorties et humidité relative (%).

———— *Coronella austriaca*.

----- *Lacerta viridis*.

pluie, même lorsque la température est loin de l'optimum. Les sorties d'*Anguis fragilis*, qui est plutôt nocturne, sont rares dans la journée. Dans ce cas, elles ont lieu 9 fois sur 10 après la pluie.

Il ne semble pas que le degré hygrométrique de l'air puisse, seul, limiter l'activité des Reptiles. Généralement il n'y a aucun rapport entre le cycle journalier d'activité et les variations de l'humidité relative. Pourtant, comme la pluie, celle-ci peut avoir un effet indirect, par l'inrer-

médiaire des proies. Les sorties crépusculaires de *Natrix natrix*, *Anguis fragilis* et *Ophisaurus koellikeri* sont dues aux mêmes raisons que leurs chasses après la pluie.

Dans les pays tempérés, le vent n'a pas beaucoup d'action directe, mais il détermine souvent une baisse de température et influe ainsi sur le cycle d'activité. Contrairement à l'opinion populaire, nous n'avons pu trouver de rapport entre la pression atmosphérique et l'activité des Reptiles.

Les autres facteurs du comportement.

Le substratum est presque toujours recouvert de végétation dans la zone tempérée. Sauf chez *Lacerta muralis*, plus ou moins inféodé aux rochers et aux pierres, il joue un rôle modéré. Les Reptiles se contentent d'éviter les sols récemment labourés, sans que nous sachions quelle est, dans ce comportement, la part du substratum et celle du couvert.

Le climat océanique tend à limiter les variations thermiques dans les différents microclimats. Le substratum ne s'échauffe pas beaucoup plus que l'animal sur une branche. Toutefois, lorsque les conditions s'y prêtent — en terrarium notamment où les Reptiles ont à leur dispo-

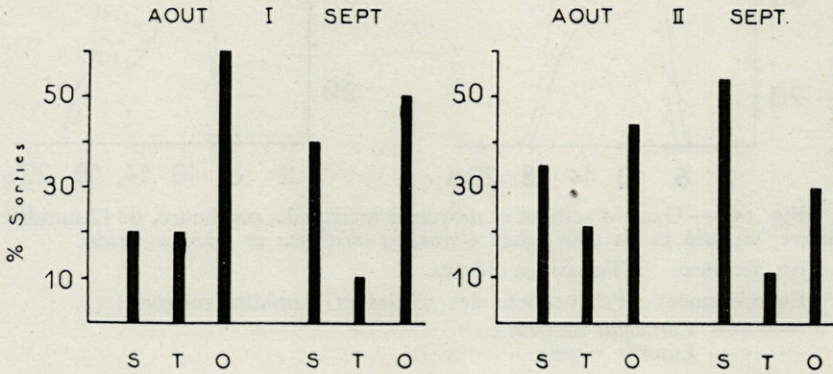


Fig. 16. — Variations, selon les saisons, des emplacements choisis par les Reptiles.

En abscisses : Les différents emplacements.

En ordonnées : Pourcentage d'animaux trouvés à chaque emplacement.

I = *Vipera latastei monticola*. II = *Lacerta viridis*.

S = Sol nu au soleil.

T = Surface d'un buisson ou d'une touffe, au soleil.

O = Sol à l'abri d'un buisson ou d'une touffe et à l'ombre.

sition du sable au soleil et des arbustes — les espèces de la zone tempérée savent parfaitement utiliser les différents emplacements. Au printemps et après la pluie l'évaporation retarde l'échauffement du sol. Dans ce cas, *Lacerta viridis* grimpe dans les buissons, les Vipères se tiennent sur une pierre, une souche ou une couche d'herbes sèches. *Coronella austriaca* utilise indifféremment tous ces procédés.

Vipera berus, le Reptile le plus septentrional, est aussi un des rares Serpents qui prenne une posture particulière en période de déficit thermique : il s'aplatit complètement sur le sol, les côtes très largement écartées, doublant presque sa surface dorsale d'insolation et sa surface ventrale d'absorption de chaleur par conduction. Les espèces voisines de *Vipera berus* (*V. ursinii* et ses nombreuses sous-espèces) présentent un comportement analogue, que nous n'avons pas observé chez les autres Vipères (*V. aspis* et *V. latastei*) ni chez aucune Couleuvre européenne.

L'action de l'homme donne une allure particulière au rôle du couvert : les terres cultivées sont nues durant une bonne partie de l'année : les Reptiles ne peuvent s'y aventurer que pour de brèves excursions, lorsque les récoltes sont hautes, et n'y résident pas. Dans les haies, les talus plantés, les landes, les taillis et les bois le couvert est générale-

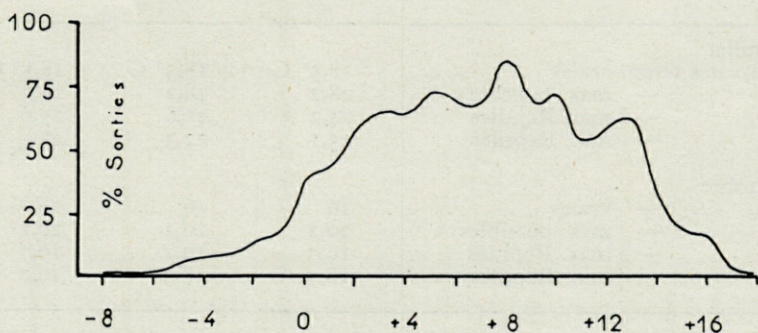


Fig. 17. — Pourcentage des sorties en fonction de la différence entre la température extérieure et la température de l'abri, chez *Vipera latastei*.

En abscisses : Différence, en degrés centigrades, entre la température extérieure et la température de l'abri.

En ordonnées : Pourcentage des sorties.

— 8 = Température extérieure inférieure de 8° C à la température de l'abri.

o = Température extérieure égale à la température de l'abri.

+ 16 = Température extérieure supérieure de 16° C. à la température de l'abri.

ment suffisant, parfois même excessif et l'on voit apparaître un « effet de lisière » très caractéristique. Dans l'ensemble, les espèces étudiées présentent le comportement suivant :

— Elles ne supportent pas l'absence de couvert sur de grandes étendues.

— En période de déficit thermique, elles s'exposent très volontiers au soleil, à condition que le couvert soit proche.

— Ce n'est que lorsque la température se rapproche beaucoup de l'optimum qu'elles montrent pleinement leurs préférences pour le couvert et deviennent invisibles à l'observateur.

— Lorsque le couvert est faible dans le voisinage, l'insolation n'a lieu qu'à proximité immédiate de l'abri.

L'abri joue un rôle important comme régulateur thermique. C'est grâce à lui, autant qu'à l'insolation, que la température à laquelle est soumis l'animal diffère notablement de la température vraie.

Températures vraies et températures réellement supportées par trois Reptiles durant deux journées caractéristiques (en degrés centigrades).

	<i>V. latastei</i>	<i>C. austriaca</i>	<i>L. viridis</i>
20 juillet			
Moy. des temp. vraies	18,5° C	18,5° C	18,5° C
— — max. possibles . . .	28,2	28,2	28,2
— — max. Reptiles . . .	24,2	22,6	25,6
— — min. Reptiles . . .	23,1	22,3	23
2 octobre			
— — vraies	16	16	16
— — max. possibles . . .	20,2	20,2	20,2
— — max. Reptiles . . .	19,7	19,2	19,7
— — min. Reptiles . . .	18,7	18,3	19,2

Nous donnons successivement, pour chacun de ces deux jours, la moyenne des températures vraies, la moyenne des températures maxima auxquelles les Reptiles peuvent théoriquement s'exposer et la moyenne des températures maxima, puis minima, auxquelles les Reptiles s'exposent réellement le 20 juillet et le 2 octobre. Les fig. 19 et 20 donnent une représentation graphique de ces deux observations.

Comme nous l'avons déjà dit, le nombre d'heures aux différentes températures est plus important que la température moyenne. Chez *Vipera latastei*, en Loire-Inférieure, durant les 21 jours d'observation du mois d'avril 1954, nous avons obtenu les résultats suivants, selon que l'on considère la température vraie ou la température réellement supportée par les Vipères :

Nombre d'heures aux différentes températures en avril 1954 :

	— de 11°		11° à 15°		16° à 20°		21° à 25°		+ de 25°	
A temp. vraie	137 h	80 h	33 h	2 h	0 h					
A la temp. réél. sup.	27 h	111 h	58 h	27 h	29 h					

Pendant la même période, la température moyenne vraie fut 10,2°, alors que la température moyenne à laquelle étaient exposées les Vipères atteignait 16,4°. Pour le mois d'août, les deux chiffres furent respectivement 19° et 23°.

Les méthodes de chasse affectent peu l'activité apparente des Reptiles puisque, dans la zone tempérée, l'affût a généralement lieu au-dehors. *Natrix natrix*, *Coluber viridiflavus*, *Elaphe longissima* et *Anguis fragilis* chassent en maraude; les Vipères, les Coronelles et *Natrix maura* à l'affût. Les Lézards utilisent un compromis : ils happent les insectes qui passent à leur portée, se déplacent souvent pour rejoindre ceux qu'ils ont aperçus et, de temps en temps, fouillent la mousse ou le terreau pour les rechercher. Ils ne parcourent pas, comme certains Serpents, une grande superficie de terrain.

En été, *Natrix natrix* est volontiers nocturne, ou tout au moins crépusculaire, comme sa proie préférée, le Crapaud commun. Il semble bien que dans ce cas le régime influe sur le cycle d'activité. Par contre les Vipères restent diurnes, bien qu'elles se nourrissent principalement de petits Mammifères surtout nocturnes.

La recherche des sexes et la pariade déterminent une grande activité au printemps ainsi qu'à l'automne, mais dans ce dernier cas à un moindre degré et chez les Serpents seulement.

Du 15 mars au 15 mai, selon l'espèce et l'année, les mâles circulent à la recherche des femelles. Les Serpents n'hésitent pas à quitter pour plusieurs jours leur domaine vital. Les Lézards semblent regagner chaque soir leur abri habituel. Le cycle d'activité des femelles n'est que peu troublé; elles continuent à pratiquer l'insolation et l'affût, dans la mesure toutefois où les mâles le leur permettent. Elles mûrissent leurs ovules et ont donc besoin de chaleur et de nourriture. Il n'en est pas de même chez les mâles qui ne mangent pas (Serpents) ou peu (Lézards) et se préoccupent moins de l'insolation. Cependant, du fait des préférences des femelles, les animaux sont presque toujours au soleil. C'est ainsi qu'au printemps, les Vipères habitant les taillis épais (qui représentent de bons refuges en été) sont toutes rassemblées sur la lisière orientée au Sud-Est. Dans les formations hétérogènes il y a ainsi tendance à la formation de lieux de pariade bien délimités. Il est probable que les préférences thermiques d'abord, la multiplicité des pistes odorantes ensuite, contribuent à ce phénomène.

Le matin, les déplacements des mâles ne peuvent commencer dès la sortie de l'abri, la température à l'ombre étant trop basse. Mais si les deux partenaires ont passé la nuit dans le même refuge, les prélimi-

naires commencent immédiatement. *Lacerta viridis* ne se déplace pas aussi loin que les Serpents, mais revient généralement à son territoire. En fait chez cette espèce, comme chez *Lacerta muralis* et sans doute la majorité des Lézards, la reproduction n'occupe qu'une partie de l'activité des mâles; il n'y a qu'un accouplement par jour et les préliminaires sont assez brefs. Le mâle, qui connaît fort bien les emplacements où il peut trouver une femelle, part entre 9 et 11 h (la parade a lieu en mai, ce qui permet une activité matinale), s'accouple, généralement avant midi, et regagne son domaine entre 11 et 16 heures.

L'accouplement automnal n'existe pas chez les Lézards des zones tempérées. Par contre, beaucoup de Serpents ont une période de reproduction en septembre-octobre. En France, elle a été observée chez *Vipera aspis*, *Coronella austriaca*, *Natrix natrix* et *N. maura*. Elle est toujours assez brève et beaucoup d'individus n'y prennent pas part. Enfin, lorsque l'été a été froid, l'accouplement automnal peut faire défaut. En octobre 1954, par exemple, nous n'avons observé aucun couple en préliminaire et aucune des femelles disséquées entre novembre et février ne présentait de spermatozoïdes dans ses oviductes. Les déplacements d'automne sont toujours assez restreints et les mâles ne semblent pas rechercher très activement les femelles. Chez *Vipera aspis*, les femelles qui viennent de pondre ne s'accouplent pas. Il n'en est pas de même chez *Natrix natrix* (et probablement d'autres Couleuvres) puisque toutes les femelles pondent chaque année. Pourtant un certain nombre d'entre elles n'ont pas de spermatozoïdes dans les oviductes durant l'hivernage.

Chez beaucoup de Serpents, mais pas chez les Lézards, il existe au moment de la fenaison et surtout avant la moisson, une tendance à effectuer des excursions hors de l'espace vital habituel; à cette époque les champs, habituellement évités faute de couvert, deviennent accessibles. Nous avons même observé des cas d'émigration temporaire. Ces déplacements, dûs sans doute à la recherche de la nourriture, sont peu étendus et assez rares. Ils ont lieu durant la période normale d'activité et ne perturbent en rien le cycle journalier.

La nécessité de boire fait sortir les Serpents au moment du lever du soleil et le Lézard vert peu après, dès que la température minimum volontairement tolérée est atteinte. En Bretagne, pendant la plus grande partie de l'année, la rosée met assez longtemps à s'évaporer et les sorties peuvent s'échelonner sur une heure et plus. Mais durant les périodes chaudes et sèches, tous les animaux de chaque espèce sortent au même moment.

Le cycle journalier d'activité et ses variations saisonnières.

En mars, avril, mai et octobre, les Serpents vivent dans des conditions de déficit thermique permanent. La durée de l'activité journalière est rigoureusement délimitée par la température. Dans le climat océanique la sortie est assez tardive au printemps, mais dès ce moment les animaux

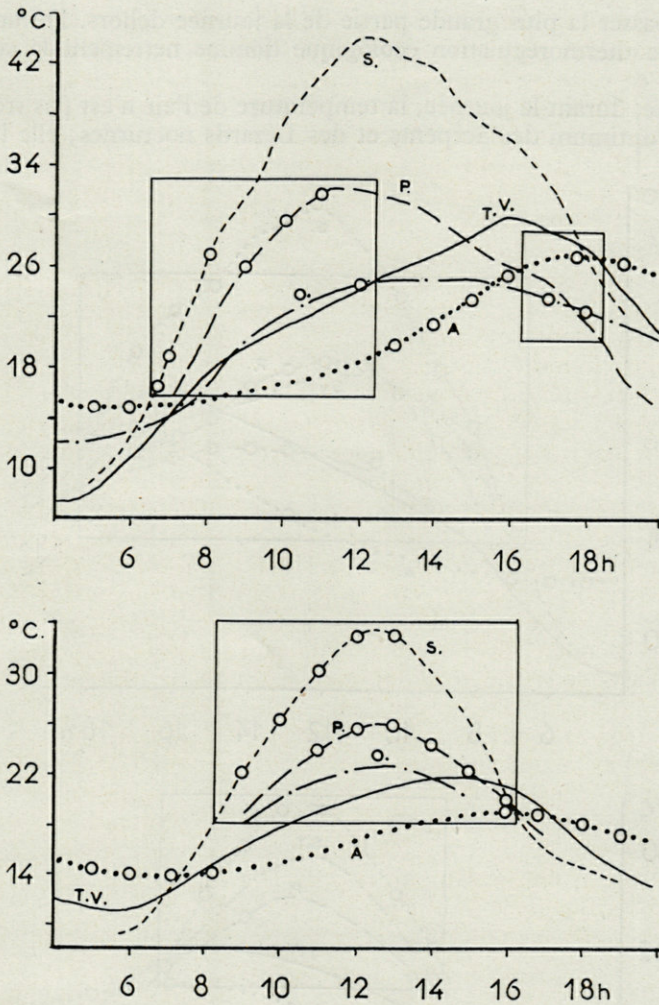


Fig. 18. — Température aux différents emplacements et position de *Coronella austriaca* durant deux journées caractéristiques, en Loire-Inférieure. En haut, 20 juillet. — En bas, 2 octobre.

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Température en degrés centigrades.

— T.V. Température vraie.

-----S. Sol nu au soleil.

---P. Sol nu à la pénombre.

- . - . O. Sol nu à l'ombre.

.....A. Abri à 20 cm de profondeur.

Le signe O indique l'emplacement où se trouvent un ou plusieurs individus, à l'heure et à la température correspondantes.

peuvent passer la plus grande partie de la journée dehors. Durant cette période, la thermorégulation écologique domine nettement le comportement.

En été, durant la journée, la température de l'air n'est pas très inférieure à l'optimum des Serpents et des Lézards nocturnes; elle l'atteint

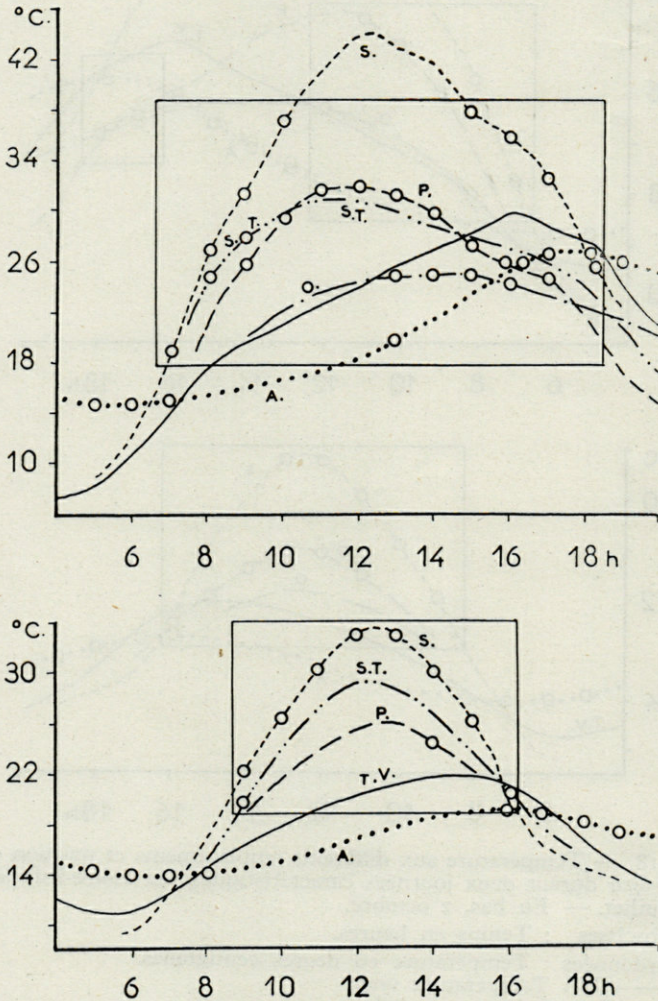


Fig. 19. — Température aux différents emplacements et position de *Lacerta viridis* durant deux journées caractéristiques, en Loire-Inférieure. En haut, 20 juillet. — En bas, 2 octobre.

Même légende que la fig. 18.

— S.T. Surface d'un buisson.

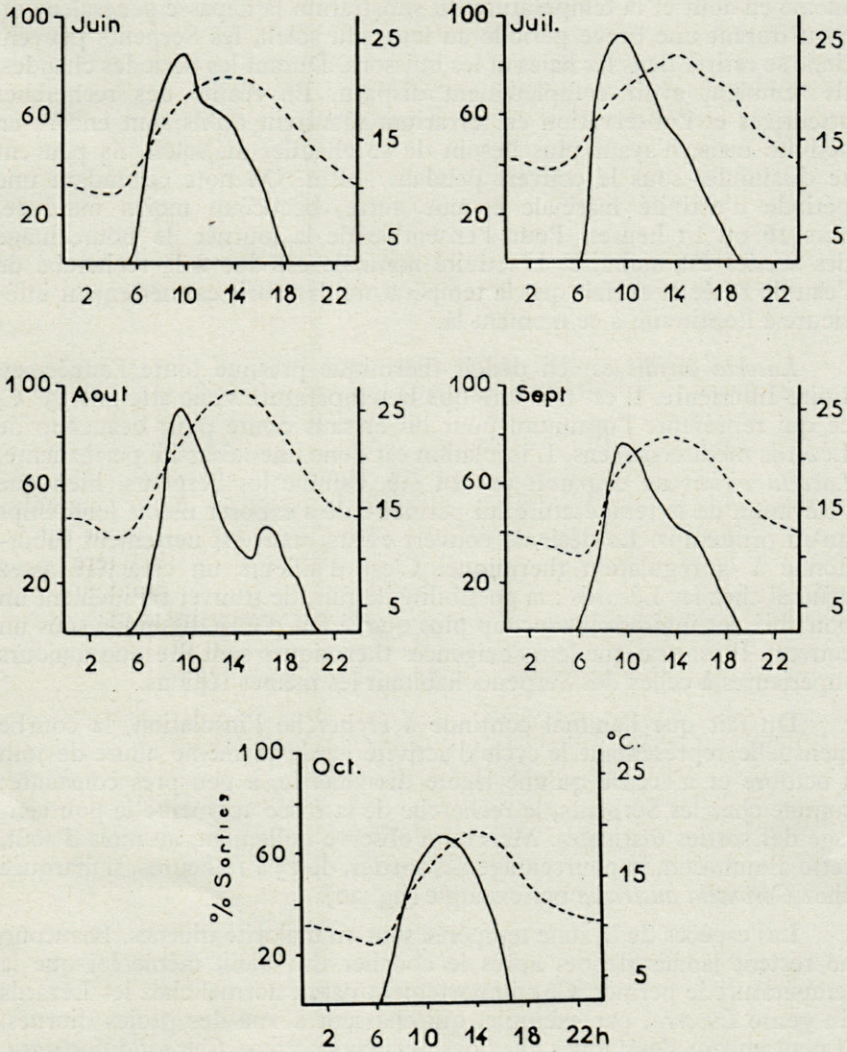


Fig. 20. — Cycle d'activité et moyenne mensuelle, par heure, de la température, chez *Coronella austriaca*.

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Pourcentage des sorties et température en degrés centigrades.

----- Température vraie.

————— Pourcentage des sorties.

même en août et la température du substratum la dépasse généralement. Sauf durant une brève période au lever du soleil, les Serpents peuvent donc se retirer dans les haies et les buissons. Durant les périodes chaudes, ils semblent avoir complètement disparu. En réalité des recherches attentives et l'observation en terrarium montrent qu'ils sont encore en activité mais, n'ayant plus besoin de se chauffer au soleil, ils peuvent se dissimuler sous le couvert pendant l'affût. On note cependant une période d'activité matinale et une autre, beaucoup moins marquée, vers 16 ou 17 heures. Pour l'ensemble de la journée le pourcentage des sorties est moindre. L'activité matinale est due à la recherche de l'eau de rosée et au fait que la température des abris est nettement inférieure à l'optimum à ce moment là.

Lacerta viridis est en déficit thermique presque toute l'année, en Loire-Inférieure. Il est très rare que la température vraie atteigne 33° C, ce qui représente l'optimum pour lui et sans doute pour beaucoup de Lézards méditerranéens. L'insolation est donc une nécessité permanente. *Lacerta viridis* ne disparaît pas en été, comme les Serpents, bien que l'élévation de la température lui permette de s'exposer moins longtemps qu'au printemps. Le désir de couvert existe, mais est nettement subordonné à la régulation thermique. C'est d'ailleurs un caractère assez général chez les Lézards : la possibilité de fuir, de trouver rapidement un bon abri, les intéresse beaucoup plus que le fait d'être dissimulé sous un couvert. Il est vrai que leurs exigences thermiques sont presque toujours supérieures à celles des Serpents habitant les mêmes régions.

Du fait que l'animal continue à rechercher l'insolation, la courbe mensuelle représentant le cycle d'activité garde la même allure de juin à octobre et n'accuse qu'une légère dissymétrie, à peu près constante; comme chez les Serpents, la recherche de la rosée augmente le pourcentage des sorties matinales. Mais on n'observe nullement, au mois d'août, cette diminution du pourcentage des sorties, de 13 à 16 heures, si marquée chez *Coronella austriaca* par exemple (fig. 20).

Les espèces de la zone tempérée sont en majorité diurnes. Beaucoup ne restent jamais dehors après le coucher du soleil, même lorsque la température le permet. Ce comportement paraît normal chez les Lézards du genre *Lacerta*, par exemple, qui chassent à vue des proies diurnes. Il peut encore s'expliquer chez des Serpents comme *Coronella austriaca*, qui se nourrissent principalement de lézards et chassent à l'affût. Mais aucune raison d'ordre écologique ne permet de comprendre pourquoi les Vipères françaises sont diurnes alors que les petits Rongeurs sont plutôt nocturnes. Puisque des espèces voisines agissent différemment, nous pensons qu'il s'agit d'un caractère inné, spécifique, et ne reposant sur aucune base anatomique, au même titre que le désir de couvert. Nous avons déjà cité l'exemple de *Vipera lebetina*, indifféremment diurne

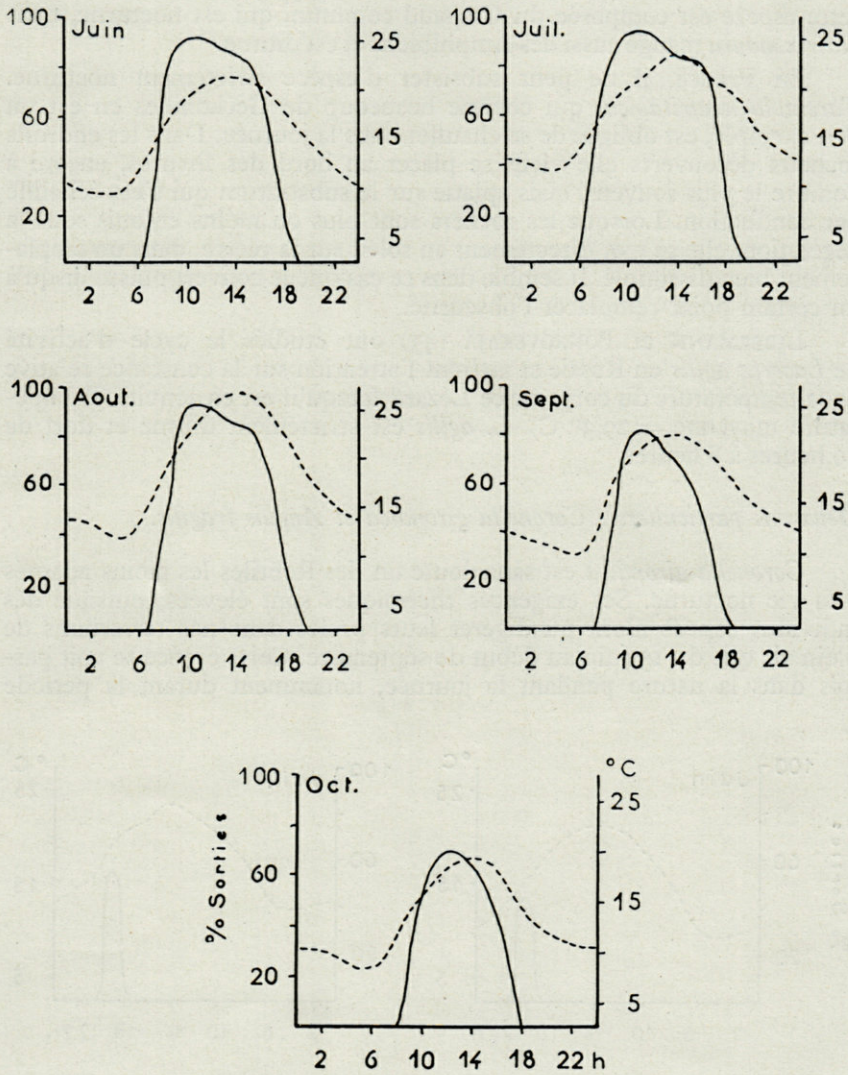


Fig. 21. — Cycle d'activité et moyenne mensuelle, par heure, de la température, chez *Lacerta viridis*.

Même légende que la fig. 20.

ou nocturne, et de *Natrix natrix*. Une bonne partie de l'alimentation de cette espèce est composée du Crapaud commun, qui est nocturne, mais *Natrix maura* mange aussi des Amphibiens et est diurne.

En France, il ne peut subsister d'espèce strictement nocturne. *Tarentola mauritanica*, qui comme beaucoup de Geckonides en est un bon exemple, est obligée de se chauffer dans la journée. Dans les endroits rocheux découverts elle vient se placer au bord des fissures, encore à l'ombre le plus souvent, mais aplatie sur le substratum qui s'est échauffé par conduction. Lorsque les rochers sont plus ou moins enfouis sous la végétation, elle se met directement au soleil sur la pierre, dans un emplacement bien dissimulé. Il semble dans ce cas que le couvert puisse jusqu'à un certain point remplacer l'obscurité.

LIBERMANN et POKROVSKAJA (43) ont étudiés le cycle d'activité de *Lacerta agilis* en Russie et attirent l'attention sur la constance relative de la température du corps de ce Lézard lorsqu'il est en activité (Température moyenne = 29,3° C). *L. agilis* est strictement diurne et dort de 19 heures à 8 heures.

Deux cas particuliers : Coronella girondica et Anguis fragilis.

Coronella girondica est sans doute un des Reptiles les moins adaptés à la vie nocturne. Ses exigences thermiques sont élevées, puisque des individus captifs n'ont pu digérer leurs proies dans nos terrariums de plein air que du 15 juin au début de septembre. Cette espèce se voit parfois dans la nature pendant la journée, notamment durant la période

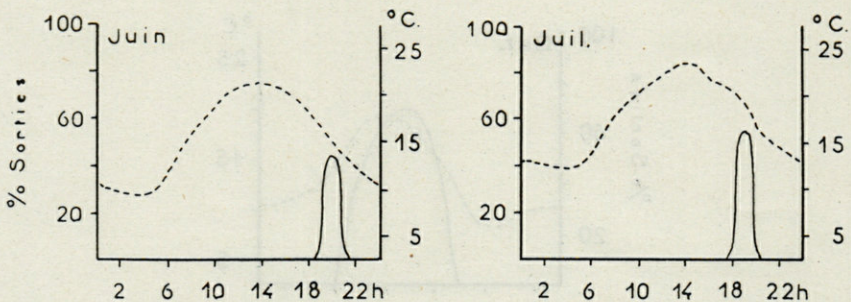


Fig. 22. — Cycle d'activité et moyenne mensuelle, par heure, de la température, chez *Coronella girondica*.

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Pourcentage des sorties et température en degrés centigrades.

----- Température vraie.

————— Pourcentage des sorties.

d'accouplement. Mais d'ordinaire elle reste à l'affût, complètement dissimulée sous une pierre plate ou une écorce. Comme *Tarentola mauritanica* elle est obligée de se chauffer dans la journée et elle choisit pour se dissimuler des microbiotopes bien exposés et capables de s'échauffer de façon notable. Contrairement à ce Lézard, qui chasse la nuit, elle se nourrit de proies diurnes et joint l'affût au chauffage. On pourrait donc dire que les principales activités de cette espèce nocturne sont diurnes. Toutefois les déplacements ont bien lieu la nuit. Comme *Macroprotodon cucullatus*, *Coronella girondica* sort peu après le coucher du soleil, entre 19 heures et 21 heures en juin, un peu plus tôt en juillet. Cette espèce n'habite pas la Loire-Inférieure et nous n'avons pu l'étudier dans la nature aussi longtemps que nous l'aurions voulu. Nous ignorons complètement à quoi correspondent ces courtes promenades crépusculaires. Ce n'est d'ailleurs pas le seul problème que pose ce Serpent. Il existe dans le Haut Atlas et nous l'avons capturé le soir entre 1 500 et 2 300 mètres, mais il vit jusqu'à 3 000 mètres comme le prouvent les nombreuses mues recueillies. Or, à cette altitude, nous ne l'avons jamais aperçu dans la journée et les nuits sont trop froides pour qu'il puisse sortir après le coucher du soleil. Il est probable que dans le Haut Atlas *Coronella girondica* se déplace excessivement peu durant la plus grande partie de l'année, mais elle doit avoir une activité extérieure diurne au moins pendant la période de reproduction.

Anguis fragilis n'est pas réellement nocturne et son cycle d'activité est assez curieux. On le trouve dehors le matin de bonne heure, de 4 à 5 heures jusqu'à 8-9 heures, selon le mois, le soir entre 18-19 heures et 21-22 heures et, quelle que soit l'heure, après la pluie. Il arrive qu'il se promène en pleine nuit ou qu'il se chauffe au soleil à midi. Ce Lézard se rencontre uniquement dans les herbes ou les feuilles mortes des sous-bois et ne grimpe jamais dans les buissons. Cet habitat semble davantage réglé par des préférences alimentaires ou hygrométriques que par le désir de couvert.

Son régime, composé surtout de vers de terre et de petits Limaces, explique assez bien les sorties le soir et après la pluie, puisque c'est à ces moments là qu'il peut rencontrer des proies. Le pourcentage des sorties en pleine nuit augmente avec la température; nous pouvons donc admettre que l'animal serait réellement nocturne si les conditions thermiques le lui permettaient. Mais pourquoi cette sortie matinale, au moment justement où la température atteint son minimum? La recherche de la rosée joue certainement un rôle, mais non exclusif puisque les animaux restent dehors plusieurs heures. Il est possible qu'il y ait une deuxième période d'abondance des proies, mais elle serait en tout cas beaucoup moins marquée que la première. Nous n'avons jamais observé de périodes d'insolation en terrarium, mais les Orvets s'abritaient sous des pierres plates qui s'échauffaient de façon notable pendant la journée. Il est probable que les individus que l'on trouve parfois dans la nature en plein

soleil, à proximité d'un refuge ou du couvert mais plus exposés que ne le sont d'habitude les Serpents, soient obligés de recourir à l'insolation pour combler un déficit thermique au moment de la digestion.

L'irrégularité de la courbe représentant le pourcentage des sorties par rapport à la température (fig. 24) montre bien qu'il s'agit d'un fac-

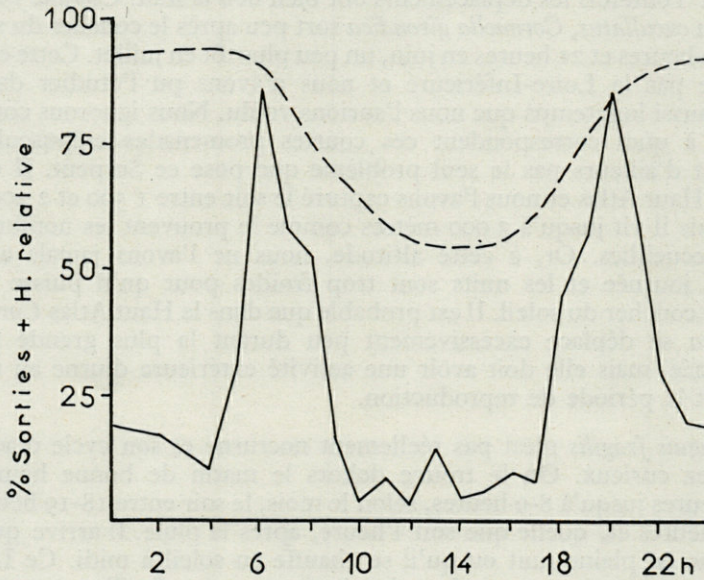


Fig. 23. — Cycle d'activité et moyenne, par heure, de l'humidité relative, chez *Anguis fragilis*, du 18 juin au 21 septembre.

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Pourcentage des sorties et humidité relative (%).

----- Humidité relative.

———— Pourcentage des sorties.

teur limitatif mais non déterminant. Nous pensons que l'optimum se situe vers 25° C, mais ce n'est qu'une probabilité. Il semble qu'entre 14 et 30° l'animal ne se préoccupe nullement de la température.

Il existe une correspondance étroite entre le degré hygrométrique de l'air et l'activité de l'animal (fig. 23), ce que nous n'avons jamais constaté chez d'autres Reptiles. Dans la courbe du cycle d'activité établie en terrarium, les sorties diurnes au moment du minimum hygro-

métrique moyen correspondent en réalité à des jours de pluie. Il est probable que cette relation entre l'activité et le degré hygrométrique est indirect. Ce sont plutôt les proies qui y sont sensibles.

Bien des points restent obscurs, mais le cycle d'activité de l'Orvet est incontestablement dominé par la recherche de la nourriture. Influence du substratum, besoin de couvert et thermorégulation jouent un rôle beaucoup plus effacé, en Loire-Inférieure tout au moins.

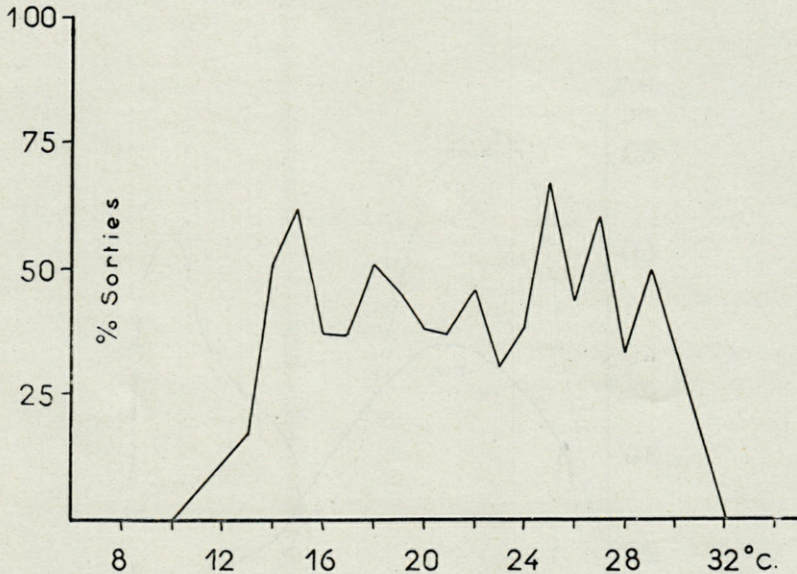


Fig. 24. — Pourcentage des sorties aux différentes températures chez *Anguis fragilis*.

En abscisses : Température en degrés centigrades.
En ordonnées : Pourcentage des sorties.

VI. — LES ZONES A BÉNÉFICE THERMIQUE DOMINANT.

CLIMAT ET MICROCLIMATS.

Les conditions climatiques du milieu désertique sont bien connues :

- Précipitations très pauvres et surtout irrégulières;
- Fortes amplitudes thermiques, annuelles et journalières.

Tandis que le confinement plus ou moins effectif détermine dans des microbiotopes privilégiés des conditions climatiques moins rigoureuses, les milieux largement exposés aux influences extérieures voient la rigueur de leurs conditions encore accentuées.

La surface du sol constitue un milieu où les amplitudes thermiques sont très accentuées. SINCLAIR (22), dans l'Arizona, a noté le 21 juin, à la surface du sol, 71,5° C, à 13 heures et 15° à 4 heures 30. La conductibilité thermique d'un sol compact est élevée, la surface s'échauffe et se refroidit très vite, les amplitudes sont accentuées. Au contraire la conductibilité du sable est faible et le sol y est plus frais en profondeur. La nuit la surface du sol est toujours plus froide que l'air, quelle que soit la nature physique de substratum.

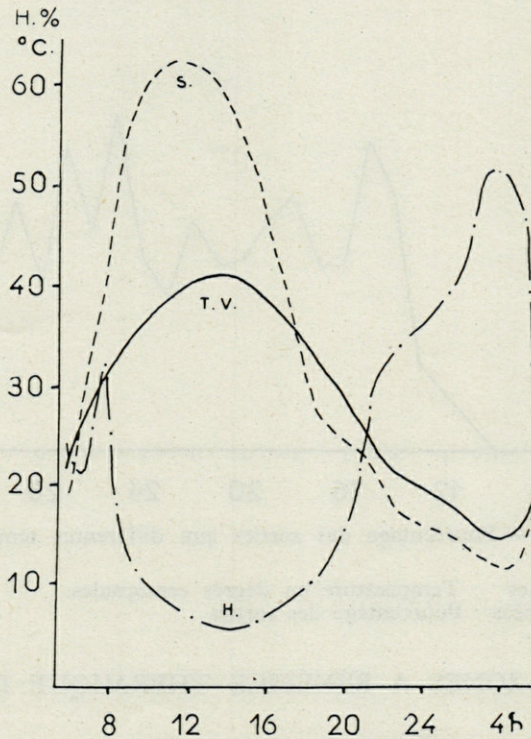


Fig. 25. — Variations de la température et de l'humidité relative dans un désert chaud, les 5-6 mai (d'après MOSAUER, 36, dans les dunes d'Indian Wells, Californie).

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Température en degrés centigrades et humidité relative (%)

——— T.V. Température vraie.

- - - - - S. Température à la surface du sol.

— . — . H. Humidité relative.

La végétation, succulents et surtout touffes épineuses, procure un couvert assez pauvre mais des conditions microclimatiques spéciales. A l'intérieur d'une touffe, il fait toujours plus frais dans la journée et souvent plus chaud la nuit. KASHKAROV et KURBATOV (30) ont noté, à 2 mètres de hauteur dans un buisson, et à midi, une température inférieure de 28° C à celle du sol. De plus la végétation condense les précipitations occultes. Pour les espèces capables de grimper aux branches, les buissons épineux constituent donc un régulateur thermique.

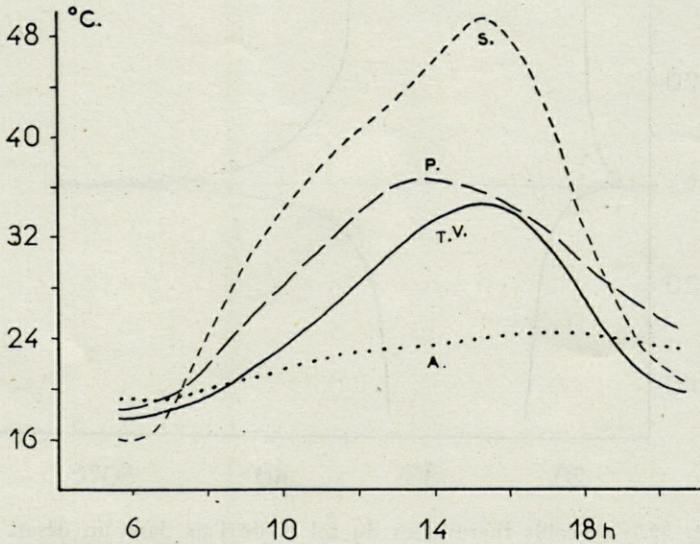


Fig. 26. — Variations de la température dans un désert chaud, le 2 avril (Aouinet Torkoz, Sud du Maroc).

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Température en degrés centigrades.

— T.V. Température vraie.

-----S. Sol nu au soleil.

— — —P. Sol nu sous un buisson.

.....A. Abri, dans une fente de rocher, à 30 cm de profondeur.

Comme abri, les animaux peuvent utiliser une fente dans un rocher ou un terrier de Mammifères, dont les galeries débouchent fréquemment à l'abri d'un buisson. Les espèces sabulicoles peuvent aussi s'enfoncer par leurs propres moyens dans un substratum meuble. Dans les couches superficielles, durant la journée, la température diminue avec la profondeur, tandis qu'un phénomène inverse a lieu la nuit. A partir de 1 mètre de profondeur, les variations thermiques quotidiennes de la surface du sol

ne sont plus perceptibles. SINCLAIR (22) obtient l'été, à 1 mètre, une température constante égale à 24°5 C. A 2 mètres de profondeur, la température n'est plus que de 20°, ce qui est sans doute voisin de la moyenne annuelle.

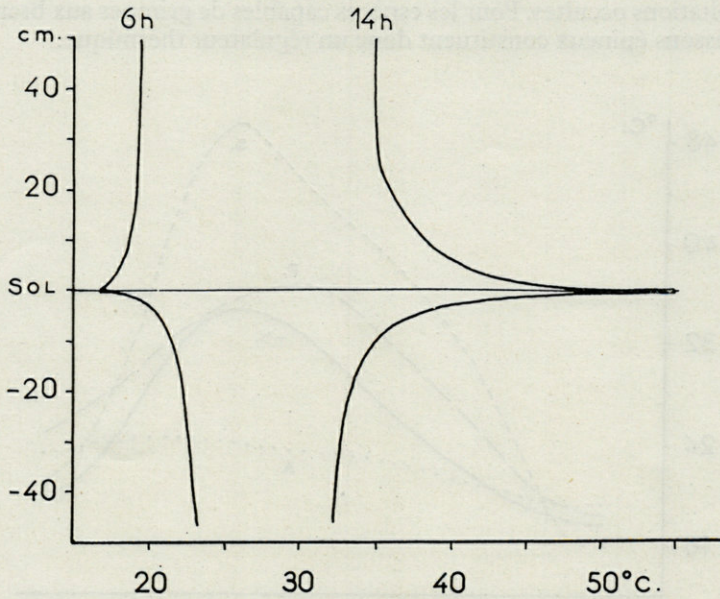


Fig. 27. — Profils thermiques du sol et de l'air dans un désert chaud, le 3 avril, à 6 h et à 14 h (Aouinet Torkoz, Sud du Maroc).

En abscisses : Température en degrés centigrades.

En ordonnées : Distance par rapport à la surface du sol, en cm.

QUEZEL (50) a montré l'importance de la profondeur de la nappe phréatique dans la température du sol. Selon cet auteur :

- l'amplitude thermique dans les couches du sous-sol est d'autant plus grande que la nappe d'eau est plus profonde;
- les profils se rapprochent de la verticale (invariabilité thermique) lorsque la nappe d'eau est superficielle.

Dans le sable, l'eau des précipitations s'infiltré rapidement et se trouve de ce fait soustraite à l'évaporation. Cette humidité en profondeur contribue à limiter les variations thermiques dans le sable.

Nous avons vu que dans les régions tempérées, la température estivale peut atteindre un degré suffisant pour permettre aux animaux d'obéir à des préférences autres que thermiques, par exemple le besoin de couvert. Elle n'est jamais assez élevée pour les obliger à modifier, pour se refroidir, leurs activités naturelles. Il n'en est pas de même dans les régions subtropicales désertiques. Le déficit thermique s'y rencontre parfois la nuit ou l'hiver, mais la lutte contre la chaleur est le caractère principal et domine manifestement le cycle d'activité.

Nos données personnelles sont maigres et nous n'avons pu effectuer d'observations en semi liberté. La majeure partie des données de ce chapitre résulte des travaux de KLAUBER, MOSAUER, COWLES et BOGERT, KACHKAROV, etc... sur les Reptiles des déserts du Sud-Ouest des États-Unis et du Turkestan Russe. Nous y avons fait de très larges emprunts, bien que ces régions à hivers assez froids ne constituent par un excellent exemple des zones à bénéfice thermique dominant.

REPTILES DIURNES.

A priori des mœurs nocturnes paraîtraient, au moins en été, le moyen le plus sûr d'effectuer la régulation thermique. Pourtant quelques Serpents et la majorité des Lézards sont toujours diurnes. Alors que, dans les zones tempérées, le facteur principal du cycle d'activité était l'antagonisme entre le besoin d'insolation et le désir de couvert, dans les zones chaudes c'est l'abri qui joue le rôle le plus important et permet aux animaux d'assurer une thermorégulation efficace.

Les Reptiles diurnes sortent tôt le matin, non pour accroître la durée de l'ensoleillement (la quantité de chaleur qu'ils peuvent obtenir est largement suffisante) mais pour allonger la période d'activité. Une période de chauffage, beaucoup plus nette que dans les régions tempérées mais assez brève, s'ensuit. Comme dans les régions froides, les animaux utilisent les méthodes classiques d'obtention de chaleur. Le minimum critique est plus élevé, mais le minimum volontairement supporté lui est très supérieur et les individus sont déjà assez actifs lorsqu'ils sortent de leurs abris. La chasse ou l'affût débutent rapidement. Entre 9 et 10 heures, les Reptiles commencent à lutter contre l'élévation de la température, sans rentrer encore dans l'abri. Les moyens utilisés sont nombreux :

1° L'animal monte sur un buisson ou un arbuste et se tient au sommet à l'extrémité d'une branche, gardant la tête tournée vers le soleil et présentant la plus petite surface possible de son corps aux rayons. Ce comportement est particulièrement fréquent chez les *Agama*, mais d'autres espèces le présentent aussi. Nous l'avons observé chez *Agama bibroni* dans le Sud marocain; et *A. tournevillei* dans les ergs sahariens. KACHKAROV et KOROVINE (42) le signalent chez *Agama sanguinoleata* et *Eremias velox* du Turkestan. Chez les Serpents, WARREN (53)

note que *Chionactis occipitalis* en captivité grimpe aux buissons si on surchauffe le substratum. Bien entendu les Lézards semi arboricoles, comme *Tarentola neglecta* des ergs sahariens et *Urosaurus graciosus* du Sud-Ouest des États-Unis n'ont pas encore à se déplacer.

2^o Beaucoup d'espèces refusent de monter dans les buissons ou bien n'en possèdent pas à leur disposition. Certaines prolongent leur activité extérieure en se dressant au sommet des pierres ou des rochers aigus (*Uromastix acanthinurus*) ou encore sur la crête aiguë des dunes vives (*Phrynocephalus mystaceus*, KACHKAROV et KURBATOV, 30).

3^o De nombreuses espèces utilisent l'ombre des buissons, particulièrement sur le flanc Nord des dunes de sable, où la température est notablement plus basse, sans qu'on puisse toujours savoir s'il s'agit là uniquement de la recherche d'un microclimat favorable ou d'un affût. Les Reptiles peuvent également utiliser l'ombre des rochers.

4^o Dans les endroits dépourvus de végétation, et de toute façon lorsque la température continue à augmenter, les Reptiles finissent par gagner leurs abris. Dans une première étape ils n'y entrent pas complètement et laissent la tête et parfois une partie du corps au soleil. Un peu plus tard, l'animal disparaît complètement. Chez beaucoup de Serpents et peut-être quelques Lézards, cette dernière méthode est la seule que l'animal emploie pour assurer sa thermorégulation. Il peut choisir avec une grande précision la température optima en exposant au soleil une partie plus ou moins grande de son corps. Il a l'avantage d'être tout près de l'abri, mais ce comportement limite la vie sociale, l'activité extérieure et n'est compatible qu'avec la chasse à l'affût.

Ces observations s'effectuent en ordre inverse dans l'après-midi, mais les méthodes de protection contre la chaleur semblent moins utilisées et l'animal préfère attendre un peu plus à l'entrée du terrier. A part quelques exceptions, *Psammophis* qui grimpent dans les buissons, *Cerastes* qui s'enfouissent dans le sable, les Serpents rentrent directement dans leurs abris quand la température devient excessive. Ils ne semblent pas, comme les Lézards, chercher à prolonger le plus possible leur activité au-dehors. Cette différence est peut-être due au mode d'alimentation.

Il arrive parfois que l'on trouve en plein midi des Lézards et même des Serpents au dehors, alors que la température du substratum dépasse de beaucoup l'optimum et même le maximum volontairement toléré. On peut raisonnablement penser que les animaux rencontrés dans la nature à midi sont des individus dérangés par l'observateur. En captivité, un tel fait ne se produit pas. D'autre part les animaux que l'on rencontre pendant les heures chaudes appartiennent à des espèces susceptibles de se déplacer très rapidement et d'aller d'un abri à l'autre avant que la température de leur corps ne se soit dangereusement élevée. MOSAUER (36) note que *Coluber flagellum frenatum*, le seul Serpent désertique vraiment diurne aux États-Unis, est une des espèces les plus rapides de l'Amérique

du Nord. Les déplacements latéraux de *Crotalus cerastes* et d'*Aspis cerastes* ne mettraient également en contact avec le sol surchauffé qu'une faible partie de la surface du corps.

Quelques lézards (*Uromastix*, *Dipsosaurus*, *Crotaphytus*...) peuvent creuser eux-mêmes des terriers de bonnes dimensions. D'ordinaire les Reptiles utilisent des abris tout préparés ; fissures dans les rochers et terriers de Rongeurs. Ces derniers sont beaucoup plus profonds que dans les zones tempérées ; l'animal dispose ainsi d'un important gradient thermique entre la surface du sol et le fond du terrier, et d'une humidité élevée.

Le problème de l'eau se pose évidemment avec une acuité toute particulière. Si les pertes d'eau des Reptiles sont faibles (la régulation thermique par évaporation ne joue que dans les cas extrêmes et les excréments sont solides) elles ne sont cependant pas négligeables. Dans les déserts, la rosée est fréquente et souvent abondante ; encore faut-il qu'il y ait une végétation capable de la recueillir. Un grand nombre de Reptiles ne boivent jamais et se contentent de l'eau contenue dans leurs proies. On comprend que le séjour dans des abris profonds où l'humidité est voisine à 80 % soit utile pour préserver l'animal de la chaleur mais aussi pour diminuer les pertes d'eau.

Le cycle d'activité des espèces fouisseuses et sabulicoles qui « nagent dans le sable » est très mal connu. La thermorégulation ne leur pose pas de problème, puisqu'il leur suffit de se déplacer plus ou moins profondément dans le sable pour trouver une température convenable. Ces animaux montent souvent à la surface peu après le lever du soleil, soit parce que le sol est froid à ce moment, soit parce que l'insolation leur est physiologiquement nécessaire. Il est possible que les sabulicoles passent beaucoup plus de temps à la surface que ne le laissent supposer les observations faites dans la nature. *Chalcides mionecton*, en cage, reste de longues heures près de la lampe chauffante, alors que le sable à proximité de celle-ci est suffisamment chaud pour assurer une thermorégulation convenable. Au Maroc, nous n'avions jamais observé cette espèce en surface, même au printemps et dans des biotopes où elle est commune.

En résumé, alors que dans les zones tempérées les Reptiles tentent d'obtenir la quantité de chaleur nécessaire, dans les zones chaudes les espèces diurnes cherchent principalement à prolonger la durée de leur période d'activité quotidienne.

REPTILES NOCTURNES.

Chez les Lézards, le rythme nyctéméral est en partie déterminé par des facteurs endogènes et il faut de fortes pressions pour que l'animal le modifie. Nous en avons vu un exemple chez *Tarentola mauritanica* à la limite Nord de son aire de répartition, mais en général les Lézards assurent plus volontiers leur régulation thermique en se déplaçant et en changeant de substratum qu'en modifiant leur cycle journalier d'activité.

Les espèces nocturnes sont aussi rares dans les déserts chauds que dans la région méditerranéenne. Nous pouvons citer *Tarentola mauritanica deserti*, *Tarentola neglecta*, *Phyllodactylus tuberculosus* et *Coleonyx variegatus*, dont les habitudes crépusculaires et nocturnes sont bien connues.

Il n'en est pas de même chez les Serpents. Dans les régions désertiques quelques espèces sont strictement diurnes ou nocturnes. Les autres ont des préférences mais leur cycle d'activité varie facilement selon les circonstances. Leurs sens chimiques développés, leur bonne vision nocturne, un optimum thermique inférieur en général à celui des Lézards habitant les mêmes zones, les conduisent fréquemment l'été à une activité crépusculaire ou nocturne. Cependant certains animaux nocturnes sont susceptibles de sortir en fin d'après-midi, nettement avant le coucher du soleil. C'est le cas de *Chionactis occipitalis* (WARREN, 53). Il est possible que les Serpents sortent à cette heure pour prolonger leur période d'activité, par besoin de chaleur ou d'insolation ou pour se procurer des proies diurnes.

En général les espèces nocturnes se protègent aisément de la chaleur durant la journée en restant au fond des terriers de Rongeurs ou de profondes fentes de rocher. Un certain nombre de sabulicoles — non des fouisseurs vrais, mais des espèces qui passent toutes leurs heures d'activité au-dehors — utilisent une autre méthode : ils s'enterrent partiellement dans le sable, laissant la partie supérieure de leur corps ou bien seulement leur tête au-dehors. Les observations de MOSAUER (36) et de COWLES et BOGERT (44) sur *Crotalus cerastes*, les nôtres sur *Aspis cerastes* et *A. vipera*, montrent que l'animal peut ainsi régler avec une grande précision sa température interne : 31° à 32° C chez *C. cerastes*, 32° à 34° chez *A. cerastes*. Lorsque ces Serpents sont en activité, leur température varie beaucoup plus. Il est curieux de voir ces animaux, qui sont sensibles à la chaleur, rester partiellement enfouis dans un sol brûlant, le dos exposé aux rayons du soleil. En réalité, le sable sous le ventre du Serpent reste relativement frais et, par conduction, refroidit son corps. Lorsque la température à la surface du sol atteint 40° à 45°, ces espèces gagnent un emplacement ombragé ou, s'il n'en ont pas à leur disposition, s'enfouissent plus profondément. Chez *A. cerastes*, la portion postérieure du corps peut descendre jusqu'à 10 cm, la tête restant toujours voisine de la surface. Nous pouvons citer, entre autres, les deux observations suivantes :

	en ° C		en ° C
Temp. de l'air	30	Temp. de l'air	38
— du sable à la surface	42	— du sable au soleil	54,5
— — 2 cm	37,5	— — à l'ombre	38,5
— — 4 cm	34	— du sable { à 2 cm. 34	
— — 6 cm	30,5	— à l'ombre { à 4 cm. 33	
— cloacal :	34	— — { à 6 cm. 28	
		— cloacale	33,4

Les *Phrynosoma* du Sud-Ouest des États-Unis, bien que diurnes et crépusculaires, ont un comportement analogue durant les heures chaudes de la journée et, d'après COWLES et BOGERT, peuvent s'enfoncer jusqu'à 7 à 8 cm de profondeur dans le sable. Ces Lézards émergent vers 15 heures pour gagner l'ombre la plus proche, mais ne semblent pas, comme les *Cerastes*, régler très exactement leur température interne.

A titre d'exemple, et parce que c'est une des rares espèces sahariennes sur laquelle on possède quelques données, nous étudierons un peu plus en détail l'activité journalière et annuelle d'*Aspis cerastes*. En été, la Vipère à cornes est considérée comme un animal strictement nocturne. C'est un des rares Serpents erratiques et ses déplacements quotidiens sont considérables. Elle entre en activité dès le coucher du soleil, avant que la nuit ne soit complètement tombée, et circule au hasard, couvrant une distance de l'ordre de plusieurs kilomètres. Elle s'arrête sans doute bien avant l'aube, mais l'ampleur de ses déplacements interdit de la considérer comme un animal purement crépusculaire.

Durant la journée la Vipère à cornes, qui se soucie très peu d'être à couvert, assure sa régulation thermique soit en introduisant une partie variable de son corps dans un terrier de Rongeur, soit en s'enfouissant plus ou moins profondément dans le sable, à l'ombre d'un buisson quand il y en a. Dans les djebels, elle se met souvent à l'ombre d'un rocher. Il lui arrive assez souvent de repousser, en le balayant avec son menton, le sable au pied d'une pierre, créant ainsi une petite excavation abritée, au fond de laquelle elle s'enfouit plus ou moins. Il est probable que l'animal se tient à l'affût pendant la journée, s'il n'a pas trouvé de proies durant sa promenade nocturne. En captivité il accepte la nourriture à tout moment et, en plein midi, la présence d'un Rongeur mort dans sa cage le fait sortir de l'abri.

Nous avons vu que la température optimum semble être comprise entre 32° et 34°. *Aspis cerastes* règle si rigoureusement sa température interne qu'il est presque impossible de déterminer le maximum volontairement toléré, qui doit se situer entre 38° et 40°. Les animaux qui ont avalé une grosse proie (et qui, en cage, devaient se trouver en déficit thermique, la lampe chauffante étant éteinte durant la nuit et la température voisine de 22° à ce moment) restent plus souvent à la surface du sable au milieu de la journée et leur température rectale peut atteindre 35° à 37°. Si les déplacements de la Vipère à cornes ont lieu exclusivement la nuit, les activités nuptiales, en juin-juillet, peuvent se manifester pendant la journée, une fois que le couple est formé.

Dans le Nord du Sahara, le cycle d'activité d'*Aspis cerastes* se modifie en novembre, quand la température nocturne devient inférieure à 18° environ. Dans les biotopes uniformes, il est probable que ces Serpents restent isolés. Cependant, nous avons été témoins d'un curieux rassemblement écologique. En novembre, dans la région de Beni Abbès, les Vipères à cornes disparaissent complètement de la vallée sèche de la Saoura,

large de plusieurs kilomètres et où elles abondent en été. Elles ne se retirent pas dans les terriers de Rongeurs, comme nous le pensions, mais, quittant le sable frais et parfois humide de la vallée, gagnent la falaise rocheuse qui borde l'Oued à l'Est et s'abritent dans les excavations situées juste sous le sommet. Dans la journée elles grimpent au bord de la hammada et s'exposent au soleil, puis regagnent la pente rocheuse pour la nuit. Elles se délimitent ainsi, jusqu'au printemps, un petit domaine vital et leur comportement se trouve nettement modifié. En temps ordinaire les *Cerastes* que l'on suit à la piste sont rejoints sur un terrain inconnu et restent immobiles jusqu'à la dernière seconde. Tandis que l'hiver ils quittent la place d'insolation alors que l'intrus est encore à plusieurs dizaines de mètres et gagnent directement leur abri.

Cet animal, normalement nocturne et erratique, devient donc, pendant le tiers de l'année au moins, diurne et sédentaire. Son comportement est alors très voisin de celui des Vipères de France : il passe la nuit dans un refuge profond qui le met à l'abri du refroidissement, sort peu après le lever du soleil et gagne une place d'insolation et d'affût, pour regagner son abri avant le soir. Durant les mois les plus froids, il peut rester plusieurs semaines sans sortir et cesse probablement de se nourrir. Au printemps, il reprend son activité nocturne et ses déplacements. Il est curieux de noter que cette espèce, strictement localisée aux régions désertiques chaudes, supporte beaucoup mieux les basses températures que des espèces bien plus largement distribuées.

A part quelques exceptions, concernant les sabulicoles comme *Aspis vipera* et *Lythorhynchus diadema*, les Serpents paraissent assez indifférents à la nature du substratum et les mêmes espèces sont répandues un peu partout. Les Lézards, eux, sont beaucoup plus spécialisés et il est très facile de distinguer les espèces qui vivent sur le sable, de celles des plaines caillouteuses ou des rochers.

Si le besoin de couvert est moins développé chez les Reptiles que partout ailleurs, il est pourtant loin d'être négligeable chez certaines espèces, qui restent localisées [*Eremias rubropunctata* dans les dahias (1) par exemple]. Les pierres superficielles aux arêtes vives, si fréquentes dans le pré-Sahara, et même les cailloux réguliers du reg peuvent jouer, pour les petites espèces, le rôle de couvert. Enfin, beaucoup d'espèces comme les *Uromastix* et les petits *Acanthodactylus* des dunes se désintéressent complètement du couvert, tandis que l'abri prend chez elles une importance essentielle.

(1) Dépressions circulaires dans la hammada, dues à la dissolution du calcaire, qui sont remplies d'une terre fine retenant un peu d'humidité et pourvues d'une végétation buissonnante rigoureusement localisée.

HIVERNAGE.

Il n'est pas étonnant que les Reptiles du Sud-Ouest des États-Unis et du Turkestan hivernent, étant donné la rigueur de la saison froide dans ces pays. D'après COWLES (41) l'hibernation a lieu chez les Reptiles des déserts américains entre 0° et 20° C. Mais la température interne des spécimens que l'auteur a détachés dans la nature est généralement comprise entre 13° et 16° et légèrement inférieure à celle du sol environnant. Au Sahara septentrional, l'hivernage a lieu dans des conditions inattendues. Au début de novembre, quittant la Bretagne où seul *Lacerta viridis* avait renoncé à la vie active, nous sommes arrivés le lendemain à Beni Abbès, alors que la température diurne était encore élevée (température vraie atteignant 28° C et température du sol dépassant 40°). Or une bonne partie de la faune était déjà en hivernage. Avaient complètement disparu : *Agama inermis*, *Agama tournevillei*, *Varaneus griseus*, *Scincus officinalis* et *Aspis viperæ*. Menaient une vie ralentie, avec un cycle journalier modifié mais une certaine activité au milieu de la journée : *Uromastix acanthinurus*, *Agama bibroni*, beaucoup de Couleuvres et *Aspis cerastes*. Faisaient montre d'une activité normale : tous les Reptiles méditerranéens localisés dans la palmeraie ou le long de l'oued et tous les *Acanthodactyles*. La faune de l'erg disparaît la première.

En janvier et durant une partie variable de décembre et de février, l'hivernage est complet et toutes les espèces cessent de se nourrir, sinon de sortir. La reprise de la vie active a lieu, selon les espèces et les années, en mars ou au début d'avril. L'hivernage est donc aussi long au Sahara que dans les pays tempérés et il n'y a pas plus de latence estivale dans un cas que dans l'autre. Il n'en est pas de même dans le Turkestan, d'après KASHKAROV et KOROVINE (42). La faune des Reptiles et des Insectes y est sans doute plus sensible à la chaleur. Or l'été les températures ne sont guère inférieures à celles du Sahara et il y aurait une estimation bien marquée.

VII. — LES ZONES A OPTIMUM THERMIQUE CONSTANT,
LE CLIMAT, LE CYCLE ANNUEL
ET L'AIRE DE RÉPARTITION.

LE CYCLE D'ACTIVITÉ DANS LES RÉGIONS A OPTIMUM THERMIQUE CONSTANT.

Nous ne possédons à ce sujet que de rares données bibliographiques dispersées. Nous tenterons de dégager les principaux facteurs du cycle d'activité, tout en sachant qu'une bonne étude, faite sur le terrain, pourra modifier de façon sensible certaines de nos conclusions.

La zone à optimum thermique constant peut être divisée en deux régions, selon qu'il existe 1 (ou 2) saison sèche nettement tranchée ou au contraire des conditions climatiques semblables toute l'année. Dans la première, les Reptiles montrent des variations annuelles très nettes du cycle d'activité, pouvant peut-être aller jusqu'à une latence effective pendant la saison sèche. L'origine de ces variations serait donc climatique mais non — ou non exclusivement — thermique. Dans le second cas, s'il se produit des variations du cycle d'activité, elles ne seront pas directement liées à des variations climatiques et pourront ne pas avoir un rythme annuel.

De toute façon, la thermorégulation jouant un rôle bien moindre, les autres facteurs du cycle d'activité auront une importance prédominante. Selon l'espèce, ce sera le rythme nyctéméral, le substratum, le besoin de couvert ou le régime.

Dans les zones tempérées, le rythme nyctéméral des Lézards dépend principalement de facteurs endogènes innés. Dans les régions équatoriales, il semble bien que les Serpents, à leur tour, adoptent des habitudes régulières. Dans beaucoup de cas, il s'agit sans doute d'un caractère inné. Les formes fouisseuses ou terrestres sont plutôt nocturnes, les arboricoles souvent diurnes.

Alors que dans les régions tempérées et même chaudes, l'immense majorité des Serpents appartient à des formes terrestres du type classique, dans les régions équatoriales apparaît un grand nombre d'espèces arboricoles ou fouisseuses, spécialisées, chez lesquelles l'influence du substratum est prédominante.

Il faut souvent de longues observations pour déterminer l'influence de l'alimentation sur le cycle journalier d'activité. *Bitis lachesis* par exemple, diurne au Maroc pendant une partie de l'année tout au moins, est régulièrement nocturne au Sud du Sahara, alors que son alimentation ne change pas. Ce n'est donc pas celle-ci qui détermine le rythme nyctéméral. Au contraire, si *Causus rhombeatus* est aussi strictement nocturne, cela semble dû à ce que son régime se compose uniquement de *Bufo regularis*, Crapaud nocturne.

L'influence de l'alimentation sur les variations annuelles du cycle d'activité est très mal connue. La latence relative de saison sèche est très vraisemblablement due à une carence alimentaire, peut-être accentuée par la rareté du couvert à cette époque. Il ressort de l'étude d'OLIVER (47) sur *Thalerophis richardi* dans la forêt amazonienne (près d'Iquitos, Pérou) que des rassemblements de leurs proies déterminent à certaines saisons des déplacements importants des populations de Serpents. Cet effet semble renforcé, dans le cas cité, par d'importantes inondations qui augmentent la densité des Reptiles sur les terrains secs.

LE CYCLE ANNUEL ET LE CLIMAT.

Il est tentant d'étudier les variations du cycle annuel selon les grandes zones climatiques. Malheureusement la sensibilité des différentes espèces varie selon les régions biogéographiques et, comme celles-ci se chevauchent (SAINT-GIRONS, 52 b) le problème devient beaucoup moins simple qu'il n'en a l'air. A Beni Abbès, par exemple, les Reptiles Sahariraniens hibernent, mais les espèces Méditerranéennes qui atteignent cette latitude (*Chalcides ocellatus*, *Tarentola mauritanica*, plusieurs *Acanthodactyles*, etc...) ne le font pas, alors qu'elles présentent une nette latence hivernale dans leur habitat normal, plus au Nord.

Nous ne disposons pas des documents nécessaires pour tenter une étude générale du cycle d'activité annuel des Reptiles. Nous nous contenterons donc d'une revue rapide des faits connus.

Régions tempérées.

Dans les régions tempérées, l'hivernage est plus ou moins long mais net, la période active durant le reste du temps. Chez les Serpents, les courbes indiquant le nombre d'animaux capturés aux différents mois de l'année semblent montrer qu'il existe une latence estivale. Ce n'est qu'une apparence. Les captures beaucoup plus nombreuses du printemps et, à un moindre degré, de l'automne, sont dues à ce que les animaux se déplacent plus lors de la recherche des sexes et à ce qu'il recherchent davantage l'insolation et sont donc plus visibles (fig. 28, I). D'autres causes, beaucoup moins importantes à notre avis, agissent dans le même sens (1).

Dans les régions Centre-asiatiques, habitées en grande partie par des formes Nord-eurasiques et Méditerranéennes, il semble qu'il existe une latence d'été réelle (KACHKAROV et KOROVINE, 42). Il faudrait savoir si les Reptiles cessent bien de se nourrir et si cette latence est provoquée par la chaleur ou bien par la sécheresse et la disparition des proies.

Dans les régions tempérées à moussons (subtropicales humides ou du type chinois) la disparition apparente des Serpents durant l'été n'existe pas ou est très peu sensible. A la limite des régions tropicales, l'hivernage est de moins en moins marqué (fig. 28, II et III).

Déserts chauds.

Le cycle annuel des déserts chauds ne semble pas différer de celui des régions tempérées. Les Reptiles hibernent, tout au moins dans le Nord du Sahara et dans la totalité des déserts du Sud-Ouest des États-Unis. Ils restent en activité le reste du temps. L'activité apparente des Serpents

(1) On en trouvera une revue détaillée dans OLIVER (47).

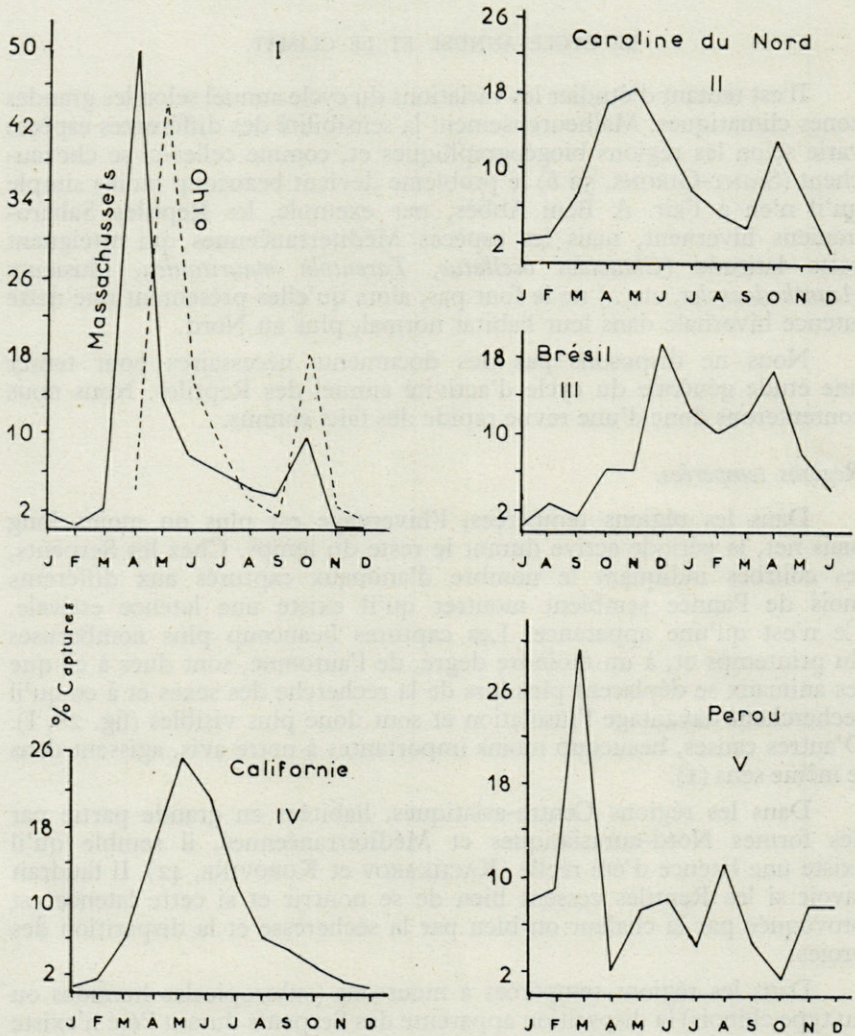


Fig. 28. — Variations saisonnières du nombre des captures de Serpents dans différentes régions. En abscisses : Temps en mois. En ordonnées : Pourcentage des individus capturés.

- I) Massachussets : Norfolk Down, Climat tempéré continental (type Polonais de de MARTONNE) d'après LOVERIDGE (27).
Ohio : Toledo, Climat tempéré continental (type Estonien) d'après CONANT (38).
- II) Caroline du Nord : Raleigh, Climat subtropical humide (type Chinois) d'après BRIMLEY (25).
- III) Brésil : Pelotas, Rio Grande do Sul, Climat subtropical humide (type Chinois), d'après MAGALHAES (22).
- IV) Californie : San Diego, Climat subtropical sec (Méditerranéen désertique), d'après KLAUBER (26).
- V) Pérou : Iquitos, Climat équatorial humide (type Guinéen), d'après OLIVER (47).

ne présente qu'un maximum à la fin du printemps, car les périodes de chauffage sont réduites, même aux saisons intermédiaires. Seule joue pleinement l'activité sexuelle et il semble qu'il n'existe qu'une période d'accouplement (fig. 28, IV).

Nous ignorons s'il existe un hivernage réel dans les régions chaudes à moussons (type hindou) et s'il est dû à la sécheresse ou au froid.

Régions tropicales et équatoriales.

Dans les régions tropicales à pluviosité variable, la période de latence se place en saison sèche. Mais est-elle réelle ou seulement apparente? La saison sèche peut se placer en été, en hiver ou être double. Un bon nombre de biologistes sont sans doute capables de répondre à ces questions et à plusieurs des précédentes, mais n'ont pas fait paraître d'études précises du cycle annuel des Reptiles.

Dans les régions équatoriales à pluviosité plus ou moins constante, l'activité des Reptiles est certainement continue. Les dates de ponte donnée par KOPSTEIN (38) et WOODWARD (33) le prouvent. Mais, comme le montre OLIVER (47) chez *Thalerophis richardi*, un maximum apparent de l'activité peut parfaitement exister, à une date variable selon l'espèce, et dû à la recherche de la nourriture, à des modifications du substratum, etc... (fig. 28, IV).

INFLUENCE DU CYCLE D'ACTIVITÉ ET DE LA THERMORÉGULATION ÉCOLOGIQUE SUR L'AIRE DE RÉPARTITION.

Observations sur des animaux transplantés.

Nous avons observé à différentes reprises des Reptiles d'Afrique du Nord, placés en Bretagne dans des terrariums en plein air. L'étude la plus complète a été celle de *Vipera latastei monticola*, dont nous avons déjà beaucoup parlé et qui a été publiée antérieurement. Puis nous avons tenté de brèves expériences sur *Vipera lebetina* et *Eumeces algeriensis*.

Chez ces deux espèces, le déficit thermique est grave. Elles deviennent strictement diurnes et sacrifient le besoin de couvert, très développé chez l'une et l'autre, pour profiter au maximum de l'insolation. *Vipera lebetina* réussit à survivre d'avril à octobre, mais ne peut digérer que de petites proies, Souris et Moineaux. Des Rats, Belettes, Merles, sont avalés mais régurgités au bout de quelques heures. L'animal est trop sensible aux visites pour que nous puissions relever fréquemment la température. Le minimum volontairement toléré est de l'ordre de 13° à 16° C, l'optimum indéterminable et le maximum volontairement toléré supérieur à 39°.

Eumeces algeriensis supporte beaucoup plus mal la transplantation. Il ne peut vivre dehors qu'entre juin et le début de septembre. La durée de la période d'activité journalière est courte. Le minimum volontairement toléré est 26°, l'optimum voisin de 40° et le maximum volontairement toléré de 42° à 43°. Mais les animaux souffraient d'un déficit thermique aigu et la valeur de ces deux derniers chiffres est très discutable.

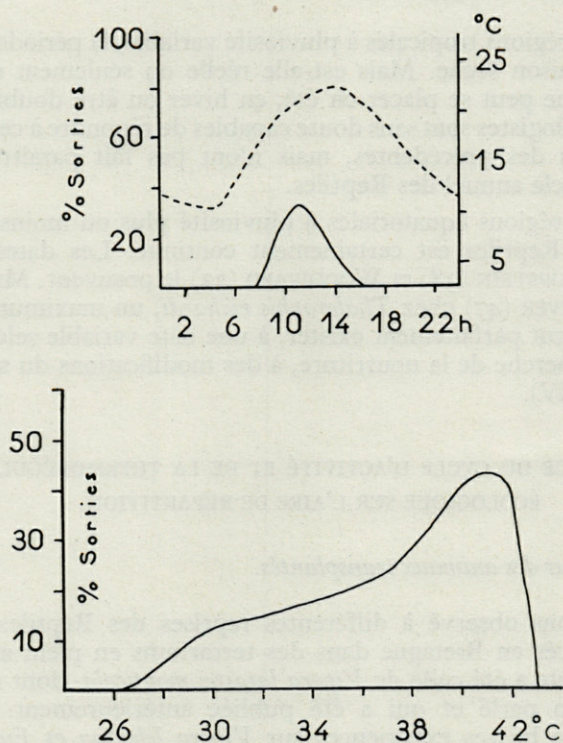


Fig. 29. — En haut : Cycle d'activité et moyenne, par heure, de la température chez *Eumeces algeriensis*, en juin et juillet.

En abscisses : Temps en heures.

En ordonnées : Pourcentage des sorties et température en degrés centigrades.

En bas : Pourcentage des sorties aux différentes températures chez *Eumeces algeriensis*, en juin et juillet.

En abscisses : Température en degrés centigrades.

En ordonnées : Pourcentage des sorties.

Coronella girondica ne vit pas mieux qu'*Eumeces*. Deux individus capturés en Afrique du Nord, à 800 mètres d'altitude dans le Moyen Atlas, refusèrent de modifier en Bretagne leur cycle d'activité. L'humidité sous les pierres est excessive et la température ne leur permet de digérer les proies que pendant 3 mois par an. Cette espèce se trouve pourtant, dans la nature, à moins de 300 km du lieu d'expérience. Il n'est pas impossible que les deux individus étudiés représentent une sous-espèce physiologique, dont les besoins thermiques sont différents de ceux des spécimens français.

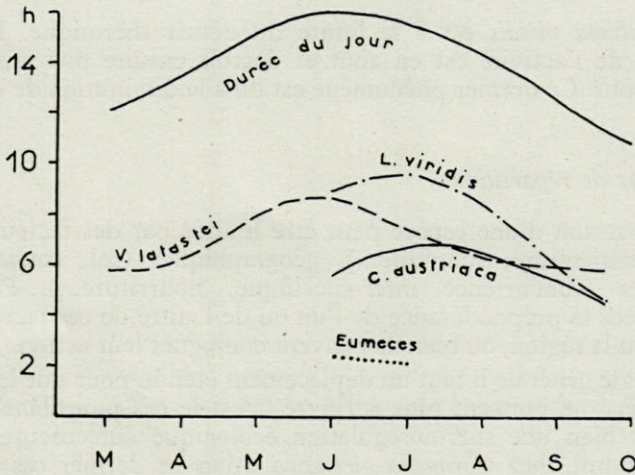


Fig. 30. — Durée de l'activité journalière et ses variations saisonnières chez quatre Reptiles : *Vipera latastei*, *Lacerta viridis*, *Coronella austriaca*, *Eumeces algeriensis*.

En abscisses : Temps en mois.
En ordonnées : Nombre d'heures.

Si nous comparons les courbes représentant la durée moyenne de l'activité journalière, par mois, chez 4 espèces d'origines différentes :

- *Vipera latastei*, qui vient d'une zone froide.
- *Coronella austriaca*, qui est proche de la limite Sud de son aire de répartition.
- *Lacerta viridis*, qui est proche de la limite Nord de son aire de répartition.
- *Eumeces algeriensis*, qui vient d'une zone chaude, nous voyons :

1° A quel point l'activité de *Eumeces algeriensis* est réduite, même lorsqu'il consent à modifier son rythme nyctéméral.

2° Que *Vipera latastei monticola* est assez indépendante de la température. D'avril à août, son activité varie avec la durée du jour, avec un maximum en juin alors que le maximum thermique est en août. Mais en mars et septembre-octobre, l'animal ne modifie plus la durée de son activité. Il le peut, car il dispose d'une marge bénéficiaire entre ses besoins thermiques et la quantité de chaleur qu'il reçoit.

3° *Coronella austriaca* est plus sensible à la température et la durée maximum de l'activité se trouve en août, au moment du maximum thermique. Mais il dispose encore d'une certaine marge et, à l'automne, son activité ne diminue pas plus vite que la durée du jour.

4° *Lacerta viridis* est à la limite du déficit thermique. La durée maximum de l'activité est en août et décroît ensuite plus vite que la durée du jour. Ce dernier phénomène est dû à la diminution de la température.

Les facteurs de répartition.

L'expansion d'une espèce peut être limitée par des facteurs climatiques (température, humidité...), géographiques (sol, couvert...) ou biologiques (concurrence inter-spécifique, nourriture...). Pour une même espèce la prépondérance de l'un ou de l'autre de ces facteurs peut varier selon la région, ou bien ils peuvent conjuguer leur action.

En règle générale il faut un déplacement étendu pour que les adultes d'une espèce ne puissent plus survivre (c'est le cas pour *Eumeces algeriensis*) ou bien une thermorégulation écologique défectueuse, comme cela se produit chez *Coronella girondica*. Mais ce dernier cas est assez rare; toutes les espèces étudiées à la limite Nord de leur aire de répartition (*Vipera aspis*, *Natrix maura*, *Lacerta viridis*) disposent, grâce à leur comportement, d'une marge thermique importante. Si nous comparons la sensibilité à la température de ces espèces et de *Coronella austriaca* et *Vipera berus* — la première atteint le cercle polaire et la seconde le dépasse largement — nous voyons qu'elle n'est pas très différente.

Chez les espèces ovipares, il semble que l'aire de répartition soit assez fréquemment limitée au Nord par les exigences thermiques des œufs durant l'incubation. Si la date de ponte varie peu, la date d'éclosion est de plus en plus tardive. A partir du mois d'octobre, le développement des embryons cesse pratiquement et nous ne connaissons aucun exemple de ponte qui ait pu passer l'hiver sans inconvénients pour achever son développement au printemps suivant. Les observations de ROLLINAT (34) sur les pontes de la Cistude montrent que les années défavorables les œufs peuvent être tous détruits. Le problème est un peu différent chez les Lézards, qui effectuent plusieurs pontes successives entre mai et juillet. En Loire-Inférieure, durant les étés frais, seules les pontes tardives de *Lacerta viridis* n'arrivent pas à terme.

Chez les espèces vivipares, nous avons vu, que la gestation peut être prolongée pendant 5 à 7 mois de la vie active (*Liolaemus multi-formis*) ou même, exceptionnellement, durant l'hivernage (*Vipera berus*). A la limite, le développement des embryons ne pourrait se terminer avant l'hiver et la mère elle-même aurait de fortes chances de périr. Mais avant ce stade un autre phénomène entre en jeu : la réduction de la fécondité des femelles. Alors que la reproduction annuelle est la règle en pays tempéré, nous avons vu que *Vipera berus* ne se reproduit que tous les deux ans en Finlande. Dans le centre de la Loire-Inférieure, le cycle reproductif de *Vipera aspis* est tri ou quadriennal ; il est déjà biennal dans le Sud du département et il devient annuel dans le Poitou.

Bien que le nombre des jeunes par portée ne soit pas — ou peu — modifié, la natalité est réduite dans des proportions considérables. Il n'est pas exclu que chez des populations aussi fragiles, la compétition inter-spécifique — ou d'autres facteurs qui jouent normalement un rôle secondaire — n'ait une action décisive. Jusqu'à présent ces modifications du cycle sexuel n'ont pas été observées chez des espèces ovipares. Cela peut s'expliquer ainsi :

1° Les œufs, qui ne peuvent bénéficier de la thermorégulation des adultes, jouent un rôle limitatif bien avant que les parents ne soient gênés par le déficit thermique.

2° Débarrassés de leurs œufs, les femelles peuvent plus facilement reconstituer leurs réserves que les espèces vivipares. Que ce soit pour des raisons purement mécaniques, comme le pense VOLSOE (44), ou pour toute autre cause, celles-ci ont toujours des corps gras extrêmement réduits au moment de la parturition.

Ici se pose le problème de la viviparité et de la vie dans les régions froides, particulièrement en montagne. Lorsque la sensibilité des adultes est égale, les espèces vivipares montent à des altitudes beaucoup plus élevées. Les adultes des espèces ovipares pourraient parfaitement survivre mais leurs œufs n'ont pas le temps de se développer. En Loire-Inférieure, *Lacerta muralis* est nettement moins sensible au froid que *Vipera aspis*. Mais il n'atteint que 2 000 mètres dans les Alpes et 1 550 mètres dans le Massif Central, contre respectivement 3 000 et 2 430 mètres chez *Vipera aspis* (ANGEL, 46). Le froid ne favorise pas spécialement l'évolution des espèces vers la viviparité, puisqu'elles sont tout aussi abondantes en plaine et dans les régions chaudes. Il élimine seulement les espèces ovipares en empêchant leurs œufs de se développer.

Les facteurs géographiques sont difficiles à mettre en évidence et aussi — puisqu'ils agissent sur les microclimats — à distinguer des facteurs climatiques. Il est probable que l'absence de couvert est, pour beaucoup d'espèces, un facteur limitatif absolu, généralement à la limite Sud de l'aire de répartition.

Nous avons déjà parlé de l'influence du sol en tant que substratum. Son rôle joue surtout sur la distribution locale. On constate pourtant que *Vipera aspis* ne pénètre pas dans les régions calcaires du Périgord, alors qu'elle est abondante à quelques kilomètres de là, sur les schistes par exemple. Sur ces mêmes calcaires, *Lacerta viridis* est localisé aux zones herbeuses et plus ou moins humides, alors qu'ailleurs on le rencontre partout.

L'influence des facteurs biologiques, elle aussi, est difficile à déceler. Chez les Serpents, la concurrence inter spécifique est généralement passive. Elle peut cependant jouer un rôle en renforçant un autre facteur : *V. berus* et *V. aspis* cohabitent en théorie sur une partie de la France. En réalité, nous n'avons jamais trouvé ces deux espèces abondantes au même endroit. Il y a parfois quelques *Berus* parmi la population normale d'Aspics (8 sur environ 2 000 au lieu d'expérience) ou inversement, mais plus généralement les populations sont juxtaposées et non superposées. Ces espèces ayant presque la même écologie, il est normal que l'une élimine l'autre, bien qu'aucune intolérance ne se manifeste entre elles. Il semble que *V. aspis* ait l'avantage partout où la température lui permet de se reproduire normalement. Rappelons qu'à la limite septentrionale de son aire de répartition, le coefficient de natalité de *V. aspis* est inférieur à 1, alors qu'à peu de distance celui de *V. berus* varie entre 4 et 5.

Un phénomène analogue doit se produire entre *V. aspis* et *V. ursinii*. Celle-ci, dont la fécondité est faible, est localisée à quelques îlots dispersés dans l'étage montagnard des Alpes méridionales. Au mont Ventoux (DREUX et SAINT GIRONS, 51) nous avons pu constater que *V. ursinii* ne se trouve que sur le versant Nord, boisé, frais et humide, où *V. aspis* ne pénètre guère. Il serait ridicule de prétendre que les adultes de cette espèce ne peuvent survivre dans ces conditions — et de fait on en trouve quelques-uns. Mais il est probable que leur fécondité réduite, à cet emplacement, permet à l'autre espèce de se maintenir.

Chez les Lézards, l'intolérance peut être beaucoup plus active. *Lacerta viridis* et *L. lepida* cohabitent mal en terrarium. Là aussi, dans les régions où ils sont censés cohabiter, il y a juxtaposition et non superposition de leurs domaines. Nous avons eu l'occasion (SAINT GIRONS, 53) d'observer un cas très net de compétition interspécifique active : dans le Haut Atlas, *Lacerta muralis bocagei* est localisé aux éboulis. Il tente fréquemment de pénétrer sur les rochers, mais en est régulièrement chassé par les attaques répétées de *Quedensfeltia tachyblepharus*, plus petit mais très actif et abondant.

RÉSUMÉ

1° La température est l'agent déterminant de l'activité des Reptiles. Les fonctions physiologiques les plus sensibles à ce facteur (donc celles qui limiteront d'une part l'activité, d'autre part, l'extension géographique) sont : La digestion (à partir de quel point est-elle assez rapide pour compenser les processus de putréfaction et compenser les pertes du métabolisme?), l'incubation des œufs et la gestation (qui doivent être terminées avant la période de latence hivernale).

La température n'agit que peu, ou indirectement, sur la spermatogénèse, l'ovogénèse et les cycles alimentaires.

L'influence de la lumière sur le cycle reproducteur des Reptiles est moins nette que chez les Mammifères et les Oiseaux. Sensible sur la spermatogénèse, elle est faible sur l'ovogénèse.

2° La thermorégulation physiologique ne se fait sentir qu'aux températures extrêmes. Même dans ce cas elle est faible et de brève durée. La température du corps des Reptiles surpasse la température environnante de 2° à 5° C (par oxydations musculaires) lorsqu'il fait froid et lui est inférieure de 5° C et même davantage, pendant une brève période, à l'approche des températures léthales (par évaporation au niveau des voies respiratoires).

3° La température de l'air a peu d'influence sur celle des Reptiles, liée surtout à la température du substratum (par conduction et, à un moindre degré, rayonnement réfléchi) et à l'intensité de l'insolation (rayonnement direct). En montagne, l'influence de ce dernier facteur est prédominante et la coloration des Reptiles peut avoir une certaine importance.

4° La thermorégulation écologique est capable de modifier de façon importante la température interne des Reptiles. L'animal peut : soit se rapprocher ou s'isoler du substratum, qui agit par conduction, soit exposer une plus ou moins grande surface de son corps à l'insolation, soit encore choisir un emplacement convenable (au soleil ou à l'ombre) ou rentrer plus ou moins dans l'abri.

5° La sensibilité des Reptiles à la température varie selon les espèces et les régions. En règle générale :

a) Les Lézards sont plus thermophiles que les Serpents. L'écart moyen est de l'ordre de 5° C pour les animaux d'une même région.

b) Le minimum léthal est identique chez tous les Reptiles d'une même région. Il est de l'ordre de — 2° C dans les régions tempérées et froides, de 0,5° C dans les régions chaudes.

c) Le maximum léthal est voisin de 43-44° C chez tous les Serpents et les Lézards des zones tempérées et froides, de 48°-49° C chez les Lézards des zones chaudes et varie relativement peu d'une espèce à l'autre.

d) Le minimum volontairement toléré varie beaucoup. Sauf dans les régions froides, il est en moyenne plus élevé chez les Lézards (4° à 29° C contre 4° à 24° C chez les Serpents). L'optimum varie de façon parallèle mais les écarts sont moindres (26° à 34° C chez les Serpents, 27° à 39° C chez les Lézards). Il est identique dans les régions froides et tempérées. Les variations du maximum volontairement toléré sont encore plus réduites (34° à 37° C chez les Serpents, 37° à 42° C chez les Lézards). Il est nettement plus proche du maximum léthal dans les régions chaudes.

e) Chez une même espèce, et dans certaines limites, les températures volontairement tolérées sont fonction de la température extérieure moyenne.

f) Dans une même région, toutes les espèces nocturnes ou indifféremment diurnes ou nocturnes ont des préférences thermiques inférieures à celles de la moyenne des espèces diurnes. Mais parmi les espèces diurnes, quelques unes peuvent avoir des préférences thermiques analogues à celles des espèces nocturnes.

6° La sensibilité à la pluie varie selon les espèces. Elle peut empêcher complètement les sorties, les réduire ou être indifférente. Indirectement — par son action sur les proies — elle peut augmenter l'activité.

7° L'influence de la lumière ne s'assimile nullement à un tactisme. Ce n'est qu'un des facteurs du rythme nyctéméral, facteur important chez les Lézards, tout à fait secondaire en général chez les Serpents.

8° Les autres facteurs physiques : humidité, vent, insolation, pression atmosphérique, ont peu d'influence directe sur le cycle d'activité. Ils peuvent agir indirectement par leur action sur les proies. Il est possible que l'insolation soit recherchée pour elle-même par les Reptiles fouisseurs.

9° Le besoin d'eau oblige toutes les espèces qui ne se contentent pas du liquide contenu dans leurs proies à des sorties matinales pour boire les gouttes de rosée.

10° Les facteurs innés du comportement exercent une profonde influence sur le cycle d'activité. Ce sont : les déplacement et la recherche des sexes, les méthodes de chasse, l'influence du substratum, le besoin du couvert, l'importance de l'abri, le régime et les facteurs endogènes du rythme nyctéméral. On peut distinguer, de ce point de vue, trois groupes principaux, représentant la majorité des Lézards et des Serpents terrestres :

1° 2° a) Les Serpents chassant à l'affût (*Vipera*, *Coronella*, *Macroprotodon*), qui sont surtout sensibles au besoin de couvert.

b) Les Serpents chassant en maraude (*Psammophis*, *Coluber*, *Elaphe*), dont le cycle d'activité dépend surtout du régime et donc, indirectement, de facteurs physiques variés : humidité, lumière, température...

c) Les Lézards types (excluant les formes fouisseuses, apodes etc...), qui sont particulièrement sensibles au substratum et dont le rythme nycthéral est très stable.

De nombreuses espèces spécialisées échappent à cette classification. Ce sont les Serpents et les Lézards fouisseurs, qui dépendent évidemment du substratum, mais dont la Biologie est très mal connue, les Lézards de la famille des Anguidés, dont le comportement se rapproche de celui des Serpents chassant en maraude, les espèces aquatiques, herbivores ou erratiques.

Ces facteurs innés du comportement sont plus importants, variés et spécialisés dans les régions à optimum thermique permanent.

11° Le cycle d'activité est déterminé par l'importance relative de ces facteurs physiques et éthologiques. Sauf dans les régions à optimum thermique constant, la température est le facteur dominant et en particulier : 1° le minimum nécessaire à la digestion; 2° le minimum volontairement toléré.

Lorsque les facteurs innés du comportement permettent aux Reptiles d'utiliser les différents microclimats qui sont à leur disposition, la vie leur devient possible dans des conditions apparemment critiques : par exemple lorsque la moyenne mensuelle de la température vraie est inférieure à 0° C. ou supérieure à 40° C. Même dans les pays tempérés, la différence entre la moyenne mensuelle de la température vraie et de la température réellement supportée peut dépasser 6°C.

12° De très nombreux facteurs peuvent contribuer à limiter l'extension d'une espèce. Des rares cas sur lesquels nous possédons quelques données, on peut conclure :

I. — La limite septentrionale de l'aire de répartition d'une espèce peut être déterminée :

a) Chez les espèces ovipares, par la quantité de chaleur nécessaire à l'incubation des œufs; celle-ci devant être terminée avant l'hivernage;

b) Chez les espèces ovovivipares, par la fécondité des femelles, qui dépend de la rapidité de la reconstruction des réserves et donc, en dernière analyse, de la température. Dans les deux cas le résultat est, à la limite, une baisse considérable de la fécondité et la concurrence interspécifique peut alors jouer un rôle déterminant.

II. — La limite méridionale de l'aire de répartition d'une espèce peut être déterminée par de nombreux facteurs, qui interfèrent généralement. Concurrence interspécifique, intolérance interspécifique, besoin de couvert, humidité, etc...

BIBLIOGRAPHIE.

- ABADIE (R.) D', 1928. — Accouplement automnal chez la Couleuvre à collier et la Vipère aspic. *Rev. Hist. Nat. Appl.*, IX, p. 336-337.
- ABEL (E.), 1951. — Ueber das Geruchs-Vermogen der Eidecksen. *Österr. Zool. Z.*, III, nos 1-2, p. 83-125.
- ABERCROMBY (A.-F.), 1922. — The senses of a Snake. *J. Nat. Hist. Soc.*, Bombay, XXVIII, p. 812.
- ALLEN (E.-R.), SWINDELL (D.), 1948. — Cottonmouth Moccasin of Florida. *Herpetologica*, IV, 1^{er} supplément, p. 1-15.
- ALTLAND (P.-D.), 1941. — Annual reproductive cycle of the male Fence Lizard. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, LVII, p. 73-83.
- ANGEL (F.), 1950. — Vie et mœurs des Serpents. Paris, Payot, 319 p.
- ATSATT (S.-R.), 1939. — Color changes as controlled by temperature and light in the Lizards of the desert regions of Southern California. *Pub. Univ. California, Biol. Sci.*, I, p. 237-276.
- ATSATT (S.-R.), 1953. — Storage of sperm in the female Chameleon, *Microsaura pumila pumila*. *Copeia*, n° 1, p. 59.
- BAILEY (R.-M.), 1949. — Temperature toleration of Gartersnake in hibernation (*Thamnophis radix*). *Ecology*, Brooklyn, XXX; n° 2, p. 238-242.
- BARBOUR (T.), 1926. — Reptiles and Amphibians. Their habits and adaptations. Boston et New-York.
- BARDEN (A.), 1942. — Activity of the Lizard, *Cnemidophorus sexlineatus*. *Ecology*, XXIII, n° 3, p. 336-344.
- BATHOLOMEW (G.-A.), 1953. — The modification by temperature of the photo-periodic control of gonadal development in the Lizard *Xanthusia vigilis*. *Copeia*, n° 1, p. 45-50.
- BAUMANN (F.), 1929. — Experimente über den Geruchssinn und den Beuteerwert des Viper (*V. aspis* L.). *Z. vergl. Physiol.*, X, p. 36-119.
- BENEDICT (F.-G.), 1932. — The physiology of large Reptiles with special reference to the heat production of Snakes, Tortoises, Lizards and Alligators. *Carnegie Inst., Washington*, n° 425, p. 1-539.
- BERNSTROM (J.), 1943. — Till Kannedomen om Huggormen, *Vipera berus berus* (L.). *Medd. Göteborg Mus. Zool. Avd.*, 10, n° 103, p. 3-34.
- BLANCHARD (F.-N.), 1937. — Data on the natural history of the Red-bellied Snake, *Storeria occipitomaculata*, in Northern Michigan. *Copeia*, n° 3, p. 151-162.
- BLANCHARD (F.-N.), BLANCHARD (F.-C.), 1940-1941. — Factor determining time of birth in the Garter Snake, *Thamnophis s. sirtalis* L. *Pap. Mich. Acad. Sci. Art. Litt.*, XXVI, p. 161-176.
- BLOUNT (R.-F.), 1929. — Seasonal cycle of the interstitial cells in the testis of the Horned Toad, *Phrynosoma solare*. *J. Morphol.*, XLVIII, p. 317-344.
- BOGERT (C.-M.), 1954. — Thermal regulation in Reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, III, p. 195-211.
- BOGERT (C.-M.), COWLES (R.-B.), 1947. — Moisture loss in relation to habitat selection in some Floridian Reptiles. *Amer. Mus. Nov.*, n° 1358, p. 1-34.

- BRATTSTROM (B.-H.), 1952. — Diurnal activity of a nocturnal animal. *Herpetologica*, VIII, n° 3, p. 61-63.
- BRIMLEY (C.-S.), 1925. — The seasonal catch of Snakes at Raleigh, N. Caroline. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, XLI, p. 100-103.
- BULLIARD (H.), 1921. — Sur la spermatogénèse des Reptiles. *C. R. Ass. Anat.*, Paris, XVI, p. 209-212.
- CARPENTER (C.-C.), 1952. — Comparative ecology of the common Garter Snake (*Thamnophis sirtalis sirtalis*), the Ribbon Snake (*T. s. sauritus*) and Butler's Garter Snake (*T. butleri*) in mixed populations. *Ecol. Monogr.*, XXII, n° 4, p. 235-258.
- CARPENTER (C.-C.), 1953. — A study of hibernacula and hibernating associations of Snakes and Amphibians in Michigan. *Ecology*, XXXIV, n° 1, p. 74-80.
- CHEPNOMORDIKOV (V.-V.), 1943. — Les réactions des Reptiles à la température. *Zool. Zh.*, XXII, n° 5, p. 274-279.
- CHEPNOMORDIKOV (V.-V.), 1947. — Le cycle d'activité de quelques Reptiles. *C. R. Acad. Sci. Moscou, N. S.*, LV, n° 5, p. 505.
- CIESLAK (E.-S.), 1945. — Relations between the reproductive cycle and the pituitary gland in the Snake *Thamnophis radix*. *Physiol. Zool.*, XVIII, p. 299-329.
- CLAUSEN (H.-J.), PORIS (E.-G.), 1936. — The effect of light on sexual activity in Lizard, *Anolis carolinensis*. *Ann. Soc. Zool.*, suppl. Ant. Rec., 25 décembre, p. 104.
- CLAUSEN (H.-G.), PORIS (E.-G.), 1937. — The effect of light upon sexual activity in the Lizard, *Anolis carolinensis*, with special reference to the pineal body. *Anat. Rect. Philadel.*, LXIX, p. 39-49.
- COLE (Lamont, C.), 1943. — Experiment on toleration of high temperature in Lizards, with reference to adaptative coloration. *Ecology*, XXIV, p. 94-108.
- CONANT (R.-C.), 1938. — The Reptiles of Ohio. *Ann. Mid. Nat.*, XX, p. 1-200.
- CONANT (R.-C.), 1938. — On the seasonal occurrence of Reptiles in Lucas County, Ohio. *Herpetologica*, L, p. 137-141.
- CONANT (R.-C.), THOMAS (E.-S.), RAUSCH (R.-L.), 1945. — The plain Garter Snake, *Thamnophis radix*, in Ohio. *Copeia*, n° 2, p. 61-68.
- COWLES (R.-B.), 1940. — Additional implications of Reptilian sensitivity to high temperature. *Amer. Nat.*, LXXV, p. 542-561.
- COWLES (R.-B.), 1941. — Observations on the winter activities of desert Reptiles. *Ecology*, XXII, n° 2, p. 125-140.
- COWLES (R.-B.), 1942. — Critical thermal levels and thermal regulation in desert Reptiles, 25 th. Ann. Meeting Amer. Soc. Ich. and Herpet., *Amer. Mus. Hist. Nat.*, abstr. n° 10.
- COWLES (R.-B.), 1945. — Some on the activities of the Sidewinder. *Copeia*, n° 4, p. 220-222.
- COWLES (R.-B.), BOGERT (C.-M.), 1944. — A preliminary study of the thermal requirements of desert Reptiles. *Bull. Amer. Mus. Hist. Nat.* LXXXIII, p. 265-296.
- CURTIS (L.), 1949. — The Snakes of Dallas county, Texas. *Field and Lab.*, Dallas, XVII, n° 1, p. 5-13.
- DALCQ (A.), 1921. — Étude de la spermatogénèse chez l'Orvet, *Anguis fragilis* L. *Arch. Biol.*, XXXI, p. 347-445.
- DEBRACH (J.), 1947. — Documents sur le rayonnement solaire en Afrique du Nord. *Le Maroc médical*, n° 264, p. 3-7.
- DEBRACH (J.), BIDAULT (G.), 1939. — État de nos connaissances sur le climat de la montagne marocaine. *Le Maroc médical*, n° 209.

- DRESCH (J.), LÉPINEY DE (J.), 1942. — Le Massif du Toubkal, guide alpin de la montagne marocaine. Rabat, service du tourisme, 283 p.
- DITMARS (R.-L.), 1946. — Snakes of the World. New-York, Mac Millan et C^o, 207 p.
- DOUMERGUE, 1901. — Essais sur la faune erpétologique de l'Oranie. *Bull. Soc. Géogr. Arch. Oran*, Extrait : XIX à XXI.
- DREUX (P.), SAINT GIRONS (H.), 1951. — Écologie des Vipères : II *Vipera ursinii*. *Bull. Soc. Zool. de France*, LXXVI, n^{os} 1-2, p. 47-54.
- FITCH (H.-S.), 1940. — A biogeographical study of the ordinoides artenkreis of Garter Snake (Genus *Thamnophis*), *Univ. Calif. Publ. Zool.*, XLVI, p. 1-150.
- FITCH (H.-S.), 1949. — Study of Snakes populations in Central California. *Amer. Midl. Nat.*, XLI, p. 513-579.
- FITCH (H.-S.), GLADING (B.), 1947. — A field study of a Rattlesnakes population. *Calif. Fish and Game*, XXXIII, p. 103-123.
- FOX (W.), 1952. — Seasonal variations in the male reproductive system of Pacific Coast Carter Snake. *J. Morph.*, XC, n^o 3, p. 481-553.
- FOX (W.), 1954. — Genetic and environmental variation in the timing of the reproductive cycle of male Garter Snake. *J. Morph.*, XCV, n^o 3, p. 415-450.
- FRANKENBERGER (F.), 1928. — Étude sur la spermatogénèse de quelques Lézards de la région de Bratislava. *C. R. Ass. Anat.*, n^o 23, p. 163-166.
- GALGANO (M.), 1951. — Prime ricerca intorno all'influenza della luce e della temperatura sul ciclo sessuale di *Lacerta sicula campestris* (Betta). *Bool. zool. Ital.*, XVIII, n^o 4-6, p. 109-115.
- GEIGER (R.), 1950. — The climate near the ground. Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts, 482 p.
- GLOYD (H.-K.), 1937. — A Herpetological consideration of faunal areas in Southern Arizona. *Bull. Chicago Acad. Sci.*, V, n^o 5, p. 1-185.
- GLOYD (H.-K.), 1940. — The Rattlesnakes, Genera *Sistrurus* and *Crotalus*. A study in zoogeography and evolution. *Spe. Publ. Chi. Acad. Sci.*, IV, p. 1-266.
- GODARD (M.), 1949. — Microclimats et Mésoclimats du point de vue agronomique. *Ann. Agron.*, n^o 4, p. 1-27.
- GRASSÉ (P.-P.), 1937. — Écologie animale et microclimat. *Ass. fr. av. Sciences*, XVI, p. 383-390.
- GUNN (D.-L.), 1942. — Body temperatures in poikilothermal animals. *Biol. rev. Cambridge*, XVII, p. 293-314.
- GUIBÉ (J.), SAINT GIRONS (H.), 1955. — Espace vital et territoire chez les Reptiles. *La Nature*, n^o 3, 245, p. 358-362.
- HECHT (G.), 1929. — Zur Kenntnis der Nordgrenzen der mitteleuropäischen Reptilien. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, XIV.
- HERLANT (M.), 1933. — Recherches histologiques et expérimentales sur les variations cycliques du testicule et les caractères sexuels secondaires chez les Reptiles. *Arch. Biol.*, XLIV, p. 347-468.
- HERTER (K.), 1940. — Ueber Vortzugstemperaturen von Reptilien. *Zeits. Vergl. Physiol.*, XXVIII, n^o 2, p. 105-141.
- KACHKAROV (D.-N.), KOROVINE (E.-P.), 1942. — La vie dans les déserts. (Éd. française de Th. MONOD). Paris, Payot, 354 p.
- KASHKAROV (D.-N.), KURBATOV (V.), 1930. — Preliminary ecological survey of the vertebrate fauna of the Central Kara-Koum desert in West Turkestan. *Ecology*, IX, n^o 1, p. 35-60.

- KEHL (R.), 1944. — Étude de quelques problèmes d'endocrinologie génitale chez certains Reptiles du Sud Algérien. *Rev. Canad. Biol. Montréal*, III, n° 2, p. 131-219.
- KIRK (R.-L.), HOGBEN (L.), 1946. — Studies on temperature regulation. *S. Exp. Biol.*, London, XXII, n° 3-4, p. 213-220.
- KLAUBER (L.-M.), 1936. — The Snakes of San Diego County, California, Specimen collected for the zool Soc. January 1, 1923 to December 31, 1925, *Copeia*, n° 3, p. 144.
- KLAUBER (L.-M.), 1936. — A statistical study of the Rattlesnakes. I, II, III. *Occ. Pap. San Diego Soc. Nat. Hist.*, n° 1, p. 2-24.
- KLAUBER (L.-M.), 1939. — Studies of Reptile life in the arid Southwest.
I. Night collecting on the desert with ecological statistics.
II. Speculations on protective coloration and protective reflectivity.
III. Notes on some Lizards of the Southwestern United States.
Bull. Zool. Soc. San Diego, n° 14, p. 1-100.
- KNOWLTON (G.-F.), 1936. — Lizard digestion studies. *Herpetologica*, I, p. 9-10.
- KOPSTEIN (F.), 1938. — Ein Beitrag zur Eierkunde und zur Fortpflanzung der Malaiischen Reptilien. *Bull. Raffles Mus. Singapore*, XIV, n° 12, p. 81-167.
- KRAMER (C.), 1935. — Weitere Untersuchungen über die Umsatz grosse von Eidechsen, insbesondere ihre Abhängigkeit von der Temperatur. *Z. Vergl. Physiol.*, XXII.
- KUHNELT (G.), 1947. — Temperaturabhängigkeit des Verhaltens unserer Eideschen. *Umwelt*, Wilhelminenberg, X, p. 393.
- LANGLOIS (J.-P.), 1902. — La lutte contre la chaleur chez les animaux poikilothermes. *C. R. Soc. Biol.*, LIV, p. 2-4.
- LEDERER (G.), 1949. — Die Vipernatter, *Natrix maura*. *Zool. Gard.*, Leipzig, XVI, p. 74-93.
- LESTER (J.), 1949. — Autumn mating in Grass snake. *Brit. J. Herpet.*, I, p. 54.
- LIBERMAN (S.-S.), POKROVSKAJA (N.-V.), 1943. — Ecologie de *Lacerta agilis*. *Zool. Zh, U.R.S.S.*, XXII, n° 4, p. 247-256.
- LINDBERG (K.), 1933. — Snakes on the Barsi Light Railway, Deccan. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, XXXV, p. 690-697.
- LOVERIDGE (A.), 1927. — On the seasonal incidence of three common species of Massachusetts Snakes. *Bull. Antiv. Inst. Amer.*, I, p. 54-58.
- LUETH (F.-X.), 1941. — Effect of temperature on Snakes. *Copeia*, n° 3, p. 125-132.
- MAGALHAES (O.), 1922. — Contribucao poro o estudo dos Ophidios brasileiros. *A forha Medica*, I, p. 1-8.
- MANGILI (E.), 1947. — Observazione su la riproduzione in cattivita di alcine specie di Ofidii italiani. *Acat. Pont. Acad. Sc.*, XI, n° 20, p. 235-246.
- MARX (C.), KAYSER (C.), 1949. — Le rythme nyctéméral de l'activité chez le Léopard (*Lacerta muralis* et *Lacerta agilis*). *C. R. Soc. Biol.*, Paris, CXLI, n° 19-20, p. 1375-1377.
- MENGES (G.), 1952. — Beginn und Ende des Winterschlafes unserer einheimischen Amphibien und Reptilien sowie die Zeiten der Lautausserung unserer einheimischen Froschlurche in graphischen Darstellung. *Angew. Meteorol. Deutsch.*, I, n° 8, p. 241-244.
- MERTENS (R.), SCHNURRE (O.), 1949. — Eidonomische und ökologische Studien an Smaragdeideschen Deutschland. *Abh. Senck. Nat. Ges.*, n° 481, p. 1-24.
- MILLER (M.-R.), 1948. — The seasonal histological changes occurring in the ovary, corpus luteum and testis in the Viviparous Lizard *Xanthusia vigilis*. *Univ. Calif. Pub. Zool.*, XLVII, n° 8, p. 197-224.
- MILLER (M.-R.), 1954. — Further observations on reproduction in the Lizard : *Xanthusia vigilis*. *Copeia*, n° 1, p. 38-40.

- MILNE (L.-J.), MILNE (M.-J.), 1950. — Notes on the behaviour of Horned Lizard Toads (*Phrynosoma*). *Amer. Midl. Nat.*, XLIV, n° 3, p. 720-741.
- MOSAUER (W.), 1935. — The Reptiles of a sand dune areas and its surroundings in the Colorado Desert California : A study in habitat preference. *Ecology*, XVI, n° 1, p. 13-27.
- MOSAUER (W.), 1936. — Toleration of solar heat in desert Reptiles. *Ecology*, XVII, p. 56-66.
- MOSAUER (W.), 1936. — The reptilian fauna of the sand dune areas of the Vizcaino desert and of Nordwestern Lower California. *Occ. Papers Mus. Zool., Univ. Mich.*, n° 329, p. 1-21.
- MOSAUER (W.), LAZIER (E.), 1933. — Death from insolation in desert Snakes. *Copeia*, n° 3, p. 149.
- NOBLE (G.-K.), 1936. — The aggregation behavior of *Storeria dekayi* and other Snakes, with special reference to the sens organs involved. *Ecol. Monogr.*, VI, p. 269-316.
- NOBLE (G.-K.), 1937. — The sense organs involved in the courtship of *Storeria*, *Thamnophis*, and other Snakes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, LXXIII, art. VII, p. 673-725.
- NOBLE (G.-K.), SCHMIDT (A.-H.), 1937. — The structure and function of the facial and labial pits of Snakes. *Proc. Am. Phil. Soc.*, LXXVII, p. 263-288.
- NORRIS (K.-S.), 1953. — The ecology of the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. *Ecology*, XXXIV, n° 2, p. 265-287.
- OLIVER (J.-A.), 1947. — The seasonal incidence of Snakes. *Amer. Mus. Novitates*, n° 1363, p. 1-14.
- ORLANDO (P.), 1940. — Nocturnalism. The development of a problem. *Ecol. Monogr.*, X, p. 485-536.
- ORLANDO (P.), 1941. — Quantitative determination of rhythmicity in organisms. *Ohio J. Sci.*, XLI, p. 39-45.
- PAULIAN (R.), 1952. — Recherches sur le cycle biologique annuel en région tropicale. *Natur. Malgache, Madagascar*, IV, n° 1, p. 1-18.
- PEARSON (O.-P.), 1954. — Habits of the Lizard, *Liolaemus m. multiformis* at high altitudes in Southern Peru. *Copeia*, n° 2, p. 111-116.
- PERKINS (C.-B.), 1949. — The Snakes of San Diego County with description and key. *Bull. Zool. Soc. San Diego*, n° 23, p. 1-77.
- PERKINS (C.-B.), 1952. — Incubation period of Snake eggs. *Herpetologica*, VIII, n° 3, p. 79.
- PETTER-ROUSSEAU (A.), 1953. — Recherches sur la croissance et le cycle d'activité testiculaire de *Natrix natrix helvetica* (Lacépède). *La Terre et la Vie*, C, n° 4, p. 175-223.
- POPE (C.-H.), 1935. — The Reptiles of China. *Nat. Hist. of central India*, New-York, X, p. 1-604.
- PSENNER (H.), 1940-1941. — Von der Trachtigkeitsdauer europaischer Viperiden. *Zool. Gard.*, XII, p. 53-55.
- QUÉZEL (P.), 1950. — De l'application des méthodes statistiques à l'étude des groupements d'animaux. *Ann. serv. bota. et agr. de Tunisie*, XXIII, p. 125-138.
- RAHN (H.), 1940. — Sperm viability in the uterus of the Garter Snake, *Thamnophis*. *Copeia*, n° 2, p. 109-115.
- RAHN (H.), 1942. — The reproductive cycle of the Prairie Rattler, *Crotalus viridis*. *Copeia*, n° 4, p. 233-240.
- RAHN (M.-C.), RAHN (H.), 1943. — Sperm storage and copulatory adjustment in the Prairie Rattlesnake. *Copeia*, n° 1, p. 15-18.

- REISS (P.), 1923. — Le cycle testiculaire du Lézard. *C. R. Soc. Biol.*, LXXXVIII I), p. 445-447; 2) p. 447-448).
- REYNOLD (A.-E.), 1943. — The normal seasonal reproductive cycle in the male *Eumeces fasciatus*. *J. Morph. Philad.*, LXXII, p. 331-373.
- RISLEY (P.-L.), 1938. — Seasonal changes in the testis of the Musk Turtle, *Stenotherus odoratus*, L. *J. Morph. Philad.*, LXIII, p. 301-313.
- ROCHON-DUVIGNAUD (A.), 1931. — Les yeux des Reptiles. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, III, n° 3, p. 399-422.
- ROLLINAT (R.), 1898. — Accouplement des Ophidiens d'Europe à la fin de l'été ou au commencement de l'automne. *Bull. Soc. Acclim.*, XXIII.
- ROLLINAT (R.), 1928. — Animaux chassés de leurs demeures par une crue de la rivière de Creuse, en amont du barrage d'Eguzon (Indre). *Rev. Hist. Nat. Appl.*, IX, p. 278-279.
- ROLLINAT (R.), 1934. — La vie des Reptiles de la France centrale. Paris, Delagrave, 340 p.
- RUTHLING (P.), 1915. — Hibernation of Reptiles in Southern California. *Copeia*, p. 10-11.
- SAINT GIRONS (H.), 1947. — Écologie des Vipères. I. *Vipera aspis*. *Bull. Soc. Zool. de France*, LXXII, n° 4-5, p. 158-159.
- SAINT GIRONS (H.), 1952 a). — Écologie et éthologie des Vipères de France. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11^e sér., XIV, p. 263-343.
- SAINT GIRONS (H.), 1952, b). — Étude biogéographique des Serpents palearctiques. *C. R. Som. Séances Soc. Biogéogr.*, n° 250, p. 50-67.
- SAINT GIRONS (H.), 1953. — Notes d'écologie sur les Reptiles du Haut Atlas. *Bull. Soc. Zool. France*, LXXVIII, n° 1, p. 13-24.
- SAINT GIRONS (H.), 1954. — Le cycle d'activité et ses facteurs chez *Vipera latastei*. *Vie et milieu*, V, n° 4, p. 513-528.
- SAINT GIRONS (H.), 1955. — Quelques observations sur la reconnaissance des proies chez les Serpents. *La terre et la vie*, CII, p. 159-167.
- SAINT GIRONS (M.-C.), 1954. — Étude de quelques microclimats du versant Nord du Massif du Toubkal (Haut-Atlas). Leur importance écologique. *Vie et milieu*, V, n° 1, p. 14-34.
- SCHMALZ (P.), 1911. — Sommerschlaf bei Reptilien und Amphibien. *Bl. Aquar. Terr.*, II, p. 500-501.
- SCHMIDT (K.-P.), 1950. — The concept of Geographic range, with illustration from Amphibians and Reptiles. *Texas Journ. Sci.*, n° 3, p. 325-334.
- SCORTECCI, 1940. — Biologie saharienne. *Inst. Sierot. Milanese*, p. 1-292.
- SERGEEV (A.), 1939. — La température du corps des Reptiles dans les conditions naturelles. *C. R. Acad. Scien. U.R.S.S.*, XXII, p. 49-52.
- SHAW (C.-E.), 1950. — The Lizards of San Diego County with description and key. *Bull. Zool. Soc. San Diego*, n° 25, p. 1-63.
- SINCLAIR (J.-G.), 1922. — Temperatures of the soil and air in a desert. *Monthly weather rev. Washington*, L, n° 3, p. 142-144.
- SMITH (M.), 1951. — The british Amphibians and Reptiles. London, Collins, 318 p.
- STEBBINS (R.-C.), 1943. — Diurnal activity of *Crotalus cerastes*. *Copeia*, n° 2, p. 128.
- STEBBINS (R.-C.), 1944. — Field notes on a Lizard, the mountain Swift, with special reference to territorial behavior. *Ecology*, XXV, n° 2, p. 233-245.
- STRELNİKOV (I.-D.), 1944. — Importance de la radiation solaire dans l'écologie des Reptiles de haute montagne. *Zool. Zh.*, U.R.S.S., XXIII, n° 5, p. 57-58.

- STRUBING (H.), 1954. — Ueber Vorzugstemperaturen von Amphibien. *Z. Morph. Oekol. Tiere.*, XLIII, n° 4, p. 357-386.
- SYMPOSIUM, 1951. — A snakes den in Tooele County, Utah. *Herpetologica*, VII, n° 1, p. 1-52.
- SWAN (L.-W.), 1952. — Some environmental conditions influencing life at high altitudes. *Ecology*, XXXIII, n° 1, p. 109-111.
- VAINO (I.), 1932. — Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter, *Vipera berus* L., in Finnland. *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn.*, Vanamo, XII, p. 1-19.
- VANZOLINI (P.-E.), 1947. — Dados biometricas sobre o peso do testiculo de *Bothrops jararaca* e sua variaco estacional. *Rev. Bras. Biol. Rio.*, VII, n° 2, p. 261-274.
- VOLSOE (H.), 1944. — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus*. *Spolia Mus. Zool. Hauniensis*, Copenhagen, V, p. 1-157.
- WAGNER (H.), 1948. — Die Kreuzotter (*Vipera berus*). Braunschweig, p. 1-63.
- WARREN (J.-W.), 1953. — Notes on the behaviour of *Chionactis occipitalis*. *Herpetologica*, IX, n° 3, p. 121-124.
- WALLS (G.), 1932. — Pupil shapes in Reptiles 'eyes. *Bull. Antiv. Inst. Amer.*, V, n° 3, p. 68-70.
- WALLS (G.), 1940. — Ophtalmological implications for the early history of the Snakes. *Copeia*, n° 1, p. 1-2.
- WEIGMANN (R.), 1929. — Die Werkingstarker Abkuhlung auf Reptilien und Amphibien. *Z. Wiss. Zool.*, CXXXIV.
- WEIGMANN (R.), 1930. — Weitere Untersuchungen über die Kaltebestandigkeit poikilothermer Wirbeltiere. *Z. Wiss. Zool.*, CXXXVI.
- WOODBURY (M.), WOODBURY (A.-M.), 1938. — Life history studies of the Sagebrush Lizard, *Sceloporus g. graciosus*, with special reference to cycles in reproduction. *Herpetologica*, II, p. 175-196.
- WOODBURY (A.-M.), 1954. — Study of Reptile dens. *Herpetologica*, X, n° 1, p. 49-53.
- WOODWARD (S.-J.), 1933. — A few notes on the persistence of active spermatozoa in the African night-adder, *Causus rhombeatus*. *Proc. Zool. Soc. London*, p. 189-190.

Parmi les articles parus pendant que cette étude était à l'impression, signalons :

- BOGERT (C.-M.), del CAMPO (R.-M.), 1956. — The Gila Monster and its allies. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, CIX, p. 1-238.
- CUNNINGHAM (J.-D.), 1955. — Arboreal habits of certain Reptiles and Amphibians in southern California. *Herpetologica*, XI, n° 3, p. 217-220.
- EDGREN (R.-A.), EDGREN (M.-K.), 1955. — Thermo-regulation in the Musk Turtle, *Sternotherus odoratus*. *Herpetologica*, XI, n° 3, p. 213-217.

APPAREIL DE PRÉLÈVEMENT POUR ÉTUDES ÉCOLOGIQUES QUANTITATIVES DE MILIEUX AQUATIQUES DE FAIBLE ÉTENDUE OU TRÈS PEUPLÉS

par M. VUILLAUME

*Chargé de Recherches au C. N. R. S.,
Centre de Recherches hydrobiologiques de Gif-sur-Yvette (S.-et-O.).*

L'étude écologique quantitative du milieu aquatique pose des problèmes très variés. Nous avons affaire à des masses d'eau plus ou moins importantes, courantes ou stagnantes, des eaux plus ou moins profondes, envahies ou non par des herbes, reposant sur un fond dur ou vaseux. Dans chacun de ces cas les techniques de prélèvement diffèrent et le matériel adapté à chacun de ces types d'eau est, lui aussi, différent.

Bien que l'étude écologique de ces milieux ait été entreprise depuis longtemps déjà, les appareils actuellement à notre disposition ne sont pas toujours satisfaisants et peuvent parfois être l'objet de critiques fondées (LEFÈVRE 1946, LANGFORD 1953).

La récolte du micro-zooplancton semble *a priori* fort simple. Pourtant combien d'animaux échappent au filet soit en fuyant à son approche, quand le filet avance lentement, soit en étant repoussés au dehors par un remous si le filet progresse plus rapidement. On peut se préserver de cet inconvénient en donnant à l'ouverture une forme tronconique, le petit diamètre du tronc de cône servant d'entrée au filet (fig. 1). Les remous se brisent alors dans la partie large et les animaux qui ont pénétré dans cet appareil de récolte s'en échappent beaucoup plus difficilement. Certains arthropodes très agiles, très sensibles aux vibrations ou doués d'une très bonne vue, peuvent toutefois fuir à son approche et sont

ainsi une cause d'erreur dans une étude écologique quantitative. Il n'est pas rare, dans un bassin riche en Notonectes ou en larves de Dytiques, de traîner un filet sur un long parcours sans récolter aucun de ces insectes. Ceci est valable pour les animaux que l'on peut capturer de la rive de la pièce d'eau ou d'une barque par exemple. Souvent l'approche de l'opérateur se déplaçant, ou du bateau suffit à faire fuir un bon nombre de ces insectes rapides.

La grosseur de la maille du filet joue un rôle très important. On ne récolte ni qualitativement ni quantitativement le même zooplancton au cours d'un prélèvement fait dans des conditions identiques avec deux filets dont la maille seule diffère. Au cours d'une récolte faite

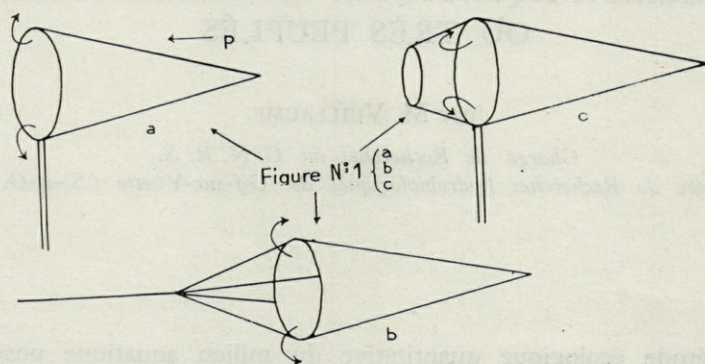


Fig. 1. — Filets à plancton. — a) Les flèches indiquent les remous qui chassent au dehors une partie importante du plancton. p = sens de progression du filet au cours d'un prélèvement. — b) En plus des remous dus à la forme du filet, les cordes font fuir une partie du plancton. — c) Filet à ouverture tronconique. Les remous se font à l'intérieur du filet.

en même temps au même endroit, à l'aide de deux filets de même ouverture, traînés à la même vitesse, mais l'un d'un demi millimètre de maille, l'autre d'un quart de millimètre, nous trouvons des différences quantitatives très importantes ; le filet à plus grande maille récolte au moins 10 fois plus de Cladocères et de Copépodes. Ces résultats sont identiques à ceux obtenus par M. LEFÈVRE (1946).

Pour les récoltes en profondeur, le filet ne peut donner que des résultats très erronés. La présence des 3 ou 4 cordons indispensables qui servent à le tirer, écartent sans aucun doute sur leur passage toute une faune qui échappe ainsi au filet.

La bouteille plongée à fermeture automatique donne certes de meilleurs résultats, mais là encore, un bateau doit passer au-dessus du lieu de prélèvement et dans ce cas, le volume de l'eau prélevée est toujours faible. L'aspiration à l'aide d'une pompe d'un certain volume d'eau pré-

sente également des inconvénients. Les animaux rhéotropiques réagissent immédiatement au courant créé par l'aspiration et fuient ou se dirigent vers l'appareil de capture suivant qu'ils sont rhéotropiques positifs ou négatifs.

Nous avons alors essayé de parer à ces quelques inconvénients en imaginant un système de nasse à fermeture rapide, cette fermeture se commandant à distance, un temps assez long après que l'appareil a été mis en place. L'inconvénient de ce système est le besoin de venir le mettre en place et de revenir un certain temps après, pour la récolte du plancton. Je ne crois pas que ce soit très gênant, car qui dit études écologiques, dit prélèvements nombreux et fréquents. Il suffit donc de placer l'appareil une fois, après quoi, on n'a plus guère besoin de le changer de place.

DESCRIPTION ET UTILISATION DE L'APPAREIL

Il consiste en une armature métallique (fig. 2) sur laquelle glisse une « chemise », véritable sac de toile légèrement plus large que la carcasse. Son volume intérieur correspond au volume d'eau qui sera filtré au moment de la récolte. On peut lui donner une valeur différente en même temps qu'à l'armature en fonction du volume de la masse d'eau à étudier et de la densité de la population.

La partie latérale de la chemise est perméable et constituée d'un tissu de maille identique ou plus petite que celle du filtre F du tube où se concentre

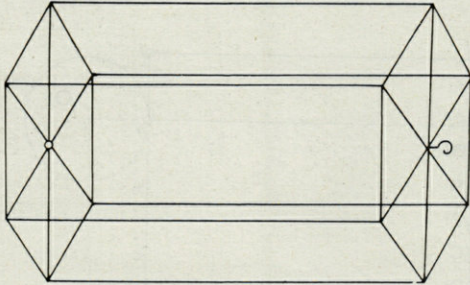


Fig. 2. — Armature métallique sur laquelle glisse une « chemise » de toile.



Fig. 3. — Crochet élastique servant à maintenir la « chemise » repliée.

tout le plancton quand on sort verticalement l'appareil de l'eau, celui-ci ayant été fermé à la profondeur et à l'endroit même où avait été posée la nasse auparavant. Le fond de la nasse est fermé d'une toile imperméable ou à maille très fine par rapport à celle du fond du tube de récolte (F), afin d'écouler tout le plancton vers ce tube, quand l'appareil est sorti de l'eau.

La chemise, à la mise en place, est rabattue en accordéon sur la partie postérieure de l'armature et maintenue dans cette position pendant tout le

temps que l'appareil repose au lieu du prélèvement, à l'aide de six ou huit crochets ou huit anneaux, placés sur les arêtes. Les crochets constitués d'un anneau ouvert, élastique (fig. 3) sont fixés autour du fond, tandis que les anneaux sont fixés à l'ouverture supérieure de la chemise. Ces anneaux se passent, quand la « chemise » est repliée sur elle-même, à l'intérieur des crochets souples placés

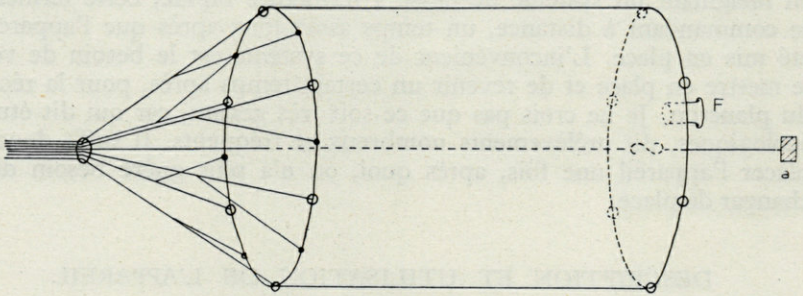


Fig. 4. — Schéma de la chemise tendue et de ses ficelles de fermeture. (Noter la position du tube F de récolte.) — a, amarre.

à l'autre extrémité. Ils se décrochent facilement sous l'action d'une traction exercée sur les anneaux à l'aide d'une série de ficelles dont le nombre est fonction du diamètre de la nasse (12 pour une nasse de 40 cm de diamètre). Ces ficelles (6 principales, 6 secondaires) sont fixées aux anneaux dont nous venons de parler (A, B, C, D, E, F pour les principales) et à une longue corde sur laquelle il suffit de tirer pour fermer rapidement la nasse. Six ficelles secon-

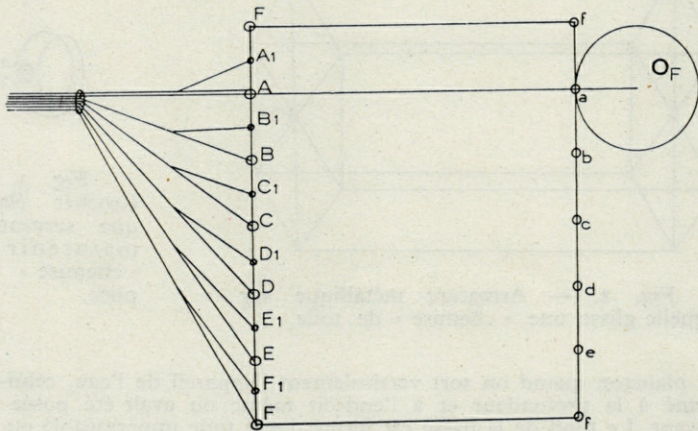


Fig. 4 bis. — Schéma de la « chemise » développée. A, B, C, D, E, F : points d'insertion des cordes principales de fermeture. Ils s'accrochent en a, b, c, d, e, f. Quand la « chemise » est repliée, A₁, B₁, C₁, D₁, E₁, F₁ : points d'insertion des cordes secondaires de fermeture.

daires resserrent davantage l'ouverture de la nasse. Elles sont fixées en A₁, B₁, C₁, D₁, E₁, F₁ et aux cordes principales. Les 12 ficelles (fig. 4 et 4 bis) passent toutes dans un gros anneau qui a pour but de ressermer l'ouverture de la nasse

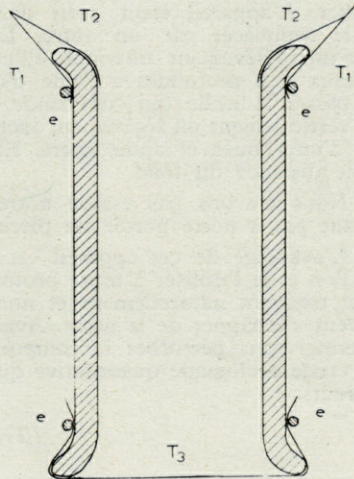


Fig. 5. — Tube dans lequel est rassemblé tout le plancton au cours d'un prélèvement. — e, élastique servant à fixer le tube à la nasse (en haut) et servant à fixer la toile de maille convenable au tube (en bas). — T₁ = toile du fond de la nasse. — T₂ = Bordure de toile permettant l'évacuation du plancton vers le fond du tube à la sortie de l'eau. — T₃ = toile sur laquelle on récolte le plancton.

pour empêcher les animaux récoltés de fuir pendant la suite des opérations ou de récolter des animaux au cours du retrait. Pendant la durée de la sortie de l'eau, l'ouverture de la nasse est ainsi maintenue fermée. Au sortir de

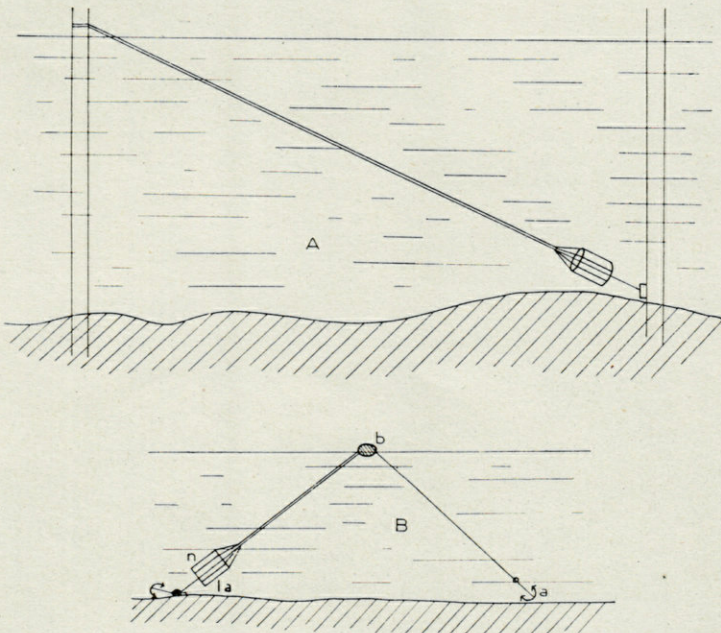


Fig. 6. — Nasse en place dans un milieu peu profond (A); dans un milieu profond (B). — b = bouée. — a = ancre. — la = lest + ancre. — n = nasse.

l'eau, tout le plancton descend automatiquement et est récolté dans un tube F prévu à cet effet au fond de la nasse (fig. 4, 4 bis, 5). Ce tube est à double ouverture. La base est fermée par un morceau de filet (soie à bluter) dont la maille est en rapport avec la grosseur du plancton que l'on veut récolter. L'appareil étant sorti de l'eau, il suffit de prélever ce tube et de le remplacer par un autre. La nasse peut alors être remise en place pour un prélèvement ultérieur. Elle est maintenue soit horizontalement dans les eaux peu profondes à l'aide d'une longue corde le long de laquelle on fait passer la ficelle qui commande la fermeture et de deux piquets (fig. 6), soit verticalement ou légèrement inclinée dans les eaux profondes, à l'aide d'un lest, d'une bouée et d'une ancre. Elle peut ainsi être maintenue à n'importe quelle distance du fond.

Nous n'avons pas essayé notre appareil dans ces dernières conditions, n'ayant pas à notre portée de pièces d'eau suffisamment profondes.

L'avantage de cet appareil est sa fermeture très rapide et la possibilité que l'on a de l'utiliser à toute profondeur. Les animaux surpris à l'endroit où ils se trouvent naturellement et non pourchassés par un appareil mobile, ne peuvent s'échapper de la nasse. Avec une corde suffisamment longue, on peut la fermer sans perturber le comportement de la faune et entreprendre ainsi une étude écologique quantitative qui semble éliminer bon nombre de sources d'erreurs.

(Travail réalisé au cours de l'année 1954.)

MÉTHODES DE CAPTURE DANS L'ÉCOLOGIE DES ARBRES

par Jean LEPOINTE

*Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer
et Station de Recherches Apicoles de Bures-sur-Yvette*

Nous avons utilisé, pendant plusieurs semaines, divers appareils de capture pour l'étude écologique des Insectes des Arbres. Nul ne conteste l'intérêt de ce vaste domaine écologique, exploré jusqu'à présent sans critique sérieuse de la méthode de capture. Des connaissances précises et chiffrées seraient pourtant d'un intérêt théorique et pratique indéniable. La fièvre jaune sylvestre n'est-elle pas transmise par des Anophèles inféodés à la zone des frondaisons, qu'habite exclusivement chez nous *Potosia speciosissima*, bien connue des entomologistes amateurs ? On devine les perspectives que pourraient ouvrir à la sylviculture une connaissance scientifique de la répartition des Arthropodes inféodés aux arbres et dont beaucoup révèlent de redoutables ennemis de l'économie forestière. Comme l'a dit CHAUVIN « Tout repose en écologie sur la méthode de prise des échantillons, qui doivent donner une image quantitative réelle de la répartition quantitative réelle des espèces dans le milieu ». Or, les méthodes employées jusqu'ici par les chercheurs dans le domaine des arbres, c'est-à-dire le *parapluie japonais* et le *fauchoir*, ne peuvent manquer d'inspirer une extrême méfiance à tout entomologiste rompu à la pratique de l'écologie quantitative. Il ne saurait être question alors d'obtenir « une image fidèle de la répartition quantitative réelle ». Il suffit de voir s'envoler d'innombrables insectes, lorsqu'on secoue brutalement les rameaux dans l'espoir d'en faire tomber quelques-uns dans le parapluie japonais ou dans le fauchoir — et ne parlons pas des innombrables individus qui restent accrochés — pour comprendre que de pareilles techniques n'autorisent que des conclusions purement qualitatives.

Aussi sur les conseils de CHAUVIN nous sommes-nous orientés vers des méthodes plus dignes de confiance dont nous avons comparé les résultats avec ceux des instruments signalés plus haut. Nous nous sommes inspirés de la méthode du cylindre, qui sert de référence dans l'étude des végétaux herbacés. Il importait de réaliser un appareil permettant de coiffer rapidement tout un ensemble de rameaux, immédiatement sectionnés; une fois tués par asphyxie, les insectes capturés avec les rameaux sont alors déterminés et comptés. L'on peut ainsi se rendre compte de l'importance de la population et de ses variations sous l'influence de facteurs multiples dont l'étude constitue l'objet même de la science écologique. En outre, pour prélever des échantillons de la population en vol, nous avons eu recours à l'emploi de pièges à succion (suction traps) à différentes hauteurs, semblables à ceux employés par CHAUVIN et ses collaborateurs dans leur prospection systématique du champ de luzerne.

L'APPAREIL DE CAPTURE

L'engin (auquel nous avons donné le nom de sélecteur, par analogie au sélecteur employé par CHAUVIN, dont l'effet sinon le plan, est tout à fait analogue) consiste en un grand sac de toile blanche cylindrique, de 1,20 m de haut sur 48 cm de diamètre. Deux cercles métalliques placés l'un près de l'ouverture et l'autre près du fond assurent le maintien de la forme cylindrique de manière à éviter le plus possible les frottements contre les feuilles de l'arbre; on en coiffe rapidement les rameaux et une cordelette permet la fermeture immédiate au-dessous de l'ouverture. Il ne reste plus qu'à sectionner les rameaux et à amener la prise au laboratoire.

RÉSULTATS. ESSAIS COMPARATIFS

Du 14 juillet au 31 août 1953 nous avons procédé à 43 prises au sélecteur et 43 à l'ombrelle japonaise. En outre 16 prises au fauchoir ont été effectués à dater du 10 août 1953. La technique était la suivante : on effectuait, immédiatement l'une après l'autre, prise au sélecteur, prise au fauchoir, prise à l'ombrelle japonaise dans la même zone d'un arbre (base ou cime, côté ensoleillé ou côté à l'ombre, exposé au vent ou non). Les heures des captures s'échelonnent tout le long de la journée, et les conditions atmosphériques ne sont pas forcément identiques d'une même série de prises à une autre. Nous n'avons d'ailleurs pas tenté de mesures systématiques des facteurs météorologiques, que nous réservons pour un travail ultérieur.

Or, nous avons constamment vérifié, dans toutes les prises au sélecteur, l'abondance considérable des insectes par rapport au poids des rameaux; ils sont bien moins nombreux par les procédés de l'ombrelle ou

du fauchoir, ceci pour un poids de rameaux (évalué par pesée, d'une manière forcément très imprécise) beaucoup plus considérable. Sur 3095 captures, 1166 l'ont été au sélecteur, 1417 au parapluie japonais, 512 au fauchoir. Les 1166 au sélecteur (43 prises) proviennent de 6015 gr de feuillage, soit un insecte pour 6 grammes. Il va sans dire que le poids

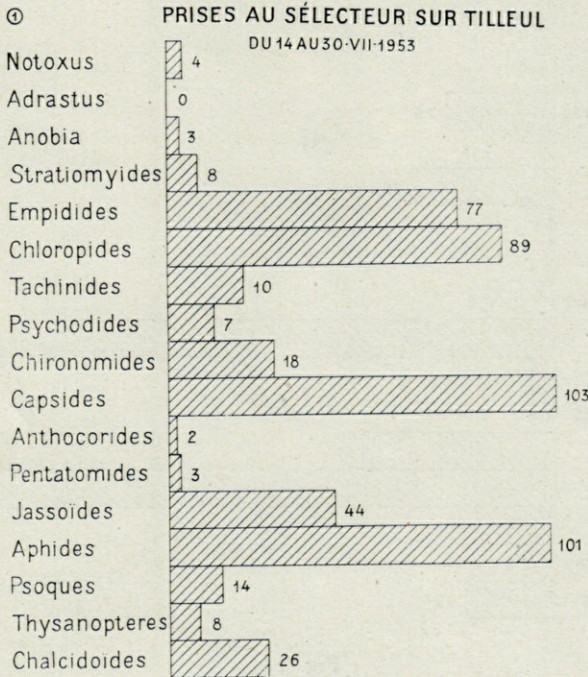


Fig. 1

de feuillage prospecté à l'ombrelle et au fauchoir est infiniment plus considérable : ici nous n'avons pas pu procéder constamment à des évaluations pondérales précises : il aurait fallu dépouiller les arbres de tout leur feuillage. Néanmoins, les quelques mesures prises sont significatives : les 19 et 20 août, trois séries de trois prises (une par instrument) sur tilleul, donnaient :

au sélecteur, pour 410 grammes de feuillage	59 insectes
à l'ombrelle, pour 10.750 grammes de feuillage	84 —
au fauchoir, pour 6.400 grammes de feuillage	89 —

Le 25 août, deux prises au sélecteur de 100 grammes en tout rapportaient 10 insectes; un battage de 1.500 grammes (environ) à l'ombrelle, 23 seulement; 1.000 grammes prospectés au fauchoir 24 seulement.

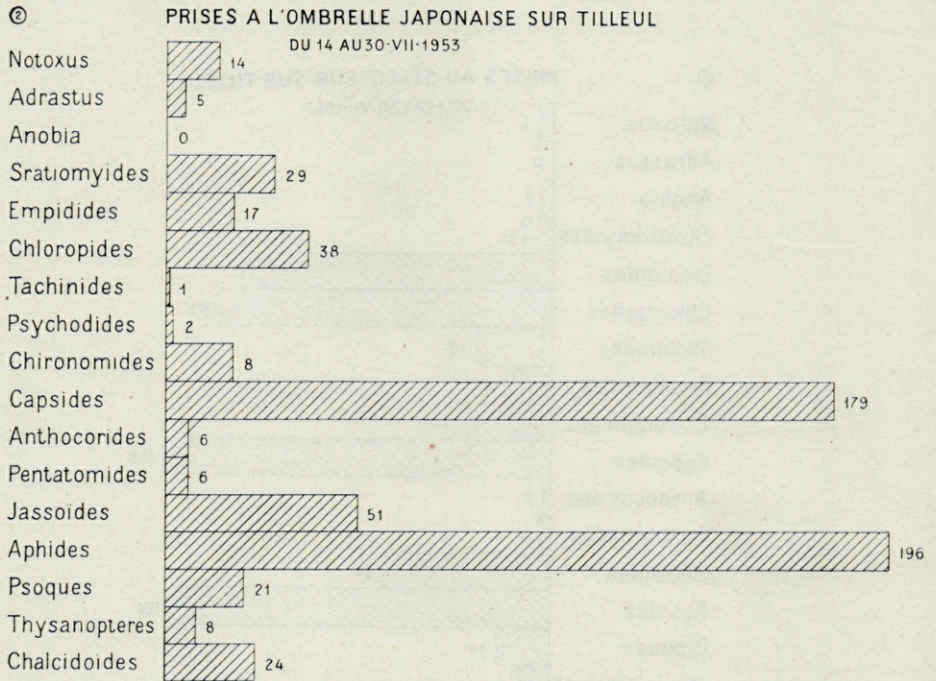


Fig. 2.

Sur *Taxodium* sp. là où une prise de 65 grammes de rameaux donne 18 captures, le fauchoir sur une branche dont les rameaux couvrent 3 m² fournit 17 insectes. Sur if, le 28 à 11 heures, une prise de 70 grammes au sélecteur donne 86 captures; 1.100 grammes prospectés au fauchoir donnent 61 captures; 2.800 à l'ombrelle, 176... Le 31, 80 grammes au sélecteur donnent 66 individus, 1.000 au fauchoir en donnent 90, et 2.500 à l'ombrelle 124, etc...

Il suffit de considérer les histogrammes de fréquences pour constater à côté des différences quantitatives, un manque complet de corrélation au point de vue qualitatif. Ainsi les récoltes du 14 juillet 1953 au 30 juillet 1953 accusent un pourcentage élevé de *Chloropides* et *Empidides* (166 sur 517) et un nombre faible de *Sratiomyides* du genre *Pachy-*

gaster (8). Mais à l'ombrelle nous trouvons 29 de ces derniers Diptères et bien moins de *Chloropides* et d'*Empidides* (55 sur 604). *Chloropides* et *Empidides* volent bien et s'enfuient en grand nombre au choc du bâton sur les rameaux; au contraire les *Pachygaster* réagissent à l'ébran-

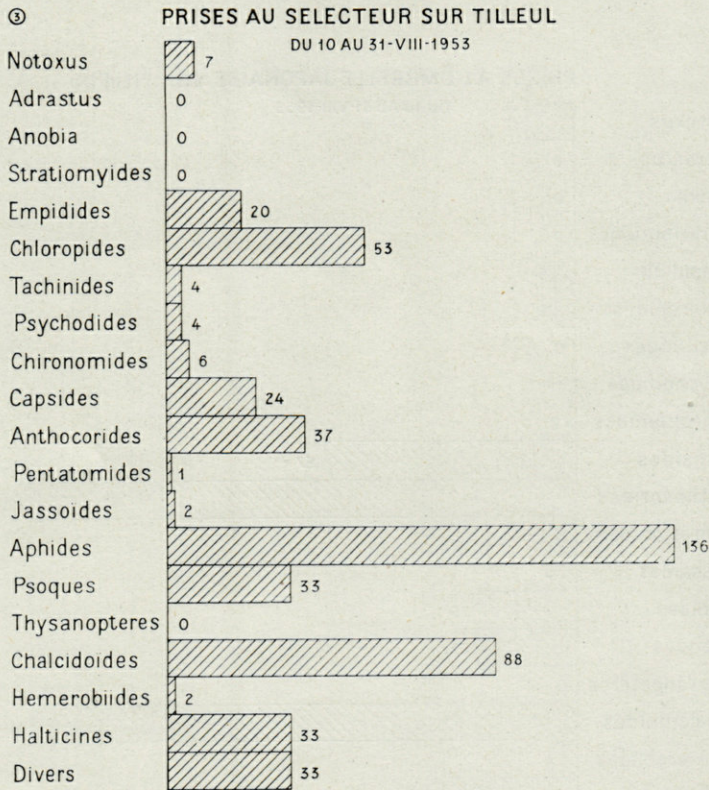


Fig. 3.

lement de support par l'immobilisation réflexe et tombent en masse dans l'ombrelle, et d'autant plus nombreux que la masse des rameaux prospectés est bien supérieure à celle que prélève le sélecteur.

Concluons que nous pouvons admettre le sélecteur comme base de référence des insectes au repos; et que les techniques qui ne permettent pas la *capture certaine* de toute la faune d'un rameau donné ne nous

apprenent *absolument rien* quant à la répartition quantitative réelle des espèces. Nous ne savions pas que la faune d'un arbre pouvait être si nombreuse. Que l'on pense à ce que peut représenter pour un tilleul de 10 mètres de haut une moyenne de population de 1 insecte pour 6 grammes de feuilles !

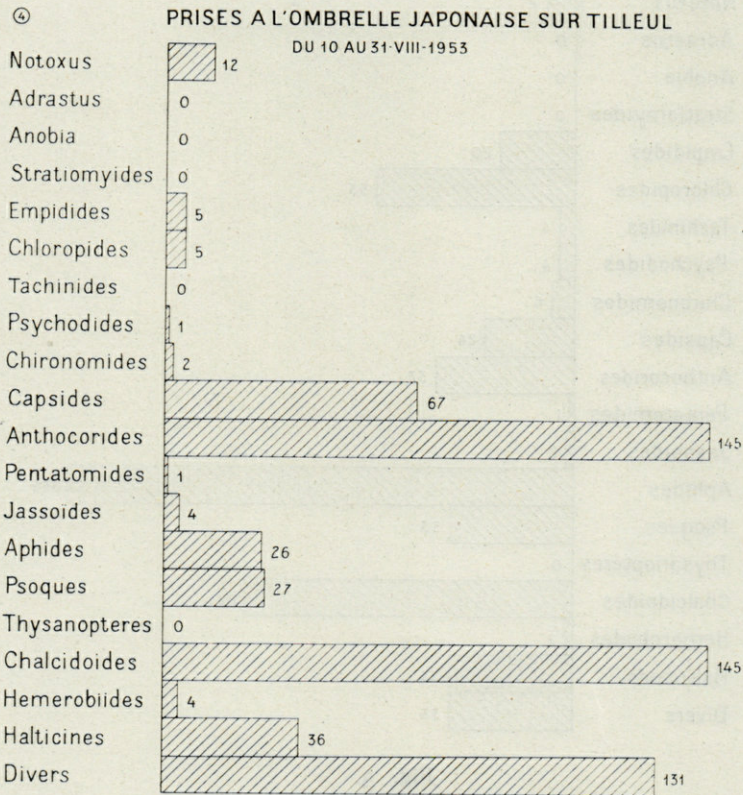


Fig. 4.

Toutes les prospections réalisées en forêt spécialement par l'école américaine (DOWDY, 1952) à l'aide du fauchoir, et dont on a prétendu tirer des résultats quantitatifs, doivent être tenues pour nulles et non avenues; tout ce qu'on a dit notamment sur la faune des différentes

strates de la forêt est dénué de toute signification quantitative et doit être repris à la base. Nous ne croyons point que ce soit là une conclusion trop sévère.

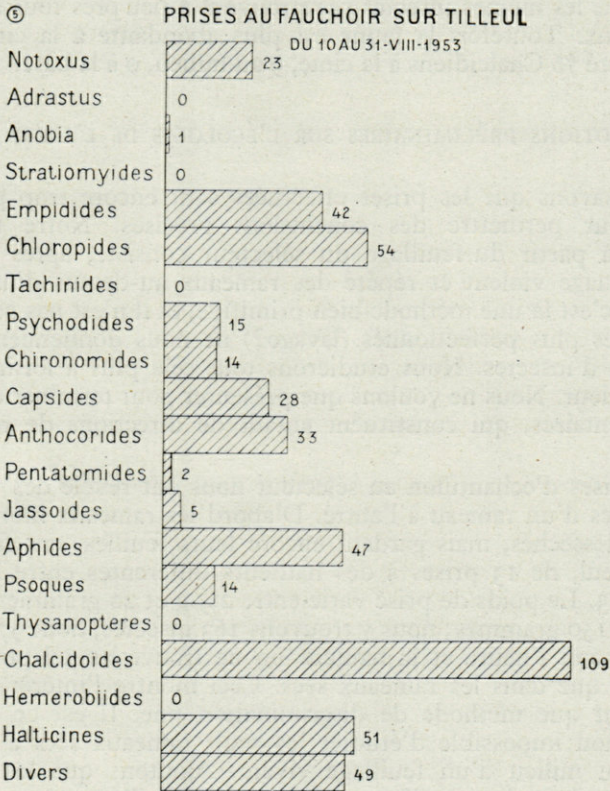


Fig. 5.

LES PIÈGES A SUCCION

Le sélecteur ne fournit qu'une image inexacte de la population d'insectes *en déplacement*; seuls les pièges à succion nous renseignent à ce sujet. Malheureusement nous ne disposons que d'un trop petit nombre de ces pièges pour pouvoir en tirer des conclusions quantitatives bien nettes. Un piège se trouvait au sommet d'un tilleul à 9 mètres du sol, et l'autre à 5 mètres de hauteur, au milieu des frondaisons. Les pièges

fonctionnaient simultanément, pendant 2 heures à chaque fois, mais à des moments différents de la journée, dans des conditions météorologiques différentes. Du 30 au 9 juillet 1953, 9 séries de prises nous ont rapporté 236 insectes; du 14 juillet au 4 août, 8 séries ont donné 393 individus. Sous toutes réserves, étant donné le petit nombre des captures, on peut admettre que les mêmes insectes se retrouvent à peu près tous aux différents niveaux. Toutefois la faune est plus abondante à la cime. Nous avons capturé 76 Chalcidiens à la cime, 9 au milieu, 0 à la base.

NOTIONS PRÉLIMINAIRES SUR L'ÉCOLOGIE DE L'ARBRE

Nous savons que les prises effectuées sont encore trop peu nombreuses pour permettre des conclusions précises. Notre technique de récolte à partir du feuillage du sélecteur consiste, après asphyxie, en un secouage violent et répété des rameaux au-dessus d'une feuille de papier : c'est là une méthode bien primitive, et il n'est pas certain que des procédés plus perfectionnés (lavage?) ne nous donneraient pas un supplément d'insectes. Nous étudierons tout cela plus à loisir dans un travail ultérieur. Nous ne voulons que présenter pour terminer des résultats fragmentaires, qui constituent autant de directions de recherches futures.

Les prises d'échantillon au sélecteur nous ont révélé des variations considérables d'un rameau à l'autre. D'abord les rameaux morts et plus ou moins desséchés, mais gardant encore leurs feuilles, ont fait l'objet dans le tilleul, de 13 prises à des hauteurs différentes entre le 5 et le 25 août 1953. Le poids de prise varie entre 2,5 g et 20 grammes, le poids total est de 150 grammes; nous y trouvons 163 insectes, dont 97 Psoques. Quelle que soit l'heure et la hauteur on ne trouve un tel pourcentage de Psoques que dans les rameaux secs. Ceci montre l'intérêt du sélecteur en tant que méthode de discrimination fine. Il est en effet très difficile, sinon impossible d'étudier les seuls rameaux secs à l'aide du fauchoir, au milieu d'un feuillage vivant. Ajoutons que les Psoques, cramponnés dans les feuilles mortes recroquevillées, ne se laissent choir dans l'ombrelle ou le fauchoir qu'en très petit nombre.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous décrivons des modes de prélèvements de la faune des arbres qui donnent lieu à des captures bien plus nombreuses que les méthodes employées jusqu'ici. Le fauchoir et l'ombrelle donnent des prises sans aucune corrélation avec ce que nous obtenons, après une étude critique de la question. Tous les résultats publiés sur l'écologie de la forêt avec des méthodes inadéquates sont à reprendre par la base.

SUMMARY

Critical review of the collecting methods (as sweep-net method) used for ecological studies of entomological fauna of the trees. We describe a reference method (*selector*) whose use permit to obtain much more numerous captures as sweep-net method, for example. No correlation between captures with selector-reference method and sweep-net; sweeping must be discarded, as fully inadequate.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAUVIN (R.), 1949. — De la méthode en écologie entomologique. *Revue scientifique*, 86, p. 625-35.
- DOWDY (W.-W.), 1950. — A community study of an Oak-Hickory association with special reference to invertebrates. *Amer. Midl. Natur.*, 43, p. 667-695.

DAS KALKALGEN-TROTTOIR
AN DER COTE DES ALBÈRES
ALS LEBENSRAUM TERRICOLER KLEINTIERE (1)

VON REINHART SCHUSTER

(II. Zoologisches Institut, Universität Wien)

Entlang der Côte des Albères, der aus Schiefen gebildeten, grösstenteils sehr hohen und steilen Felsküste der östlichen Pyrenaeenausläufer, findet sich im Bereich der Gezeitenzone ein Kalkalgenaufwuchs, der von *Tenarea tortuosa* (ESPER) LEMOINE (= *Lithophyllum tortuosum* FOSLIE), *Rhodophyta* : fam. *Corallinaceae*, gebildet wird. An manchen Stellen ist dieser Aufwuchs in Form langer, schmaler Kalkbänke ausgebildet (vergl. Abb. in : DELAMARE DEBOUTTEVILLE et BOUGIS 1951), weshalb sich in der Literatur dafür der Name « Trottoir » eingebürgert hat.

Über die floristischen Verhältnisse dieses Kalkalgen-Trottoirs an der Cote des Alberes berichtet FELDMANN 1937, während von DELAMARE DEBOUTTEVILLE et BOUGIS 1951 zoologische Studien durchgeführt wurden. In dieser Arbeit, die sich hauptsächlich mit der marinen Fauna des Trottoirs beschäftigt, werden auch vereinzelte Funde terricoler Kleinarthropoden erwähnt. Auf Grund dieser Funde habe ich ausführlichere Untersuchungen über die Terricolfauna des Trottoirs angestellt.

Meine Untersuchungen erführen am Laboratoire Arago freundliche Unterstützung, wofür ich besonders Herrn Prof. PETIT, Dr DELAMARE DEBOUTTEVILLE, und M. TRAVÉ meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.

(1) Durchgeführt am Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, während eines Stipendienaufenthaltes, der mir vom Institut Français de Vienne vermittelt wurde.

1. Biotopbeschreibung und Untersuchungsmethodik.

Tenarea-Trottoires kennt man aus verschiedenen Felsküstengebieten des Mittelmeeres. Für eine günstige Aufwuchsentwicklung ist starker Wellengang erforderlich, weshalb sich an den Wind zugekehrten Küstenteilen besonders gut entwickelte Trottoires finden. Vorgelagerte Felsriffe bewirken schon einen deutlich geringeren Aufwuchs an dem dahinterliegenden Uferbereich. Das Trottoir zeigt verschiedene Ausbildungsformen. In jungen Entwicklungsstadien, bzw. an wenig dem Wellengang ausgesetzten Küstenteilen bilden sich bloss kleine, voneinander noch meist getrennte halbkugelige Kalkwülste, die sich allmählich vereinigen und so kleine durchlaufende kalkige Aufwuchsstreifen bilden. Am Ende dieser Entwicklung stehen an entsprechend günstigen Uferstellen mächtige durchlaufende Kalktrottoires von 30 bis 50 cm Breite und rund 30 bis 35 cm Höhe. Über dem Trottoir findet sich durchwegs noch eine deutlich entwickelte Bewuchszone von *Rissoella verruculosa* Bertol., eines unverkalkten mediterran-endemischen Rhodophyten.

Die *Tenarea-Trottoires* liegen im Bereich der Gezeitenzone. Allerdings fehlt an der Côte des Albères ein regelmässiger und deutlicher Gezeitenunterschied. Die wohl vorhandenen, aber unregelmässigen Schwankungen des Wasserniveaus, die meist nur wenige cm betragen, werden durch Windstau und Luftdruckschwankungen hervorgerufen. Die untere Partie des Trottoirs (einige cm) befindet sich dauernd unter Wasser, dagegen sind die oberen Teile und damit die Hauptmasse des Trottoirs dem jeweiligen Wellengang ausgesetzt und werden bei etwas stärkerem Wellengang rythmisch zur Gänze unter Wasser gesetzt.

Das gesamte Trottoir zeigt eine stark gefurchte Oberfläche und birgt in seinem Inneren eine grosse Anzahl von Kanälen und Spalten, so dass ein dichtes zusammenhängendes Lückensystem ausgebildet ist. Für weitere Einzelheiten sei auf FELDMANN und DELAMARE et BOUGIS verwiesen.

Zue weiteren Charakterisierung des Trottoirs sei darauf hingewiesen, dass es einen besonderen marinen Biotop darstellt und eine äusserst arten- und individuenreiche marine Fauna beherbergt (DELAMARE et BOUGIS).

Zur Gewinnung der terricolen Tiere aus dem Trottoir wurde der Aufwuchs vorsichtig stückweise abgeklopft oder abgebrochen und schnellstens im Laboratorium weiterverarbeitet. Dabei gelangten 3 Methoden zur Anwendung: 1° Ansetzen von *Tenarea*-Stückchen mit überstehendem Seewasser. Diese Methode erwies sich für die Gewinnung der terricolen Tiere als völlig ungeeignet! 2° Starke Zerkleinerung des Materials, anschliessend starkes Durchspülen mittels eines scharfen Wasserstrahles und Abseihen des Wassers mittels eines Planktonnetzes. Diese von DELAMARE et BOUGIS zur Gewinnung von marinen Tieren verwendete und bewährte Methode erbrachte wohl schon Terricoltiere, jedoch höchstens 1/3 der durch die 3. Methode gewonnenen Individuen; ausserdem war ein Grossteil der Tiere beschädigt. 3° Einlegen von kleinen (bis höchstens 4 cm Grösse) vorsichtig zerklopften, bzw. zerbrochenen *Tenarea*-Stückchen in Berlese-Apparate, wie sie bei terrestrischen bodenzologischen Untersuchungen allgemein üblich sind. Diese Methode hat sich auch für meine *Tenarea*-Untersuchungen bestens bewährt! Allerdings traten, abgesehen von vereinzelten Exemplaren, die terricolen Kleinarthropoden infolge der nur langsam fortschreitenden Erwärmung und Austrocknung des feuchten Materials erst nach frühestens 36 Stunden, aber dann in grosser Menge auf. Wie Vergleiche ergaben, war nach durchschnittlich 60 bis 72 Stunden die vorhandene Terricolfauna aus den jeweiligen *Tenarea*-Proben gewonnen. Die Tiere wurden in 75 % Alkohol konserviert; lebendes Material wurde durch Auffangen auf Süsswasser gewonnen. Es sei weiters darauf hingewiesen, dass auch Halacarinen und beson-

ders Amphipoden mit dieser Methode gewonnen wurden. Besonders auffallend waren die oft in enormen Mengen (teilweise mehr als 400 Exemplare je 920 g Tenarea) auftretenden marinen Amphipoden, die durchwegs einem Typus angehörten.

2. Die terricole Fauna im Trottoir.

DELAMARE et BOUGIS fanden folgende terricole Arthropoden im Trottoir : Die Spinne *Desidiopsis Racovitzai* Fage; einen Chilopoden, der als *Hemia bicarinata* Meinert angeführt wird; Dipterenlarven, die hauptsächlich der Gattung *Clunio* sp. angehören dürften; ausserdem melden die beiden Autoren noch Funde von Milben, die unter dem Sammelbegriff « *Acariens Thrombidiformes* » vereint wurden.

Im Laufe der eigenen Untersuchungen konnten neben den soeben besprochenen Tieren noch weitere für diesen Biotop charakteristische terricole Bewohner festgestellt werden, sodass es notwendig erscheint, vorerst eine systematische Besprechung der im *Tenarea*-Trottoir festgestellten und untersuchten Terricol-Fauna zu geben :

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, folgenden Spezialisten für die eingehende Bestimmung des jeweiligen Materials bestens zu danken : D^r M. BEIER (Wien), Pseudoskorpionen; D^r C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Banyuls), Collembolen; D^r G. O. EVANS (London), Milben; D^r E. FITTKAU (Plön), Chironomidenlarven; Prof. D^r W. HENNIG (Berlin), Ubrige Dipterenlarven.

ARANEINA

Desidiopsis Racovitzai FAGE, Fam. Agelenidae.

Eine von FAGE 1909 beschriebene, nur wenige Millimeter grosse Spinne, die für Trottoires des westlichen Mittelmeergebietes charakteristisch ist (FAGE 1924). Diese thalassobionte Art ist systematisch eng verwandt mit den etwas grösseren *Desis*-Arten, die interessanterweise als charakteristische Bewohner der Korallenriffe des indopazifischen Raumes bekannt sind. *Desidiopsis* hat eine durchaus ähnliche Lebensweise wie diese tropischen « Riffspinnen », was von FAGE 1924 näher ausgeführt wird; so findet beispielsweise die Eikonablage auch in luftgefüllten Hohlräumen des Trottoirs statt. Nach DELAMARE et BOUGIS 1951 ist *D. Racovitzai* im Trottoir sehr häufig (« ... très abondante dans le trottoir... », p. 177) anzutreffen. In meinen Proben, die unter anderem auch vom Trottoir am Cap l'Abeille, dem Untersuchungsort der beiden Autoren, entnommen wurden, fand sich diese Spinne auffallenderweise gar nicht in lebendem Zustand! Lediglich die deutlich identifizierbaren Reste zweier Tiere konnten entdeckt werden. Auch das daraufhin durchgeführte makroskopische Absuchen des Trottoirs verlief negativ, obwohl die Aufsammlungen der beiden Autoren auch ungefähr zur selben Jahreszeit (hpts. Juli/August 1950) durchgeführt wurden! Die näheren Gründe sind derzeit noch nicht zu ersehen!

ACARI

Unter den Milben sind es in erster Linie Arten aus der Gruppe der *Mesostigmata*, hpts. *Gamasinen*, und der *Trombidiformes*, die allgemein als typische Meeresküstenbewohner angetroffen werden, was aus zahlreichen Untersuchungen bereits hervorgeht (u.a. EVANS u. BROWNING 1954, HALBERT 1915 u. 1920, WILLMANN 1939). Alle im *Tenarea*-Trottoir gefundenen Landmilben gehören diesen beiden erwähnten Gruppen an, wobei die Gamasinen individuenmässig bedeutend überwiegen!

Hydrogamasus salinus (LABOULBÈNE) und *H. giardi* (Berl. u. Trouess.) : Beide Arten sind als typisch thalassobiont anzusprechen, unterscheiden sich morphologisch in keinem Merkmal deutlich, sondern sind lediglich an ihrer jedoch deutlich verschiedenen Grösse (ohne Übergänge!) unterscheidbar. Aus diesem Grunde vereint EVANS beide Typen unter *H. salinus* (briefl. Mittlg.). Nach den Angaben von HALBERT 1920 und auch nach EVANS' eigenen Erfahrungen scheint ausserdem im ökologischen Verhalten keinerlei Unterschied zu bestehen. Bei Auswertung meines *Tenarea*-Materials fand ich jedoch eine immerhin auffällige Abweichung in der Verteilung beider Arten (Näheres bei fig. 5), weshalb ich in der vorliegenden Arbeit beide Arten namensmässig weiterhin getrennt anführe. Ob es sich bei der kleineren Form, *H. giardi*, um einen Okotypus von *H. salinus* handelt, was D^r EVANS, laut brieflicher Aussprache für möglich hält, oder doch um eine eigene Art (was ich für wahrscheinlich halte!), muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Von beiden Typen wurden sowohl Larven (nur wenige) als auch Nymphen der verschiedensten Stadien (in manchen Proben sogar in gleich grosser Anzahl als die entsprechenden Adulttiere) gleichzeitig gefunden. Auch diese beiden Typen machen also ihre gesamte Entwicklung im Trottoir durch. *H. salinus* und *H. giardi* sind sowohl aus dem Mediterranraum als auch aus dem atlantischen Küstenbereich (vergl. z. B. HALBERT) bereits bekannt.

Nanorchestes collinus Herst.

Mehrere Arten des zu den *Trombidiformes* zählenden Genus' *Nanorchestes* sind bereits von verschiedenen europäischen Küsten bekannt. *N. collinus* wurde, wie mir D^r EVANS mitteilte, in England 8 Meilen landeinwärts gefunden und von dort beschrieben. Es scheint diese Spezies also nicht auf den eigentlichen Meeresstrand beschränkt zu sein. Auch von *N. collinus* fanden sich Juvenilstadien in manchen Proben, sodass ebenfalls auf eine im Trottoir ablaufende Entwicklung geschlossen werden kann.

Protereunetes sp.

Ebenfalls eine trombidiforme Milbe, von der leider nur inadulte Exemplare gefunden wurden, sodass derzeit noch keine artmässige Bestimmung vorgenommen werden konnte. Auch diese Form ist der typischen Terricolfauna des Trottoirs zuzurechnen.

Angelier 1950 fand bei seinen Aufsammlungen am Küstensand der Côte des Albères ebenfalls Landmilben, u.a. *Hydrogamasus maritimus*, jedoch merkwürdigerweise keine der oben genannten im Trottoir vorkommenden Arten!

PSEUDOSCORPIONIDEA

Pselaphochernes litoralis Beier n. sp.

An allen Probestellen des Festlandtrottoirs ziemlich regelmässig angetroffen. Alle gefundenen Exemplare, mit Ausnahme eines adulten Männchens, waren verschiedene Juvenilstadien. Die von BEIER (1956) auf Grund des vorliegenden Materials als neu beschriebene Art stellt somit einen charakteristischen Bewohner des Trottoirs dar! Inwieweit diese Spezies auch an tenareafreien Küstenstellen vorkommt — an den plages in der Umgebung von Banyuls fand ANGELIER einen Pseudoskorpion, den er als *Chthonius* (*Neochthonius*) *halberti* Kew. anführt, ebenfalls in grösseren Mengen! — muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Das Typenexemplar befindet sich, ebenso wie die folgende Art, in der Coll. BEIER.

Paraliochthonius singularis (Menozzi) :

Diese Art wurde nur in einem einzigen Exemplar (Deutonymphe) aus dem Trottoir am Cap l'Abeille erbeutet. Wie aus der Untersuchung BEIER (1956) hervorgeht, handelt es sich um den Wiederfund der erst in 3 Exemplaren am Strand von Portici im Jahre 1915 gefundenen Art *Chthonius singularis* Menozzi. Auf Grund bestimmter Merkmale, die die Einreihung unter das Genus *Chthonius* nicht mehr rechtfertigen, wurde von BEIER dafür die neue Gattung *Paraliochthonius* aufgestellt. Es scheint sich bei dieser Spezies um eine an das unmittelbare Litoral gebundene und anscheinend allgemein seltene Art zu handeln.

MYRIAPODA

Thalassobionte Myriapoden sind bisher nur aus der Gruppe der *Geophilomorpha* bekanntgeworden (ATTEMS 1929, VERHÖFF 1925). Auch im Trottoir zählt ein Vertreter dieser Chilopodengruppe zu den charakteristischen Bewohnern. Allerdings war es bisher noch nicht möglich diesen Typus genau systematisch einzuordnen. Auch DELAMARE et BOUGIS fanden vereinzelte Exemplare eines geophilomorphen Chilopoden, den sie als *Henia bicarinata* (Mein.) bestimmten. Die von mir gefundenen Tiere, die verschiedene Länge hatten (13-20 mm), aber ohne Zweifel nur einer Art angehörten, sind jedoch keinesfalls mit *Henia bicarinata* zu identifizieren! Dagegen spricht der deutlich etwas länger als breite Kopfschild und vor allem die Beinzahl (51-52 incl. Endbeine), welche bei *H. bicarinata* 67 bis 97 beträgt! Leider sind, wie mir Dr DELAMARE-DEBOUTTEVILLE brieflich mitteilte, die Präparate der von ihnen gefundenen Tiere nicht mehr vorhanden, sodass ein Vergleich mit meinen Tieren nicht mehr möglich ist. Da in meinen Proben jedoch stets nur der eine Typus vorhanden war, würde ich doch vermuten, dass die von DELAMARE et BOUGIS gefundenen Einzelexemplare wohl dem selben Typus angehört haben dürften. Eine Identifizierung mit *H. bicarinata* ist jedoch aus den bereits oben diskutierten Gründen nicht haltbar! Ein Vergleich mit anderen, in der Literatur als Meeresküstenbewohner angegebenen Geophilomorphen brachte ebenfalls keine Merkmalsübereinstimmung mit einer dieser Arten! Eine teilweise Ähnlichkeit mit dem von ANGELIER in der Nähe des Trottoirs gefundenen thalassobionten *Scolioplanes marinus* Leach ist zwar vorhanden, jedoch sind manche deutliche Merkmalsabweichungen feststellbar. Vielleicht ist es in nächster Zeit möglich, weiteres Material zu untersuchen und die genaue systematische Zugehörigkeit dieses interessanten Typus zu klären.

COLLEMBOLA

Axelsonia littoralis (Mon.)

A. littoralis wurde an der Côte des Albères bereits mehrfach gefunden (DELAMARE DEBOUTTEVILLE 1951, ANGELIER 1950). Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, ist diese thalassobionte Art ebenfalls ein charakteristischer Bewohner des Tenarea-Trottoirs. *A. littoralis* kommt auch an der europäischen Atlantikküste, aber auch an aussereuropäischen Küsten vor (STRENZKE 1955).

DIPTERA - Larven

Für das marine Litoral sind gewisse Dipterenlarven bereits als charakteristische Bewohner bekannt. Leider ist derzeit eine genauere Bestimmung, insbesondere ohne Zucht der Imagines, bei vielen dieser Typen nicht möglich. Auch die im *Tenarea*-Material gefundenen Typen waren teilweise nur bis zur Familie bestimmbar!

Fam. *Dolichopodidae*

Regelmässig wurde ein charakteristischer Larventypus dieser Familie gefunden, und zwar an allen untersuchten Probestellen des Trottoirs. Eine genauere systematische Aussage ist derzeit noch nicht möglich.

Fam. *Chironomidae* (*Tentipedidae*)

Von den in der Individuendichte gegenüber den Dolichopodiden deutlich zurücktretenden Chironomidenlarven fanden sich mehrere Typen, die unter *Clunio* sp. (wahrscheinlich *C. marinus*) und *Trichocladus* sp. einzureihen sind. Wie mir Dr. FITTKAU mitteilte, sind von beiden Genera bereits Litoralformen aus dem Mittelmeerraum bekannt. Auch DELAMARE et BOUGIS fanden Larventypen von *Clunio* sp. im Trottoir.

3. Probestellen und Horizontalverteilung der Terricolfauna.

Um einen Einblick in die Horizontalverbreitung der terricolen Trottoir-Fauna zu bekommen, wurden an verschiedenen Trottoires entlang der Côte des Albères zwischen Banyuls und Cerbère Proben entnommen:

- A. — Cap du Troc : mittelmässig ausgebildeter, bereits auf längere Strecken hin durchlaufender Aufwuchsstreifen.
- B. — Cap l'Abeille : bestentwickeltes Trottoir über mehr als 50 m hin ziemlich gleichmässig durchlaufend (gleichzeitig auch das von DELAMARE et BOUGIS untersuchte Trottoir; Foto *ibid.*). Erster Hauptuntersuchungsplatz!
- C. — Cap l'Abeille : bestentwickeltes Trottoir, wie in B; rund 30 m lang; ungefähr loom östlich von B. Zweiter Hauptuntersuchungsplatz!
- D. — Cap l'Abeille : Ungefähr 40 m vorgelagertes schmales Felsriff von rund 7 m Länge und rund 75 cm Höhe, in ungefähr 8 m tiefem Wasser. Mit unregelmässig fleckenweise entwickeltem *Tenarea*-Aufwuchs, der relativ stark überspült wird.
- E. — Zwischen Cap Canadell und Cerbère : Nur mässig entwickelter, teilweise nur fleckenweise ausgebildeter Aufwuchs; mässig stark überspült.

- R1. — *Rissoella*-Zone an Felsen ohne (!) *Tenarea*-Aufwuchs, zwischen Cap l'Abeille und Cap Røderis. (Der unverskalkte *Rissoella*-Aufwuchs wurde abgestreift, bzw. abgekratzt und in Berlese-Trichter eingehängt.)
 R2. — *Rissoella*-Zone über Trottoir C.
 R3. — *Rissoella*-Zone über Trottoir B.

Ein Faunavergleich der einzelnen *Tenarea*-Probestellen ergab, dass das stellenweise doch auf hunderten von Metern unterbrochene Trottoir eine ziemlich gleichmässige Besiedlung durch eine ganz charakteristische Terricolfauna zeigt (Siehe Tabelle).

Auffallend ist die deutlich auch individuenmässig schwächere Besiedlung der nur mässig stark und unregelmässig entwickelten Trottoires an D u. E; insbesondere die ausschliessliche Besiedlung des vorgelagerten Felsriffes durch *Hydrogamasus salinus*, *H. giardi* und Dipterenlarven !

	Tenarea					Rissoella		
	B	C	A	E	D	R ₁	R ₂	R ₃
<i>H. giardi</i>	+	+	+	+	+	+	+	
<i>H. salinus</i>	+	+	+	+	+	+		
<i>Dolichopodidae</i>	+	+	+	+	+	+		
<i>Prottereumetes</i> sp.	+	+	+	+				
<i>Axelsonia litt.</i>	+	+	+	+				
<i>Chironomidae</i>	+	+		+				
<i>Nanorchestes coll.</i>	+	+	+					
<i>Pselaphochernes lit.</i>	+	+	+	+				
<i>Chilopode</i>	+	+	+					
<i>Desidiopsis Rac.</i>	+	+						
<i>Paraliochthonius sing.</i>	+							

Die *Rissoella*-Zone erwies sich, soweit sie über dem gut entwickeltem Trottoir lag, als fast tierleer; nur ab und zu wurden vereinzelte *Hydrogamasus*-Exemplare gefunden. Lediglich die an *tenarea*-freien Küstenfelsen befindlichen *Rissoella*-Aufwuchsstreifen enthielten etwas mehr an terricolen Kleinarthropoden (z.B. 31 Milben und 3 Dipterenlarven aus unge fähr 1/8 Quadratmeter abgekratzter Bewuchsfläche). Auch in der *Rissoella*-Zone wurden von Milben nur die beiden *Hydrogamasus*-

Arten gefunden. An bewuchsfreien, kahlen Felswänden wurden trotz wiederholten Absuchens keinerlei terricole Kleinarthropoden entdeckt, mit Ausnahme vereinzelter *Hydrogamasus*-Individuen, die ganz selten in kleinen Felsvertiefungen gefunden wurden.

Die Terricolfauna dieses steilen Felsküstenlitorals konzentriert sich, abgesehen von den relativ artenreichen sandigen plages (vergl. ANGELIER 1950), somit im *Tenarea*-Trottoir, das infolge seines ausgedehnten Lückensystems im Inneren, für eine Besiedlung durch terricole Kleinarthropoden besonders günstig erscheint; dagegen ist der unverkalkte *Rissoella*-Aufwuchs wesentlich tierärmer!

4. Quantitative Zusammensetzung der Terricolfauna.

Auf Grund direkter Proben-Auszählungen aus rund 14 kg *Tenarea*-Aufwuchs können nun Aussagen über die quantitative Zusammensetzung der Terricolfauna gemacht werden. Es erwies sich am günstigsten, die Proben gewichtsmässig (durchschnittlich 900 bis 920 g, worin auch das kapillare Wasser mitinbegriffen ist, während das Wasser der grösseren Hohlräume vorher aus-rann) abzugrenzen, da sowohl volumsmässige, als auch flächenhafte Probenabgrenzungen durch die Struktur des Trottoirs bedingt nicht möglich sind (vergl. auch DELAMARE et BOUGIS).

Ein zahlenmässiger Vergleich der aus dem gesamten Probenmaterial gewonnenen Terricoltiere zeigt am anschaulichsten das enorme Überwiegen der Milben (durchschnittlich 90 % der gesamten Terricolfauna des Trottoirs!), im Gegensatz zu den übrigen terricol-

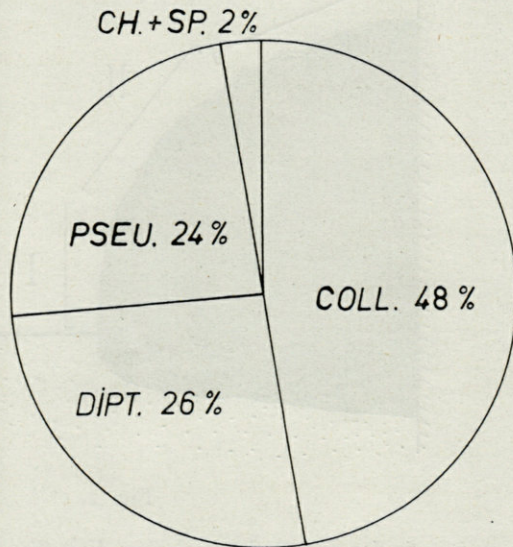


Fig. 1.

Faunenelementen (s. auch fig. 3)! Die aus den untersten Trottoirzonen entnommenen Proben wurden in die Berechnung nicht einbezogen, da sie ein noch wesentlich stärker zugunsten der Milben verschobenes Zahlenverhältnis (bis 98 : 2 %) erkennen lassen!

Eine perzentuelle Aufgliederung der restlichen terricolen Fauna ist in fig. 1 (CH + SP = Chilopode u. Spinne) dargestellt. Es sei darauf hingewiesen, dass es sich dabei um Durchschnittswerte des gesamten Materials handelt! Die einzelnen Proben zeigen natürlich eine etwas schwankende perzentuelle Zusammensetzung. Die erhaltenen Zahlen geben ein Bild, wie es einem vermutlich gerade erfassten spätsommerlichen Besiedlungsoptimum entspricht. Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass im Laufe eines Jahreszyklus auch Verschiebungen in der perzentuellen Zusammensetzung der Terricolfauna, und zwar durch Dichteschwankungen mancher Arten (z.B. Überwinterung in Eiform), stattfinden. Leider kann derzeit über die Aspektfolge dieser terricolen Biozönose noch nichts Näheres ausgesagt werden! Wohl liegen beispielsweise aus dem englischen Küstenbereich Beobachtungen von HALBERT vor, nach denen Adulttiere und Nymphen von *Hydrogamasus salinus* nur im Sommer und Herbst, und solche von *H. giardi* von April bis Oktober gefunden werden. Wie sich weiterhin bei der vorliegenden Untersuchung ergab, haben anscheinend die Pseudoskorpione des

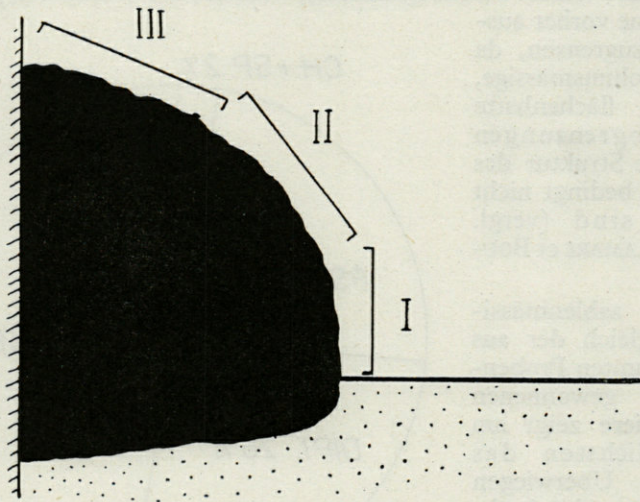


Fig. 2.

Trottoirs, und zwar *Pselaphochernes litoralis*, eine ziemlich ausgeprägte verstärkte herbstliche Fortpflanzungsperiode, da fast alle der von verschiedensten Stellen der Côte des Albères gefundenen Exemplare im Tritonymphenstadium waren. Das Massenaufreten der Adulttiere dürfte somit ungefähr Mitte September stattfinden. Es muss dahingestellt bleiben, ob vielleicht im Frühjahr ein zweites ähnliches Massenaufreten von Adulttieren stattfindet.

Die meisten Meeresstrandcollembolen scheinen als Adulttiere während des ganzen Jahres über vorzukommen (STRENZKE 1955, p. 14), was für *Axelsonia* vielleicht auch zutreffen dürfte, wobei aber nicht ausgeschlossen ist, dass es immerhin zu merkbaren jahreszeitlichen Dichteschwankungen kommen könnte.

An den gut ausgebildeten Trottoires am Cap l'Abeille wurden auch Profilproben entnommen, die über eine mögliche VERTIKALSCHICHTUNG Auskunft geben sollten. Dazu wurde ein regionaler Aufbau des Trottoirs angenommen und eine untere (I), eine mittlere (II), und eine obere (III) Zone unterschieden (fig. 2). Aus den einzelnen Zonen wurden Proben zu je 920 g entnommen. Je ein Profil wurde in den Trottoires B und C aufgenommen.

Fig. 3 zeigt das enorme Überwiegen der Milben gegenüber den restlichen Terricoltieren, die eine merkbare Individuenzunahme im oberen Trottoirebereich erkennen lassen. Interessant ist die auffallende Ähnlichkeit beider Profilkurven!

Ein genaueres Bild über die Individuenabundanz (bezogen auf das Probengewicht!) einiger Arten gibt Fig. 4. Auch hier zeigt sich deutlich, dass die mittleren und besonders die oberen Trottoir-Zonen wesentlich dichter besiedelt sind. Die gesamte Terricol-Fauna zeigt ein deutliches Maximum in der mittleren Zone, was jedoch auf ein entsprechendes Dichtemaximum von *Hydrogamasus giardi* zurückzuführen ist (Fig. 5)! Diese Spezies ist überhaupt mit Abstand am individuenreichsten unter den gesamten terricolen Kleinarthropoden des Trottoirs!

Im vorigen Kapitel wurde bereits auf die merkwürdige morphologische Ähnlichkeit beider *Hydrogamasus*-Arten, die sich eigentlich nur durch ihre verschiedene Grösse deutlich voneinander unterscheiden, hingewiesen. Eine Gegenüberstellung der vertikalen Verteilungskurven beider Arten (Fig. 5) zeigt eine deutliche Verschiedenheit ihres Verlaufes! Dies erscheint insbesondere von Interesse, da weder HALBERT 1920 noch EVANS (briefl. Mittlg.) Unterschiede im ökologischen Verhalten beider Arten feststellen konnten. Vielleicht könnte allerdings der Hinweis HALBERTS (1920, p. 121) — « ... this species » — gemeint *giardi* — « is found on a wider range of the shore than the preceding... » — gemeint *H. salinus* —, der keine genaueren quantitativen Daten enthält, doch auf eine Verteilung beider Arten, ähnlich wie ich es im Trottoir feststellen konnte, schliessen lassen. Wie Fig. 5 zeigt, tritt *salinus* eigentlich nur in der unteren Tenarea-Zone auf, um in den beiden oberen Zonen, von vereinzelt Exemplaren abgesehen, gänzlich zurückzutreten. *H. giardi* hat dagegen im mittleren Trottoir-Bereich ein absolutes Dichtemaximum, während in der oberen Zone wieder ein merkbares Absinken feststellbar ist. Die daraufhin an den übrigen Probestellen festgestellten Verteilungsverhältnisse ergaben weiterhin, dass Proben aus einem nur mässig entwickelten, nicht stark abgesetzten Aufwuchs.

der keine gute Zonengliederung ermöglicht und den Wellen stärker ausgesetzt ist, ebenfalls eine auffällige Dichtezunahme von *H. salinus* zeigen! So enthielt das Trottoir E in 1 kg Aufwuchs 70 Individuen von *H. salinus*, im Vergleich zur relativ geringen Anzahl von 267 *H. giardi*. Dieses Verhältnis entspräche bei einem Vergleich mit den Verteilungskurven in Fig. 5 ungefähr einem Bereich zwischen unterer und mittlerer

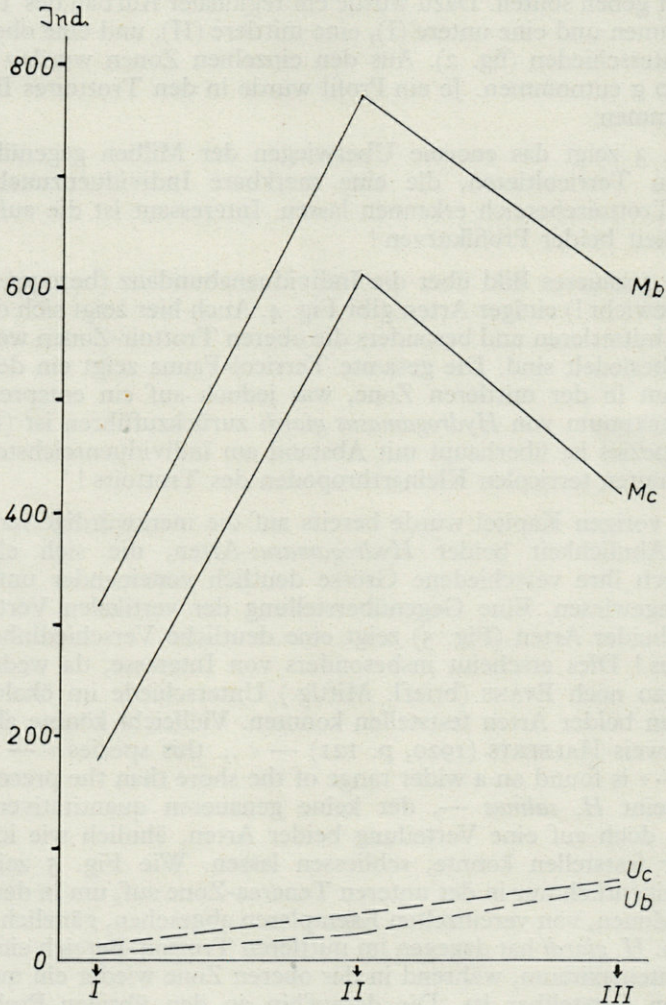


Fig. 3. — M = Milben, U = Ubrige Terricola, b = im Trottoir B, c = in Trottoir C.

Zone des gut entwickelten Trottoirs. Noch extremere Werte ergab der Inselaufwuchs (D). Auf rund 1 kg Tenarea entfielen 310 Individuen von *H. salinus* und nur 192 *H. giardi*! Ein Verhältnis, wie es ungefähr der tiefen Zone in gut ausgebildeten Trottoires entspricht. Auch diese Proben stammen von einem massig entwickelten, aber stark überspülten und damit durchnässten Aufwuchs.

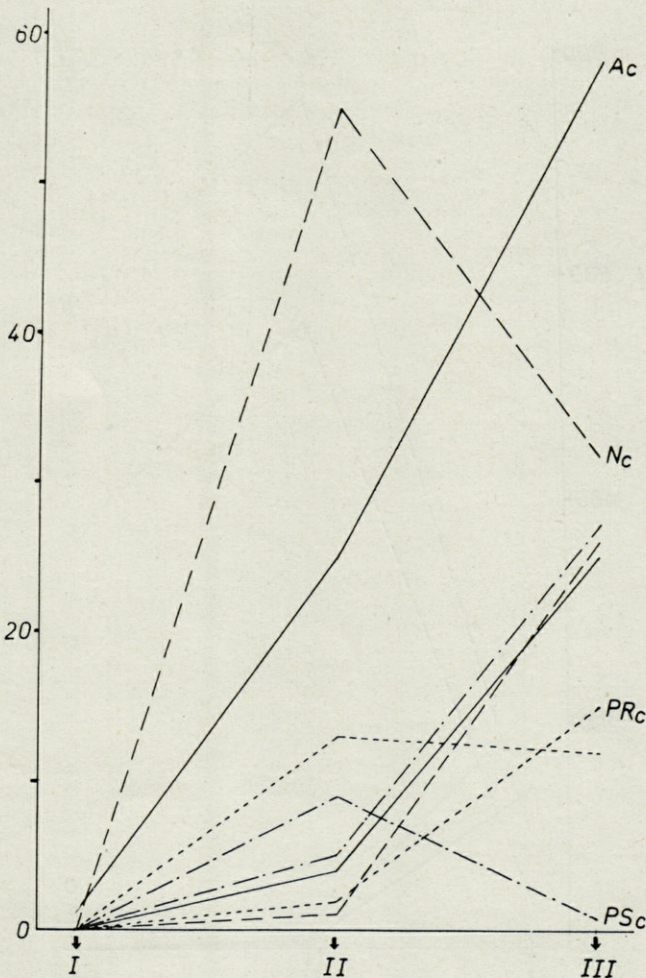


Fig. 4. — A = *Axelsonia*, N = *Nanorchestes*, PR- *Protoreuinetes*, PS- *Pselaphochernes*. c- im Trottoir C; ohne Bezeichnung- in B.

Es ergibt sich somit für *H. salinus* ein Verbreitungsbild, das ein deutliches Dichtemaximum dieser Art im Bereich stark überspülter *Tenarea*-Zonen zeigt. Damit weicht aber diese Art von *H. giardi*, der die oberen wasserferneren Trottoirzonen deutlich bevorzugt, doch merkbar ab. Eine kausale faktoren-mässige Begründung dieses Verhaltens ist noch unbekannt, wie auch die Ursachen der Bindung mancher terrestrischen Arten an das marine Litoral, also das Problem der Thalassobionten allgemein, noch als ungeklärt angesehen werden muss (vergl. STRENZKE 1955, p. 8)!

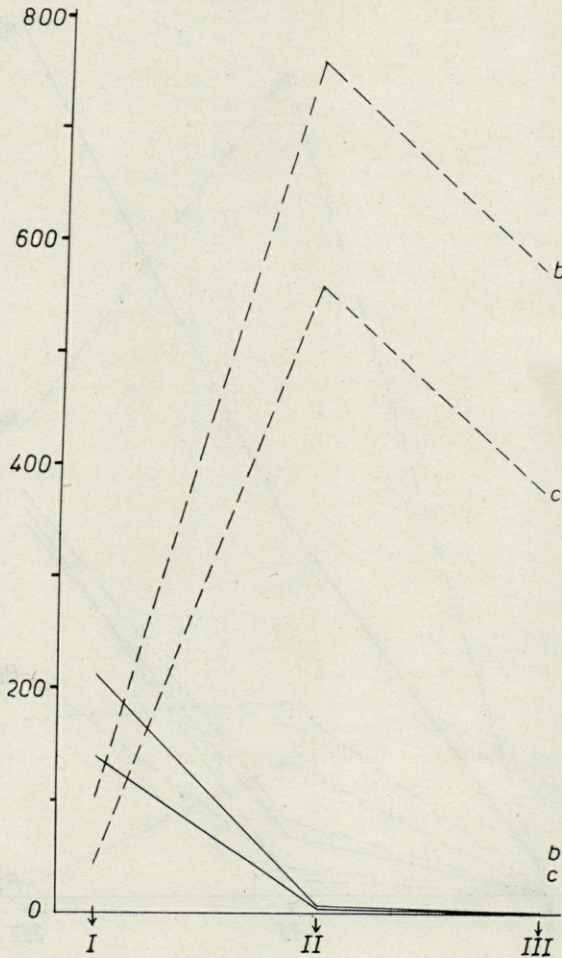


Fig. 5.

— Hydrogamasus giardi, - - - *H. salinus*. b- in B, c in C.

Die relativ geringen Fundzahlen des Chilopoden liessen keine besondere quantitative Auswertung zu. Dipterenlarven zeigten ebenfalls keine regelmässigen Vertikalschichtungen.

Vergleicht man die Vertikalschichtung der terricolen Fauna des Trottoirs mit den Verteilungskurven einiger mariner Tiere (in : DELAMARE DEBOUTTEVILLE et BOUGIS), so zeigen sich zum Teil ähnliche Verteilungskurven. Auch die beiden Autoren haben eine ungefähr gleiche Zonierung des Trottoirs vorgenommen (dessus, au bord, dessous) und ebenfalls gewichtsmässige Vergleiche, allerdings mit wesentlich geringeren Gewichtsmengen durchgeführt. Ein Dichtemaximum « au bord », das im wesentlichen meiner mittleren Zone entspräche, zeigen beispielsweise Polychäten und *Mytilus*. Interessant ist weiterhin die auf Seite 180 erwähnte Bemerkung, dass die nebenbei gefundenen « *Acariens Trombidiformes* » vorwiegend « au bord » gefunden wurden ! Allerdings dürfte es sich unter dieser Sammelbezeichnung wohl mit grösster Wahrscheinlichkeit um Exemplare der beiden *Hydrogamasus*-Arten gehandelt haben, da die eigentlichen *Trombidiformes* im Trottoir nicht besonders zahlreich sind !

5. Die ökologischen Faktoren.

Mikroklimatische Untersuchungen (Temperatur, Feuchtigkeit) wurden von DELAMARE et BOUGIS durchgeführt. Erwartungsgemäss zeigt die Oberfläche des Trottoirs starke Schwankungen, während im Inneren des Trottoirs ein äusserst gleichmässiges MIKROKLIMA herrscht, was vermutlich auf die dauernde Zirkulation des kapillaren Wassers im Lückensystem zurückzuführen ist. Daraus ist wohl auch erklärlich, dass die terricolen Kleinarthropoden im inneren Lückensystem leben und an der Oberfläche des Trottoirs eigentlich nie beobachtet werden konnten. Dieses Hohlraumssystem ist deshalb von entscheidender Bedeutung für die Besiedlung dieses eigentlich marinen Biotopes durch eine terricole Biozönose. Der grösste Teil der gefundenen Arten zeigt eine um 1 mm liegende Körpergrösse. Relativ lange Tiere, wie der gefundene Chilopode zeichnen sich dafür durch eine schmale Körpergestalt aus, wodurch auch diese Typen der Struktur des Trottoirs sehr gut angepasst erscheinen, was Lebendbeobachtungen schön bestätigten.

Auch bei starken Überflutungen dürfte noch ein grosser Teil des Hohlraumsystems wasserfrei bleiben ; ebenso wird die Gefahr des Weggespültwerdens innerhalb des Trottoirs weitgehendst verhindert. Aber zeitweilige Überflutungen mit Meerwasser werden von thalassobionten Tieren im allgemeinen ohne Schaden ertragen. So konnte beispielsweise HENNINGS (1903) feststellen, dass der auf das Litoral beschränkte Chilopode *Schendyla submarina* mehrstündige Überflutungen, wie sie bei normalem Gezeitenhub auftreten, ohne Schaden regelmässig übersteht.

Eine besondere Rolle muss in einem für die terrestrische Kleinarthropodenfauna so extremen Biotop auch die NAHRUNG spielen. Vergleicht man die Ernährungsbiologie der gefundenen Arten, so zeigt sich, dass es sich um durchwegs carnivore Tiere handelt! Terrestrischen Pflanzenfressern, bzw. Detritivoren (zB. *Oribatei*) wäre durch das Fehlen jedweder Landvegetation, verschärft durch die Lage an steilen, vegetationslosen Felswänden eine normale Existenzmöglichkeit eigentlich nicht gegeben.

Fütterungsversuche, die mit *Hydrogamasus salinus* u. *H. giardi* durchgeführt wurden, ergaben, dass auch abgestorbene Meerestiere (Nemertinen, Nematoden, Muscheln, zB. *Lasea rubra*) sofort als Nahrung angenommen werden. Abgestorbene Exemplare von *Lasea rubra*, die in riesigen Mengen im Hohlraumssystem zu finden ist, dürften auch unter natürlichen Bedingungen eine wichtige Nahrungsquelle darstellen! Wie überhaupt die marine Fauna das eigentliche Nahrungskontingent stellen muss, da anderenfalls die relativ starke Individuendichte der Terricolafauna nicht erklärbar wäre. Auch Enchytraeiden, die von DELAMARE et BOUGIS im Trottoir in Mengen festgestellt wurden (!), dürfen als Nahrungsquelle, insbesondere der Gamasinen, nicht unterschätzt werden.

Unsicher ist zwar noch die Nahrung von *Axelsonia littoralis*, mit der leider keine Fütterungsversuche mehr angestellt werden konnten. Es scheint jedoch vielleicht berechtigt, auch für diese Art vorläufig eine carnivore Ernährungsweise anzunehmen, wie sie von einigen thalassobionten Collembolen bereits bekannt wurde (STRENZKE 1955, p. 6).

Es wäre wünschenswert und sehr aufschlussreich, über die produktions biologischen Verhältnisse im Trottoir, insbesondere über die Stellung der verschiedenen marinen Faunenelemente im Rahmen des Nahrungszyklus der gesamten Trottoir-Biozönose nähere Einzelheiten zu erfahren!

ZUSAMMENFASSUNG

Untersucht wurde die terricole Fauna der von der Rotalge *Tenarea tortuosa* gebildeten Kalk-Trottoires in der Gezeitenzone der Côte des Albères. Es wurde eine artenarme, jedoch relativ individuenreiche charakteristische Kleinarthropodenfauna [Spinnen (1 Art), Milben (4), Pseudoskorpione (2), geophilomorphe Chilopoden (2 ?), Collembolen (1), Dipterenlarven (mindestens 3)] festgestellt. Die artmäßige Besiedlung der Trottoires erwies sich an verschiedenen Punkten der Côte des Albères als durchwegs gleichartig. Die Milben bilden mit durchschnittlich 90 % der gesamten terricolen Kleinarthropoden-fauna des Trottoirs die absolut dominierende Gruppe. Weitere quantitative Untersuchungsergebnisse, insbesondere über die Vertikalschichtung einzelner Arten, werden mitgeteilt. Einige wichtige im Trottoir wirkende ökologische Faktoren werden kurz besprochen.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGELIER (E.), 1950. — Recherches sur la faune des sables littoraux méditerranéens. *Vie et Milieu*, I, 185-190.
- ATTEMS (G.), 1929. — Geophilomorpha in *Das Tierreich.*, Myriapoda I, p. 388.
- BEIER (M.), 1956. — Ein neuer *Blothrus* (Pseudoscorp.) aus Sardinien, und über zwei Pseudoscorpione des westmediterranen Litorals. *Fragm. Ent. Roma.*, II, 7, 55-63.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.), 1950. — Collemboles marines de Banyuls. *Vie et Milieu*, I, 100-101.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE (C.), 1954. — Eaux souterraines littorales de la Côte catalane française. *Vie et Milieu*, V, 408-452.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE et BOUGIS (P.), 1951. — Recherches sur le trottoir d'algues calcaires effectuées à Banyuls pendant le stage d'été 1950. *Vie et Milieu*, II, 161-181.
- EVANS (G.-O.) u. BROWNING (E.), 1954. — Some inter-tidal mites from South-West England. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, I, 413-422.
- FAGE (L.), 1909. — Un nouveau type d'Araignée marine en Méditerranée, *Desidiopsis Racovitzai* n. gen. n. sp., *Arch. Zool. Exp.*, IX, N. et R., 75-84.
- FAGE (L.), 1924. — Remarques sur la distribution géographique des Araignées marines (*Desis, Desidiopsis*). *Congr. Ass. Fr. Av. Sci., Liège*, 977-982.
- FELDMANN (J.), 1937. — Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La Côte des Albères. *Rev. Algologique*, X, 1-139.
- HALBERT (J.-N.), 1915. — Clare Island Survey. Arachnida, Sect. II. Terrestrial and marine acari. *Proc. R. Irish Acad.*, XXXI, 39, 45-136.
- HALBERT (J.-N.), 1920. — The acarina of the seashore. *Ibid.*, XXXV, B, 106-152.
- HENNINGS (C.), 1903. — Zur Biologie der Myriapoden. I. Marine Myriapoden. *Biol. Zentralbl.*, XXIII, 720-730.
- PÉRÈS (J.-M.) et J. PICARD, 1952. — Les Corniches calcaires d'origine biologique en Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 4.
- STRENZKE (K.), 1955. — Collembola, in : *Die Tierwelt d. Nord- u. Ostsee*, XI. f. 2, p. 52.
- VERHOEFF (K.-W.), 1925. — Myriapoda-Chilopoda, in : *Bronn, Klass. u. Ordn. Tierr.*, V, 2, p. 725.
- WILLMANN (C.), 1939. — Terrestrische Acari der Nord- u. Ostseeküste. *Abh. Nat. Verein Bremen*, XXXI, 521-550.

LES ESPÈCES ET FORMES MÉDITERRANÉENNES DU GENRE *SERTULARELLA*

par J. PICARD

La détermination des espèces et formes du genre *Sertularella* a toujours été considérée comme fort délicate : seul un abondant matériel est susceptible de permettre une discrimination valable pour une région déterminée, et cela par suite de la grande variabilité de certaines espèces en fonction des facteurs écologiques. Mon matériel représente un très grand nombre de récoltes effectuées dans les divers biotopes méditerranéens, et ceci dans la quasi totalité du bassin méditerranéen occidental et en divers points du bassin méditerranéen oriental.

Il y a quelques années, j'avais déjà tenté [4] un premier essai de mise en ordre des huit *Sertularella* signalées en Méditerranée par les divers auteurs sous les noms de *lagenoides*, *mediterranea*, « *ellisi* », *fusiformis*, *fusiformis* var. *ornata*, *crassicaulis*, *polyzonias* et *gayi*. Cette première tentative était loin de me satisfaire entièrement et, de plus, elle comportait une mauvaise interprétation des formes connues sous les noms de *crassicaulis* et *polyzonias*. J'avais considéré comme étant des *crassicaulis*, et bien que leurs hydrocaules ne soient pas fasciculés, des colonies méditerranéennes à hydrothèques assez distantes les unes des autres et à gonothèques allongées : un examen approfondi m'a montré que ces colonies avaient une ramification alterne irrégulière (et non dichotome comme chez la vraie *crassicaulis*) et qu'elles ne différaient en rien des *S. polyzonias* de l'Atlantique. Depuis, j'ai récolté la vraie *crassicaulis* qui se rencontre çà et là dans les fonds coralligènes, et aussi dans les grottes sous-marines. C'est également dans les grottes sous-marines que se récolte une forme que j'avais précédemment attribuée à *polyzonias* en raison de la disparition, dans la quasi totalité des hydrothèques, des saillies marginales intrathécales : comme je le préciserai ci-après, cette

forme n'a, en réalité, rien de commun avec la vraie *S. polyzonias*, et elle doit être, ainsi que la forme *mediterranea*, rangée dans la même unité spécifique que les formes *lagenoides*, *ellisii*, *fusiformis* et *ornata*. Enfin, ayant réexaminé le matériel que j'avais cru pouvoir considérer comme constituant une transition entre *ornata* et *crassicaulis*, j'ai constaté qu'il s'agit simplement de deux colonies spécifiquement distinctes dont les hydrocaules étaient entremêlés.

Avant d'exposer en détail les nouveaux résultats obtenus, il convient tout d'abord de préciser l'importance spécifique réelle de certains caractères. Il est tout d'abord certain que beaucoup d'auteurs accordent à tort une valeur spécifique aux proportions et à la sculpture des gonothèques : en effet, en règle générale et pour une même espèce de *Sertularella*, les gonothèques sont d'autant plus allongées et accolées à l'hydrocaule que la colonie provient d'eaux plus profondes; cet allongement porte sur la partie proximale, toujours faiblement annelée ou même dépourvue d'annelures, de telle sorte qu'une gonothèque longue est souvent lisse sur plus de la moitié de sa longueur; divers stades de l'allongement des gonothèques et de l'intensité de leurs annelures se rencontrent souvent simultanément chez les diverses gonothèques d'une même colonie. Les gonothèques immatures n'ont ni dents, ni lèvres à leur extrémité distale. D'autre part, la structure interne des gonothèques matures et l'incubation dans un acrocyste ne paraissent présenter aucune différence appréciable chez les diverses *Sertularella* méditerranéennes. Chez certaines *Sertularella*, une fasciculation de l'hydrocaule est réalisée par l'adjonction à celui-ci de nombreux tubes stoloniques accolés et ne portant pas de thèques; ces tubes stoloniques apparaissent rapidement dès qu'un hydrocaule commence à s'édifier, et leur constance chez la totalité des colonies âgées de certaines espèces, alors que les colonies âgées d'autres espèces en sont toujours dépourvues, permet de considérer cette fasciculation comme propre à certaines espèces. Il s'agit cependant là d'un simple critère d'appoint, étant donné qu'il ne peut convenir à la détermination des très jeunes colonies. C'est également comme simple critère d'appoint que l'on doit considérer l'absence ou la présence de saillies marginales intrathécales aux hydrothèques : certaines espèces en sont constamment dépourvues, d'autres en sont presque constamment pourvues (à l'exception toutefois de certaines colonies dont le périsarc est remarquablement mince).

En examinant le plus grand nombre possible de colonies, j'ai remarqué que les hydrothèques, malgré la multiplicité des aspects qu'elles peuvent offrir, se classent cependant en deux groupes bien distincts. Dans un premier groupe, les hydrothèques tendent à avoir leur ouverture orientée vers la portion terminale de la colonie, d'où l'existence d'une nette cambrure distale sur le côté adcaulinaire de la paroi (fig. 1 a).

Dans un second groupe, les hydrothèques tendent à avoir leur ouverture orientée vers la portion basale de la colonie, d'où l'existence d'une nette cambrure distale sur le côté abcaulinaire de la paroi (fig. 1 b).

J'ai constaté que les colonies référables au premier type hydrothéal présentaient, sans qu'aucun autre caractère valable et constant puisse être retenu quant au port (faible ramification irrégulièrement

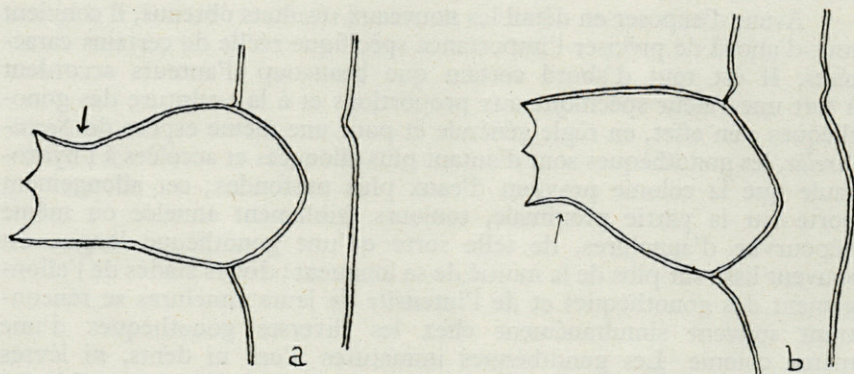


Fig. 1. — Schémas montrant la cambrure des hydrothèques :

- a) cambrure vers le haut (*Sertularella ellisii*);
- b) cambrure vers le bas (*S. gayi*, *S. crassicaulis*, *S. polyzonias*).

alterne, hydrocaules jamais fasciculés) ou quant aux gonothèques et à la coloration jaunâtre des tissus, des modifications secondaires nombreuses et variées des hydrothèques (fig. 3) suivant les conditions écologiques dans lesquelles leurs planula ont été amenées à se développer. Cependant, toutes les transitions possibles existent entre ces diverses modifications secondaires, dont on peut seulement dire que chacune d'entre elle prédomine dans un biotope déterminé. On doit donc réunir ces formes en une seule espèce, très variable en fonction des facteurs écologiques, et dont le nom le plus ancien qu'on puisse lui attribuer est celui de *S. ellisii* (MILNE-EDWARDS) 1836. L'espèce ainsi comprise possède une répartition cosmopolite et abonde en Méditerranée aux faibles profondeurs.

Quant aux colonies référables au second type hydrothéal, la variabilité des hydrothèques est si faible qu'aucune discrimination ne serait possible si d'importants caractères n'étaient fournis par le port et par les gonothèques (ce qui revient d'ailleurs à dire que la détermination des très jeunes colonies est particulièrement délicate). Trois espèces, analysées ci-après, peuvent ainsi être distinguées.

Il est tout d'abord facile d'isoler certaines colonies très caractérisées par leur ramification presque régulièrement alterne, les hydrocaules étant fasciculés (fig. 4 a), et par leurs gonothèques distinctement bilabiées

(fig. 2 *d*), alors que l'extrémité distale des gonothèques de toutes les autres *Sertularella* méditerranéennes est munie de dents coniques (fig. 2 *a*, *b* et *c*). La paroi des hydrothèques est souvent faiblement ridée. Cette espèce, qui n'est connue avec certitude qu'en Atlantique et en Méditerranée, vit dans cette dernière mer dans des eaux relativement profondes (« vases et graviers du large »). Elle doit porter le nom de *S. gayi* (LAMOUROUX), 1821.

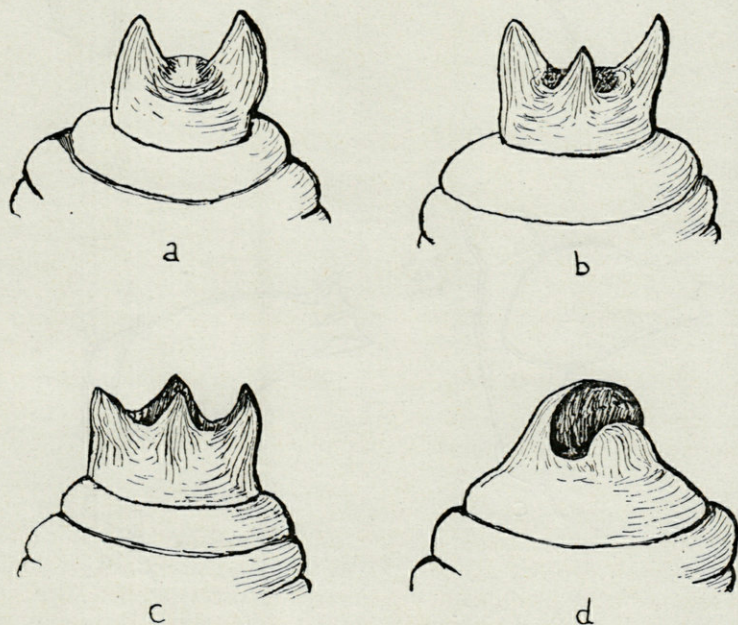


Fig. 2. — Ornementation de l'extrémité distale des gonothèques :

a, *b* et *c*, ouvertures encadrées de dents coniques, leur nombre pouvant varier de 0 à 5 sur les diverses gonothèques d'une même colonie (*Sertularella ellisii*, *S. crassicaulis* et *S. polyzonias*) ;

d, ouverture bilabée des gonothèques de *S. gayi*.

Un autre ensemble de colonies présente, lui aussi, des hydrocaules fasciculés, mais la ramification est rigoureusement dichotome (fig. 4 *b*) (l'hydrocaule se bifurque en deux rameaux ayant sensiblement la même longueur, et l'hydrothèque placée dans l'angle formé par les deux rameaux est exactement médiane). Cette espèce, qui forme de grosses touffes d'un blanc laiteux, est connue en Adriatique (Capocosto, Rovigno) et en Méditerranée occidentale (Naples, Bordighera, Monaco, Villefranche, Marseille, Sète), et elle n'a jamais été récoltée avec certitude en dehors

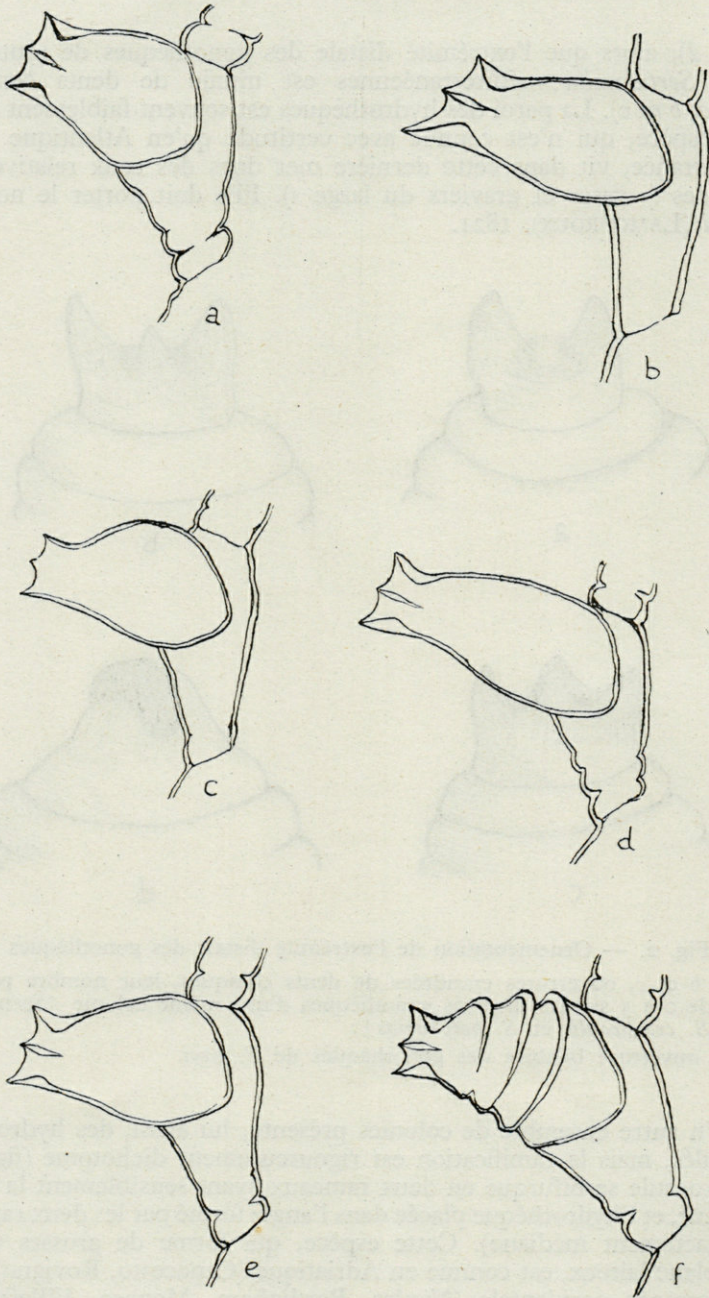


Fig. 3. — Variabilité des hydrothèques de *Sertularella ellisii* :
a, forme *lagenoides*; b, forme *mediterranea*; c, forme *spelea*; d, forme
ellisii (à hydrothèque longue); e, forme *ellisii* (à hydrothèque assez courte);
f, forme *ornata*.

du bassin méditerranéen. On la rencontre çà et là dans les fonds coralligènes et dans les grottes sous-marines de la roche littorale. Elle doit porte le nom de *S. crassicaulis* (HELLER) 1868.

Enfin, une dernière espèce groupe les colonies à hydrocaule jamais fasciculé, à ramification irrégulièrement alterne (fig. 4 c) donnant parfois l'impression d'une dichotomie : cependant les rameaux secondaires sont moins longs que l'hydrocaule dont ils sont issus, et l'hydrothèque placée dans l'angle entre l'hydrocaule primaire et le rameau secondaire n'est pas médiane, mais située sur l'hydrocaule primaire. Cette espèce, qui n'est connue avec certitude qu'en Atlantique et en Méditerranée, est fréquente en Méditerranée dans les fonds détritiques côtiers plus ou moins vaseux, et elle atteint son développement maximum dans la « gravelle » de Castiglione, sur les côtes d'Algérie. Elle doit conserver le nom de *S. polyzomias* (LINNÉ) 1758.

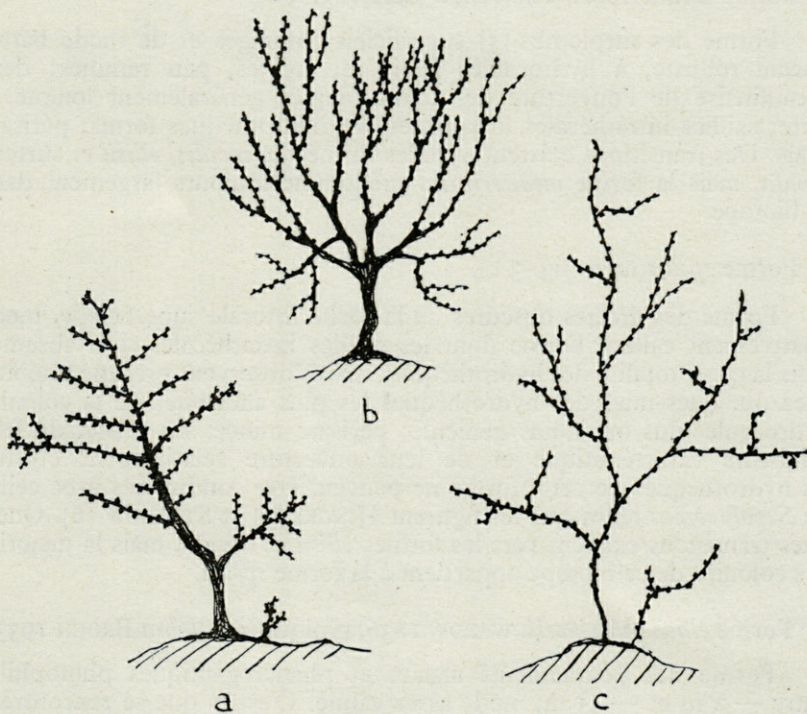


Fig. 4. — Port des colonies de *Sertularella* méditerranéennes ayant des hydrothèques référables à la fig. 1 b.

a, *S. gayi* (hydrocaule fasciculé, ramification alterne); b, *S. crassicaulis* (hydrocaule fasciculé, ramification dichotome); c, *S. polyzomias* (hydrocaule simple, ramification alterne très lâche et très irrégulière). (Grandeur nature.)

Il me faut maintenant revenir sur les diverses variations, en fonction des facteurs écologiques, présentées par *S. ellisii*.

a) Formes *lagenoides* STECHOW 1919 (fig. 3 a).

Forme épiphyte des Algues très superficielles de mode battu, sur roches bien éclairées. Très petite forme dont toutes les parties sont courtes et trapues; périsarc assez épais; saillies intrathécales marginales fortes; ouvertures des hydrothèques tendant fréquemment à s'orienter d'un même côté de l'hydrocaule; la gonothèque figurée par STECHOW [5] est immature, car, à maturité, on observe habituellement quatre dents terminales. Des transitions existent vers les formes *mediterranea* et *ellisii*, mais la forme *lagenoides* prédomine toujours largement dans ce biotope.

b) Forme *mediterranea* HARTLAUB 1901 (fig. 3 b).

Forme des surplombs [5] superficiels ombragés et de mode battu. Forme robuste, à hydrocaules droits et rigides, peu ramifiés; dent abcaulinaire de l'ouverture des hydrothèques généralement longue et forte; saillies intrathécales marginales des hydrothèques fortes; périsarc épais. Des transitions existent avec les formes *lagenoides*, *ellisii* et surtout *ornata*, mais la forme *mediterranea* prédomine toujours largement dans ce biotope.

c) Forme *spelea* nov. (fig. 3 c).

Forme des grottes obscures de la roche littorale superficielle, mode relativement calme. Forme dont les saillies intrathécales sont absentes dans la quasi totalité des hydrothèques, mais s'observent presque toujours chez quelques-unes des hydrothèques les plus anciennes de la colonie; hydrocaule plus ou moins géniculé; périsarc mince. En raison de leur cambrure caractéristique et de leur ouverture relativement étroite, les hydrothèques de cette forme ne peuvent être confondues avec celles de *S. polyzonias* telles que les figurent HINCKS [3] et STECHOW [6]. Quelques transitions existent vers les formes *ellisii* et *ornata*, mais la majorité des colonies de ce biotope appartient à la forme *spelea*.

d) Forme *ellisii* (MILNE-EDWARDS) 1836, typique (= *glabra* BROCH 1933).

Forme des peuplements algaux et phanérogamiques photophiles entre — 2 m et — 45 m, mode assez calme. C'est là que se rencontrent les colonies ayant les thèques les plus allongées (fig. 3 d) et se rapprochant le plus de la forme atlantique extrême *fusiformis* (HINCKS) 1861; d'autres colonies à thèques relativement courtes (fig. 3 e) ne diffèrent en rien de l'échantillon figuré sous le nom d'*ellisi* par STECHOW [6]. Cependant, dans ce biotope les colonies sont très variables non seulement quant aux

proportions des hydrothèques, mais aussi quant à la torsion des hydrocaules, à tel point qu'on trouve difficilement deux colonies identiques; saillies marginales intrathécales plus ou moins fortement développées; hydrocaules plus ou moins géniculés et ramifiés. Nombreuses transitions vers les formes *lagenoides*, *mediterranea*, *spelea* et *ornata*.

e) Forme *ornata* BROCH 1933 (fig. 3 f).

Forme des fonds coralligènes et peuplements assimilables (rhizomes des herbiers de Posidonies denses, grottes sous-marines vers — 15 m, etc...). Forme caractérisée par les fortes rides de la paroi des hydrothèques, ce qui rend souvent ces dernières difformes. Diverses transitions (toujours en des lieux plus ou moins ombragés) vers les formes *mediterranea*, *spelea* et *ellisii* ne sont pas rares; cependant, la forme *ornata* domine largement dans ce biotope à peuplement sciaphile.

La grande variabilité de cette espèce en fonction des facteurs écologiques, et cela à l'intérieur du district restreint que constitue la Méditerranée, laisse présager que d'abondantes récoltes systématiquement effectuées en diverses régions du globe permettront de lui rattacher de nombreuses formes voisines actuellement considérées comme spécifiquement distinctes.

En ce qui concerne les *Sertularella* des côtes européennes septentrionales, je puis préciser que l'espèce *S. ellisii* y est représentée dans les eaux superficielles par la forme typique et les formes *mediterranea* et *fusiformis*, et que les espèces *S. gayi* et *S. polyzonias* s'y rencontrent sous leur forme typique dans le matériel remonté par les dragues. Je considère *S. tenella* (ALDER) 1856 (dont *S. atlantica* STECHOW 1920 constitue une simple forme) comme une espèce distincte, et je n'ai pas d'opinion sur *S. rugosa* (LINNÉ) 1758 dont je n'ai pas encore pu examiner d'échantillons.

Faculté des Sciences de Marseille,
Station Marine d'Endoume.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) BROCH (H.), 1933. — Zur Kenntnis der Adriatischen Hydroidenfauna von Split-Arten und Variationen. *Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps Akademi i Oslo, I. - Mat.-Naturv. Klasse*, n° 4.
- (2) HARTLAUB (C.), 1900. — Revision der *Sertularella*-Arten. *Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften Hamburg*. Bd. XVI.
- (3) HINCKS (T.), 1868. — A History of the British Hydroid Zoophytes. London, 2 vol.

- (4) PICARD (J.), 1950. — Notes sur les Hydriaires méditerranéens. *Vie et Milieu*, t. I, f. 2.
- (5) STECHOW (E.), 1919. — Zur Kenntnis der Hydroidenfauna des Mittelmeeres, Amerikas und anderer Gebiete. *Zoologische Jahrbücher Abt. Syst.*, 42, 1920.
- (6) STECHOW (E.), 1923. — Zur Kenntnis der Hydroidenfauna des Mittelmeeres, Amerikas und anderer Gebiete. II. Teil. *Zoologische Jahrbücher. Abt. Syst.*, 47, 1924.

HELMINTHES DES ENVIRONS DE BANYULS

III. SUR TROIS ESPÈCES DE *CUCULLANUS* (Camallanoidea, Nematoda)

PARASITES DES POISSONS

par Yvonne CAMPANA-ROUGET et Alain-G. CHABAUD

Différentes récoltes effectuées par J. THÉODORIDÈS et nous-mêmes au Laboratoire Arago chez des Poissons de mer nous ont permis d'étudier un certain nombre de Nématodes appartenant au genre *Cucullanus* MUELLER 1777, tel qu'il a été défini par TORNQUIST en 1931 (pas de caecum intestinal, bouche dans l'axe du corps).

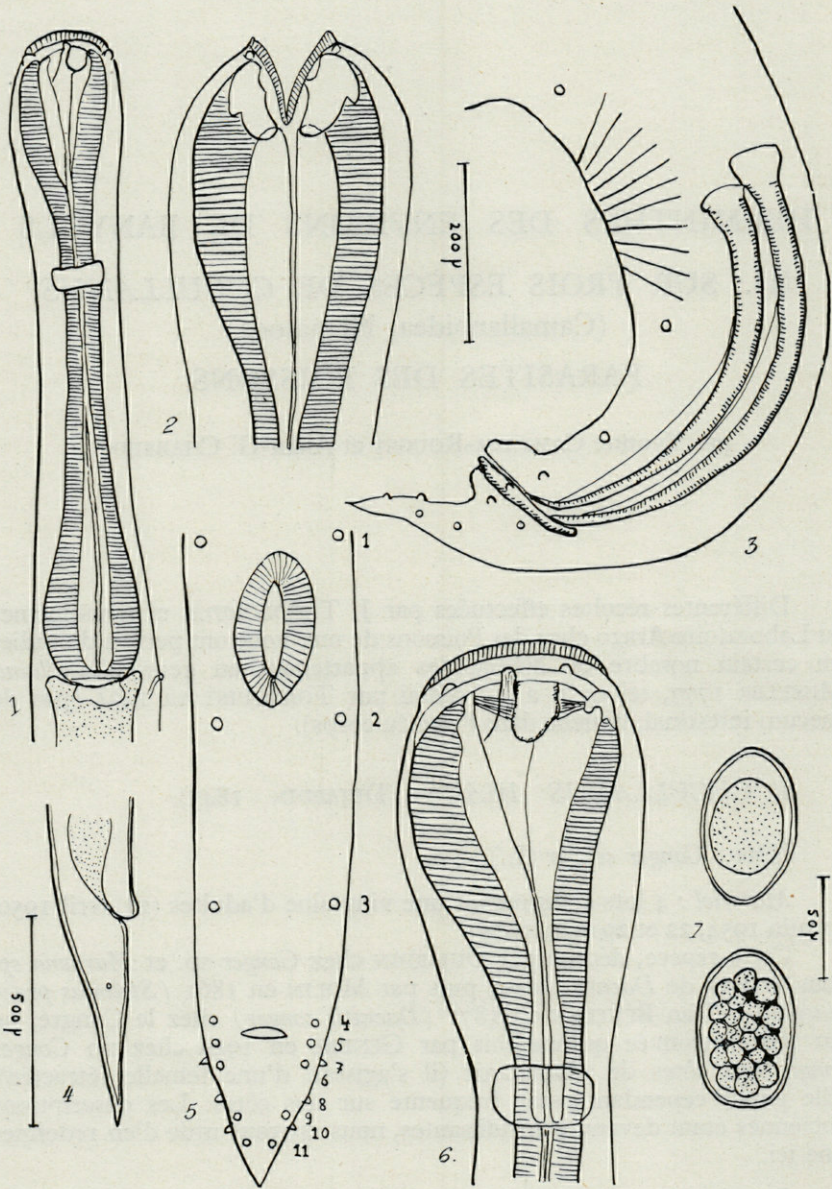
1° *CUCULLANUS HIANUS* (DUJARDIN 1845).

Hôte : *Conger conger* (L.).

Matériel : 4 lots comprenant une vingtaine d'adultes (21 avril 1950, 21 juin 1954, 22 et 29 mars 1955).

Cette espèce, décrite par DUJARDIN chez *Conger* sp. et *Muraena* sp. sous le nom de *Dacnitis hians*, puis par MOLIN en 1861 (*Stelmius praecinctus*) et Van BENEDEN en 1871 (*Dacnitis conger*) chez le Congre, ne fut plus retrouvée qu'une fois par GENDRE en 1926 chez un *Conger conger* des côtes de Mauritanie (il s'agissait d'une femelle rétractée). Elle paraît cependant assez fréquente sur nos côtes. Les descriptions anciennes étant devenues insuffisantes, nous croyons utile d'en redonner une ici.

Description : corps allongé, blanchâtre, aminci aux deux extrémités; la tête n'est pas renflée comme chez certaines espèces; les renflements antérieur et postérieur de l'œsophage sont égaux et relativement peu



prononcés. Le pore excréteur est au niveau de la fin de l'œsophage et les diérides lui sont nettement antérieures. La cuticule ne présente pas d'épaississements dans la région antérieure du corps.

— Structure buccale et œsophagienne : la lumière œsophagienne, en forme d'Y, est entourée par une paroi chitinoïde continue, qui présente six épaississements régulièrement disposés, deux étant subdorsaux, deux latéraux et deux subventraux. Les baguettes ainsi formées se terminent en arrière un peu avant la fin de l'œsophage; à la partie antérieure, elles s'élargissent et s'écartent les unes des autres, suivant la transformation de l'œsophage dont la lumière, triangulaire à l'origine s'allonge fortement dans le sens dorso-ventral; cette lumière est limitée en avant par un cadre chitinoïde au niveau duquel s'arrêtent les baguettes subdorsales. Ce cadre, entouré de fibres musculaires radiées, forme le plancher de la capsule buccale; l'ouverture buccale est également entourée par un cadre chitinoïde allongé dorso-ventralement, surmonté par un bourrelet cuticulaire assez épais portant sur sa face interne de nombreuses denticulations (60 à 70 de chaque côté). Dans l'espace situé entre les deux cadres et en rapport avec eux, se trouvent deux structures chitinoïdes réniformes, creuses, latéroventrales. Ces formations sont également reliées à l'extrémité pointue des baguettes subventrales et latérales (devenues ici latérodorsales) par des fibres musculaires en éventail bien visibles en vue latérale. L'existence de ces structures réniformes paraît être constante dans le genre *Cucullanus*, mais elles sont plus ou moins développées suivant les espèces : elles sont grandes chez *C. hians* et chez *C. lophii* n. sp. que nous étudions plus loin, mais chez *C. sp.* (voisin de *C. heterochrous* Rud. 1802), parasite de *Solea solea*, elles sont extrêmement réduites et ne sont visibles qu'en vue apicale profonde. Ce caractère devrait donc pouvoir servir dans une certaine mesure à l'identification des espèces.

— Mâle :

Longueur : 11 à 17 mm (les dimensions ci-dessous sont celles d'un ♂ de 15 mm).

Largeur : 400 μ .

Longueur de l'œsophage : 1,36 mm.

PLANCHE I

Fig. 1-7. — *Cucullanus hians*.

1 et 6, extrémité antérieure, vue latérale.

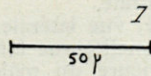
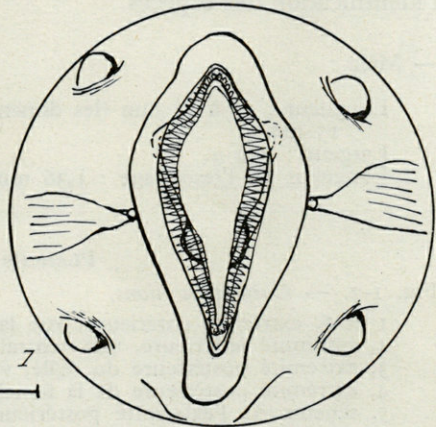
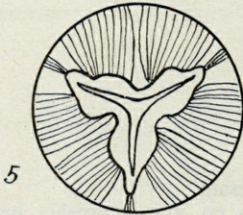
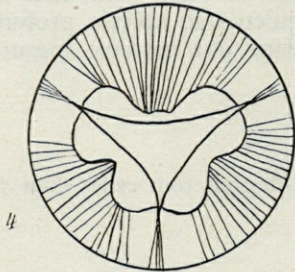
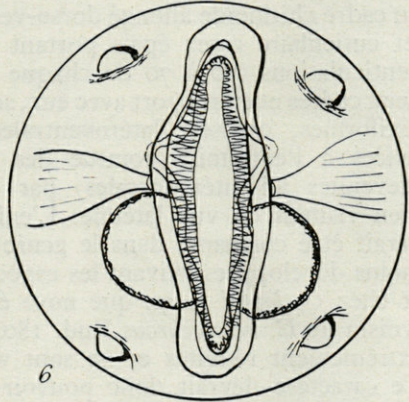
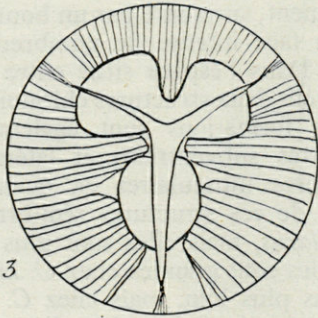
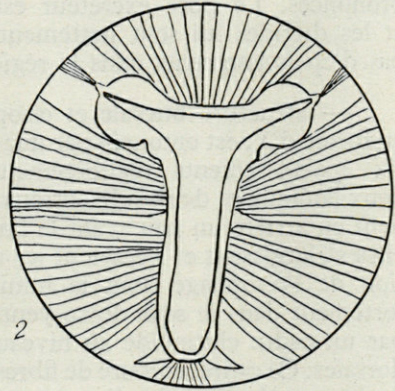
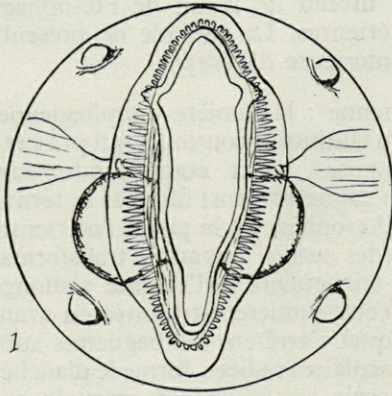
2, extrémité antérieure, vue ventrale.

3, extrémité postérieure du mâle, vue latérale.

4, extrémité postérieure de la femelle, vue latérale.

5, schéma de l'extrémité postérieure du mâle en vue ventrale, avec la numérotation des papilles.

7, œufs : en haut, œuf non segmenté; en bas, œuf au moment de la ponte.



Anneau nerveux à 0,475 mm de l'apex.
Diérides à 1,01 mm de l'apex.
Pore excréteur à 1,35 mm de l'apex.
Queue : 340 μ .
Milieu de la ventouse à 1,23 mm de l'extrémité postérieure.
Longueur des spicules : 1,26 mm.
Gubernaculum : 260 μ .

Le cloaque est très proéminent, à parois fortement chitinisées. Les spicules, égaux, sont ailés, trapus, leur extrémité proximale atteint le niveau du milieu de la ventouse.

Les papilles génitales sont au nombre de 11 paires : 3 préanales, les deux premières situées de chaque côté de la ventouse, à égale distance de cette dernière, la troisième un peu plus près du cloaque que de la deuxième. 4 paires adanales, les trois subventrales étant égales et à peu près équidistantes (le 2^e espace est parfois un peu plus petit que le premier). Nous exprimons cette relation, en suivant la numérotation indiquée sur la figure, par la formule suivante : (4-5) \geq (5-6). La paire latérale (7) est située entre 5 et 6, près de 6 : (5-7) $>$ (7-6).

4 paires postanales : 8 latérale, 9 et 10 au même niveau, la plus grosse étant subventrale, 11 subventrale.

— Femelle :

Longueur : 13,4 à 20,7 mm (les dimensions ci-dessous sont celles d'une ♀ de 18,06 mm).
Largeur : 400 μ .
Longueur de l'œsophage : 1,47 mm.
Anneau nerveux à 0,480 mm de l'apex.
Diérides à 1,03 mm de l'apex.
Pore excréteur à 1,48 mm.
Queue : 508 μ . Le diamètre post-anal = 1/3 de la longueur de la queue.
Vulve à 10,92 mm de l'extrémité antérieure, soit un rapport de 1,6/1.
Œufs : 80 μ \times 45 μ .

Nous allons donner maintenant les dimensions d'un lot également récolté chez *Conger conger*, que nous rapportons à *C. hians* malgré une grande différence de taille : il s'agit de formes juvéniles, les femelles

PLANCHE II

Fig. 1-5. — *Cucullanus hians*.

- 1, vue apicale montrant le rebord cuticulaire denticulé et, au-dessous, le cadre chitinoïde supérieur et les structures réniformes.
- 2, coupe au niveau du plancher de la capsule buccale, montrant le cadre chitinoïde inférieur.
- 3, 4 et 5, coupes de l'œsophage d'avant en arrière.
- 6, *Cucullanus lophii* n. sp., vue apicale.
- 7, *Cucullanus* sp., vue apicale.

n'ayant pas encore d'œufs, les mâles ayant des spicules à peine chitinisés. Toutes les dimensions sont plus faibles, mais nous n'avons pu trouver aucune différence morphologique importante.

— Mâle :

Longueur : 5 à 6 mm. (Nous donnons les dimensions d'un ♂ de 5,72 mm.)
Largeur : 240 μ .
Longueur de l'œsophage : 0,88 mm.
Anneau nerveux à 0,38 mm de l'extrémité antérieure.
Diérides à 0,59 mm " "
Pore excréteur à 0,78 mm " "
Queue : 0,29 mm.
Milieu de la ventouse à 0,820 mm de l'extrémité postérieure.
Longueur des spicules : 0,60 mm environ; atteignant ou dépassant le milieu de la ventouse.
Gubernaculum : 150 μ .

Papilles génitales : 3 paires préanales, les deux premières situées comme précédemment, la troisième un peu plus rapprochée de la deuxième que du cloaque. 4 paires adanales : (4-5) > (5-6); (5-7) = (7-6).

4 paires postanales : 8 latérale, 9 subventrale, 10 latérale très proche de 9, 11 subventrale.

— Femelle :

Longueur : 5,57-5,82 mm.
Largeur : 0,46 mm.
Longueur de l'œsophage : 0,90-1,10 mm.
Anneaux nerveux à 0,47 mm de l'apex.
Diérides à 0,59 mm de l'apex.
Pore excréteur à 0,76 mm de l'apex.
Queue : 0,32-0,42 mm.
Vulve à 3,33-3,73 mm de l'extrémité antérieure, soit un rapport de 1,56 à 1,67/1.

Ces différences entre formes juvéniles et formes mûres sont d'autant plus frappantes que, chez ces dernières, les variations sont très faibles : c'est ainsi que TÖRNQUIST (1931) a pu établir une partie de sa diagnose selon la taille des espèces, les uns de plus de 5 mm, les autres de moins de 5 mm.

— Autres espèces décrites chez les Apodes :

DUJARDIN décrit, en 1845, chez *Muraena conger*, sous le nom de *Stelmium praecinctus*, un nématode dont la tête est « en partie rétractile, comme tronquée et entourée d'un bord saillant formé par un pli du tégument », la vulve peu en avant de l'anus, la queue brusquement amincie. Ces caractères ont fait dire à GENDRE (1927) qu'il s'agissait plus probablement d'un *Proleptus* que d'un *Cucullanus*; cette hypothèse est fort plausible, mais non vérifiable. MOLIN, en 1861, récolte des

Cucullans chez un Congre à Trieste et les assimile à *Stelmus praecinctus* ainsi que DRASCHE (1882) qui redécrit les exemplaires de MOLIN : chez un mâle de 15 mm les spicules ont 1,12 mm, les papilles sont disposées à peu près comme chez *C. hians*, seule la 7^e paire est postérieure à la 6^e au lieu de lui être légèrement antérieure. Les différences étant minimes, étant donné qu'il s'agit du même hôte et de la même région, nous croyons préférable de faire tomber *Stelmus praecinctus* en synonymie.

VAN BENEDEN (1870) cite comme espèce nouvelle *Dacnitis conger*, sans en donner aucune figure ni description. Pour débarrasser la littérature d'un *nomen nudum*, on peut, comme l'a fait TÖRNQUIST, assimiler cette espèce à *C. hians*.

BARRETO (1922) crée un nom nouveau, *Cucullanus stossichi* pour une espèce décrite par LINTON en 1904 et 1907 sous le nom d'*Heterakis foveolata* (RUD. 1809) en Amérique. Il s'agit probablement d'un mélange d'espèces, car les hôtes cités sont très divers, comprenant des Apodes, des *Serranidae*, etc... Les figures données par LINTON sont assez comparables à *C. hians* ; mais comme on ne sait pas si ce sont les spécimens d'apodes qui sont représentés, il vaut mieux conserver *C. stossichi* comme *sp. inquir.*

BAYLIS (1927) décrit chez un Apode australien, « Reef eel » (? *Gymnothorax pictus*), un *Cucullanus australiensis* assez proche de *C. hians* : les dimensions sont à peu près les mêmes, mais l'anneau nerveux et les diérides sont plus éloignés de l'extrémité antérieure, bien que l'œsophage soit de même taille ; en outre, la 7^e paire de papilles est nettement postérieure à la 6^e. Dans ce cas, l'hôte et la région étant différents, *C. australiensis* peut être considérée comme une espèce distincte.

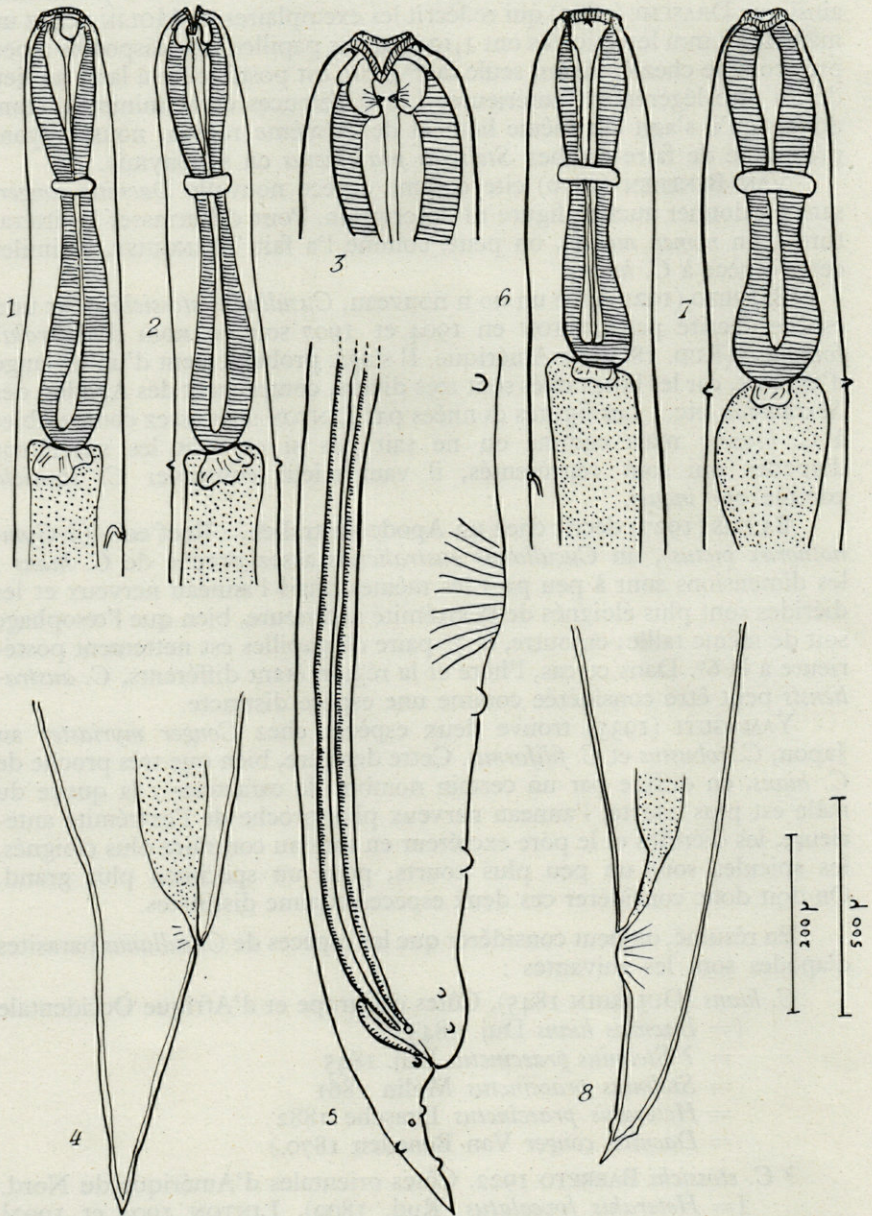
YAMAGUTI (1935) trouve deux espèces chez *Conger myriaster* au Japon, *C. robustus* et *C. filiformis*. Cette dernière, bien que très proche de *C. hians*, en diffère par un certain nombre de caractères : la queue du mâle est plus courte, l'anneau nerveux plus proche de l'extrémité antérieure, les diérides et le pore excréteur en sont au contraire plus éloignés, les spicules sont un peu plus courts, pour un spécimen plus grand. On doit donc considérer ces deux espèces comme distinctes.

En résumé, on peut considérer que les espèces de *Cucullanus* parasites d'apodes sont les suivantes :

- C. hians* (DUJARDIN 1845), Côtes d'Europe et d'Afrique Occidentale
(= *Dacnitis hians* Duj. 1845.
= ? *Stelmus praecinctus* Duj. 1845
= *Stelmus praecinctus* Molin 1861
= *Heterakis praecinctus* Drasche 1882
= *Dacnitis conger* Van Beneden 1870.)

? *C. stossichi* BARRETO 1922. Côtes orientales d'Amérique du Nord.
[= *Heterakis foveolatus* (Rud. 1809), LINTON 1904 et 1907]

Espèce douteuse, comportant sans doute un mélange de plusieurs espèces.



C. australiensis BAYLIS 1927, Côtes d'Australie.

C. filiformis Yamaguti 1935, Côtes du Japon.

C. robustus Yamaguti 1935, Côtes du Japon.

2° *CUCULLANUS LOPHII* nov. sp.

Hôte : *Lophius piscatorius* L.

Matériel : 1 mâle, 2 femelles (mars 1955).

Description : espèce de taille médiocre, coloration blanc-jaunâtre.

Cuticule mince, sans épaisissements. Les deux renflements œsophagiens sont égaux et relativement peu prononcés. Les diérides, parfois asymétriques, sont au niveau de la fin de l'œsophage ou légèrement en arrière, le pore excréteur nettement plus postérieur.

Les structures chitinoïdes réniformes de la capsule buccale sont très développées.

— Mâle :

Longueur : 6,76 mm.

Largeur : 0,25 mm.

Longueur de l'œsophage : 0,92 mm.

Anneau nerveux à 0,365 mm de l'extrémité antérieure.

Diérides à 0,850 et 0,945 mm »

Pore excréteur à 1,128 mm de l'extrémité antérieure.

Queue : 160 μ .

Milieu de la ventouse à 0,710 mm de l'extrémité postérieure.

Longueur des spicules : 1,93 mm.

Gubernaculum : 0,110 mm.

PLANCHE III

Fig. 1-5. — *Cucullanus lophii* n. sp.

1, Extrémité antérieure, vue latérale.

2, » » » vue ventrale.

3, » » » » »

4, queue de la femelle.

5, extrémité postérieure du mâle, vue latérale.

Fig. 6-8. — *Cucullanus* sp.

6, extrémité antérieure, vue latérale.

7, » » » vue dorso-ventrale.

8, queue de la femelle.

Échelle des 200 μ pour les fig. 1, 2, 6 et 7.

Échelle des 500 μ pour les fig. 3, 4, 5 et 8.

Papille génitales : la première paire préanale est assez loin en avant de la ventouse, la troisième est plus près de la deuxième que du cloaque. Adanales : les 3 paires subventrales sont de même taille ; (4-5) < (5-6). 5 est un peu plus ventrale que les autres ; la paire latérale est au niveau de 5. 4 paires postanales : 8 subventrale, 9 subdorsale, 10 latérale, 11 subventrale.

Cloaque peu proéminent.

— Femelle :

Longueur : 8,45 mm.

Largeur : 0,32 mm.

Longueur de l'œsophage : 1,02 mm.

Anneau nerveux à 0,400 mm de l'extrémité antérieure.

Diérides à 1,05 mm » » »

Pore excréteur à 1,20 » » »

Vulve à 5,2 mm . » » »

Queue : 0,300 mm. Diamètre postanal > 1/3 de la longueur de la queue.

Œufs : 70-77 μ \times 51-62 μ .

— Discussion : LINTON, en 1901, signale la présence de *Cucullanus globosus* Zeder chez *Gadus callarias* et *Lophius piscatorius*. *C. globosus* a été mis par la suite en synonymie avec *C. cirratus* Mueller ; il est assez peu probable que la même espèce se trouve chez des Poissons aussi différents ; la description et les dessins ne permettent pas de statuer sur ce point. D'après les dimensions données : longueur du mâle, 12 mm, longueur des spicules 1 mm, il ne s'agit sûrement pas de notre espèce. Aucun autre *Cucullanus* n'a été, à notre connaissance, signalé chez la Baudroie.

Nos spécimens se distinguent facilement de la plupart des espèces connues par la disposition particulière des papilles génitales et par la longueur des spicules (1,93 mm) qui dépassent considérablement le niveau de la ventouse. En général, les spicules sont en effet compris entre 0,60 et 1,20 mm. Chez *C. longipapillatus* OLSEN 1952 (parasite de *Melichtys buniwa* et *Balistes vidua*, Iles Hawaii), ils atteignent 2,24 à 2,82 mm et chez *C. heterodonti* JOHNSTON et MAWSON 1943 (parasite de *Heterodontus philippi*) ils mesurent 3,2 mm. *C. longipapillatus* diffère de *C. lophii* par la présence de très longues papilles céphaliques, un œsophage court une distance plus faible de l'anneau nerveux et des diérides à l'extrémité antérieure. *C. heterodonti* est une espèce beaucoup plus grande et le pore excréteur est situé juste en arrière de l'anneau nerveux.

3° *CUCULLANUS* sp.

Hôte : *Solea solea* (L.).

Matériel : 3 femelles (9 avril 1955).

Description : Corps blanchâtre, extrémité antérieure peu amincie, tête non renflée. Le renflement antérieur de l'œsophage est légèrement plus proéminent que le renflement postérieur. Les diérides sont au niveau de la fin de l'œsophage et le pore excréteur est nettement postérieur. La cuticule est un peu amincie vers l'avant.

Les structures réniformes de la capsule buccale sont extrêmement réduites.

L'extrémité antérieure des baguettes œsophagiennes, non repliée, atteint le bord libre du bourrelet périoral.

Longueur : 7,5 à 8,23 mm. (Les dimensions ci-dessous sont celles d'une ♀ de 8,23 mm de long).

Largeur : 0,35 mm.

Longueur de l'œsophage : 0,81 mm.

Anneau nerveux à 0,36 mm de l'extrémité antérieure.

Diérides à 0,81 mm " "

Pore excréteur à 1,06 mm " "

Vulve à 5,12 mm " "

Rapport : 1,6/1.

Queue : 0,272 mm. Diamètre post-anal = 1/3 de la longueur de la queue.

Œufs : 61-67 × 38 μ.

Discussion : les différentes espèces de *Cucullanus* anciennement trouvées chez des Soles ont toutes été rapportées finalement à *C. heterochrous* RUDOLPHI 1802; TÖRNQUIST a fait une étude très poussée de cette espèce qui paraît très largement répandue chez les Pleuronectes d'Europe et d'Afrique. En 1932, BAYLIS trouve chez *Rhombosolea* sp. de Nouvelle-Zélande une espèce nouvelle, *C. antipodeus*, qu'il considère comme très proche de *C. heterochrous*, peut-être même comme une race locale ou une variété. Les œufs seraient embryonnés, ce qui n'est pas la règle chez les Cucullans. Les spicules sont courts : 0,45 à 0,50 mm au lieu de 0,84 à 1,33 mm chez *C. heterochrous*; nous pensons donc qu'il s'agit bien de deux espèces distinctes.

Nos spécimens sont, eux aussi, extrêmement proches de *C. heterochrous*. Cependant ils en diffèrent par un certain nombre de points qui sont les suivants :

1° Le renflement antérieur de l'œsophage est toujours donné comme beaucoup plus important que le renflement postérieur chez *C. heterochrous*; ici il est à peine plus gros que le renflement postérieur et l'ensemble de l'œsophage est assez massif.

2° Les diérides sont situées au niveau de la fin de l'œsophage et le pore excréteur nettement plus en arrière chez nos exemplaires; chez *C. heterochrous*, les premières sont situées entre l'anneau nerveux et la fin de l'œsophage, le second à la fin de l'œsophage.

3° La queue est un peu plus longue ici et le diamètre postanal = le $\frac{1}{3}$ de la longueur de la queue alors qu'il dépasse le $\frac{1}{3}$ de la longueur chez *C. heterochrous*.

4° Les œufs sont un peu plus petits.

Les autres mensurations sont très voisines. Étant donné la constance habituelle des caractères pour une espèce donnée, nous sommes tentés de penser que notre espèce, bien que très voisine de *C. heterochrous*, est une espèce distincte, ou au moins une variété; nous préférons cependant la laisser provisoirement comme *species inquirenda*, en attendant de pouvoir étudier le mâle.

RÉSUMÉ

Trois espèces de *Cucullanus* parasites de Poissons méditerranéens sont décrites.

La morphologie de *C. hians* (DUJARDIN 1845) est précisée; les mensurations des adultes et de formes juvéniles sont données.

Une nouvelle espèce, *C. lophii*, est décrite chez *Lophius piscatorius*. Elle est caractérisée par des spicules très longs et une disposition particulière des papilles génitales.

Une autre espèce est décrite chez *Solea solea*, elle est très proche de *C. heterochrous* Rud. 1802. Elle est laissée comme *Cucullanus* sp. jusqu'à la découverte du mâle.

BIBLIOGRAPHIE

- BARRETO (A.-L. de B.), 1922. — Revisao da familia *Cucullanidae* Barreto, 1916. *Mem. Inst. Osw. Cruz*, XIV, p. 68-87, pl. 33-46.
- BAYLIS (H.-A.), 1927. — Some new parasitic Nematodes from Australia. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Sér. 9, XX, p. 214-225.
- BAYLIS (H.-A.), 1932. — A new Nematode of the genus *Cucullanus* from New Zealand. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Sér. 10, IX, p. 174-177.
- DRASCHE (R. von), 1882. — Revision der in Nematoden-Sammlung des K.K. Zoologischen Hofcabinetes befindlichen Original-Exemplare Diesing's und Molin's. *Verhandl. K.K. Zool. Bot. Gesellsch.*, XXXII, 1883, p. 117-138.
- DUJARDIN (F.), 1845. — Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux. Paris.
- LINTON (E.), 1901. — Parasites of Fishes of the Woods Hole Region. *U. S. Fish Commission Bull. for 1899, 1901*, p. 405-492.

- LINTON (E.), 1905. — Parasites of Fishes of Beaufort, North Carolina. *Bull. Bur. Fish.* for 1904, XXIV, p. 321-428, pl. 1-34.
- LINTON (E.), 1907. — Notes on Parasites of Bermuda Fishes. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, XXXIII, p. 85-126, pl. 1-14.
- GENDRE (E.), 1927. — Parasitologia mauritanica. Nématodes parasites de Poissons de la côte de Mauritanie. 1^{re} note. *Bull. Com. Étude Hist. et Scient. de l'A.O.F.*, IX, n° 3, p. 1-15.
- JOHNSTON (T.-H.) et MAWSON (P.-M.), 1943. — Some Nematodes from Australian Elasmobranchs. *Trans. Roy. Soc. S. Austr.*, LXVII, p. 187-190.
- MOLIN (R.), 1861. — Prodrömus Faunae helminthologicae venetae adjectis disquisitionibus anatomicis et criticis. *Deutschr. Kaiserl. Akad. Wissensch. Math. Naturw. Classe.* Bd 19, Wien.
- OLSEN (L.-S.), 1952. — Some Nematodes parasitic in marine Fishes. *Publ. Inst. Marine Sci., Univ. of Texas*, II, n° 2, p. 175-214.
- TÖRNQUIST (N.), 1931. — Die Nematoden familien *Cucullanidae* und *Camallanidae*. *Meddel. fr. Göteborg Mus. Zool. Avdeln.*, LV, sér. B, Band 2, n° 3, p. 1-441, pl. 1-17.
- VAN BENEDEN (P.-J.), 1870. — Les Poissons des côtes de Belgique, leurs parasites et leurs commensaux. *Mém. Acad. Roy. Sc. de Belg.*, XXXVIII, p. 1-100.
- YAMAGUTI (S.), 1935. — Studies on the Helminth Fauna of Japan. Part. 9. Nematodes of Fishes, I. *Japan. J. Zool.*, VI, n° 2, p. 337-386.

ÉLEVAGE DE *DAPHNIA MAGNA* SUR POLLEN

par Maurice VUILLAUME

*Chargé de Recherches au Centre National de la Recherche Scientifique
Centre de Recherches Hydrobiologiques de Gif-sur-Yvette*

L'étude d'élevage rationnel de Cladocères a depuis longtemps déjà fait l'objet de travaux multiples. Nous ne rappellerons ici que deux travaux relatifs à ce sujet : celui de A. PACAUD (1949) (1) où nous trouvons rappelés les buts de ces recherches et une bibliographie s'y rapportant. Il préconise avec des résultats satisfaisants, des élevages combinés Mollusques-Cladocères, les Cladocères utilisant les produits d'excrétion des Mollusques et ceux-ci favorisant sans doute le développement d'Algues et Bactéries utilisées par les Daphnies. Un autre travail traitant de ce problème, est celui de M. LEFÈVRE (1942) qui fait des élevages de *Daphnia magna* et *D. pulex* sur Chlorelles seules. Après un an, la prolifération continue. Ce problème, bien que déjà très ancien, n'est pas résolu entièrement et nous avons pensé y apporter une certaine contribution en nous servant d'un produit naturel qui, au cours de l'élevage, nous a donné des résultats satisfaisants, et qui se répand abondamment chaque année dans les eaux de toutes sortes : le pollen.

La quantité de pollen qui tombe dans un étang apporte à la microfaune une nourriture très abondante. Nous reproduisons sur la figure n° 1 un diagramme obtenu par M. VAN CAMPO (2) qui s'est occupé de cet important problème dans la Seine et dans les étangs du Bois de Boulogne, montrant l'abondance de cet apport. Les chiffres donnés en ordonnées sur le graphique correspondent aux nombres de grains de pollen récoltés par centimètre carré en 48 heures sur des lames de verre enduites de gélatine glycélinée.

Nous ne rappellerons pas ici les propriétés du pollen, nous signalerons seulement qu'il tend de plus en plus à entrer directement dans l'alimentation humaine et que c'est un produit pharmaceutique naturel utilisé en diététique pour ses propriétés reconstituantes. Actuellement il est récolté systématiquement par les Apiculteurs. La récolte faite au

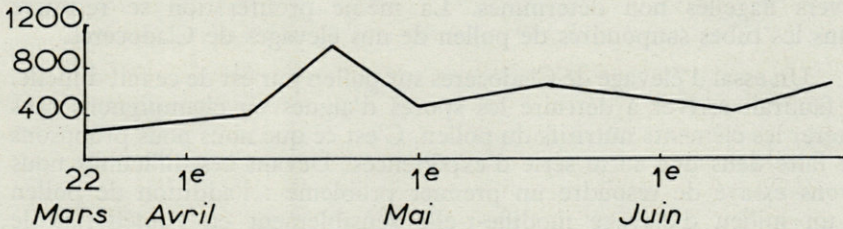


Fig. 1. — Nombres de grains de pollen récoltés sur des lames enduites de gélatine glycerinée par M. VAN CAMPO. En ordonnées, les densités polliniques.

cours de la dernière saison apicole, s'élève à plusieurs tonnes. A la Station de Recherches Apicoles de Bures-sur-Yvette, des souris ont été nourries pendant plusieurs mois avec du pollen et de l'eau exclusivement sans manifester aucune carence. Nous avons alors essayé de réaliser les mêmes expériences avec des Cladocères et de faire des élevages de *Daphnia magna* en les nourrissant de pollen seulement.

TECHNIQUES

Nous avons utilisé des pelotes de pollen récoltées par les Abeilles et prélevées à l'entrée d'une ruche au moyen d'une trappe à pollen. Ces pelotes sont écrasées sur un tamis fin. On saupoudre la surface du récipient qui contient l'élevage de Daphnies. Nous n'avons pas déterminé les pollens utilisés; signalons toutefois parmi eux une prédominance de pollens de crucifères. Ce ne sont pas là les pollens anémophiles qui sont généralement transportés par le vent dans les mares ou les étangs. L'expérience est à reprendre en sélectionnant les pollens et avec différentes espèces de Cladocères, notre but essentiel étant de réaliser la même expérience que celle faite avec des souris.

Tout au début de l'expérience, nous nous sommes rendus compte de la présence dans le pollen d'une source d'erreur importante. Avec lui nous apportons une multitude de spores d'algues et de champignons qui ne tardent pas à se développer dans le milieu d'élevage. On s'en rend compte facilement en plaçant deux séries de bocaux contenant de l'eau distillée aérée dans des conditions de température et de lumière identiques. Quand nous saupoudrons la surface de l'eau d'une des séries

avec du pollen tamisé finement, l'autre ne renfermant que de l'eau pure, après moins d'un mois, une végétation abondante envahit les bocaux contenant le pollen, le liquide devient aussi vert qu'une culture de Chlorelles, tandis que l'eau de l'autre série reste limpide. Dans la série ensemencée, nous avons trouvé une prolifération de Chlorelles, Euglènes, *Chlamydomonas*, Bactéries filamenteuses, filaments de Champignons et divers flagellés non déterminés. La même prolifération se retrouve dans les tubes saupoudrés de pollen de nos élevages de Cladocères.

Un essai d'élevage de Cladocères sur pollen pur est de ce fait difficile. Il faudrait arriver à détruire les spores d'algues ou champignons sans altérer les éléments nutritifs du pollen. C'est ce que nous nous proposons de faire dans une autre série d'expériences. Devant ces difficultés nous avons essayé de résoudre un premier problème : l'addition de pollen à un milieu d'élevage modifie-t-elle sensiblement en l'améliorant le rendement d'un élevage de Cladocères? D'autre part, le pollen et les impuretés qu'on introduit obligatoirement avec lui et dont il favorise la prolifération suffit-il au développement de ces Cladocères? Pour faire cette expérience, nous avons placé une grosse *Daphnia magna* dont la poche incubatrice était pleine d'embryons dans chacun des tubes de plusieurs séries : dans une première série nous donnions du pollen seul; dans une deuxième série, des Chlorelles, et dans une troisième série, des Chlorelles et du pollen. Régulièrement nous comptons le nombre de Daphnies dans chacun des tubes.

RÉSULTATS OBTENUS

Nos premiers essais sur pollen seul n'ont donné que des résultats négatifs tandis que sur pollen et Chlorelles et sur Chlorelles seules les Daphnies vivaient et se multipliaient. L'échec était dû à la trop grande quantité de pollen utilisé. Il se putréfie très vite et les Cladocères meurent asphyxiés. Cet inconvénient ne se produit pas avec pollen et Chlorelles car les algues vertes enrichissent constamment le milieu en oxygène, et le rendent propre à la vie de l'élevage.

Pour toutes nos expériences, nous avons utilisé de l'eau aérée naturellement, prélevée dans des flacons de 5 litres dans lesquels s'étaient développées des algues vertes. Cette eau était filtrée avant l'emploi afin d'éliminer toutes les algues et champignons qu'elle aurait pu contenir. Elle se conserve ainsi indéfiniment, limpide, sans qu'aucune végétation ne s'y développe. Nous avons alors réduit considérablement les quantités de pollen utilisé. Dans chacun des cas, pour une profondeur de 10 cm, le film de pollen très fin obtenu en saupoudrant la surface de l'eau, ne doit recouvrir celle-ci complètement. Nous ne pouvons pas dépasser un milligramme pour 40 cm³ d'eau, soit 1 g pour 40 litres.

Le meilleur rendement en Cladocères a toujours été obtenu avec le mélange pollen-Chlorelles. Il est multiplié par 3 environ par rapport aux Chlorelles seules comme le montre le graphique n° 2. Quant aux résultats obtenus avec pollen seul, compte tenu de la remarque que nous avons faite auparavant, ils sont assez irréguliers sans que nous puissions actuellement expliquer cette irrégularité. L'état physiologique des

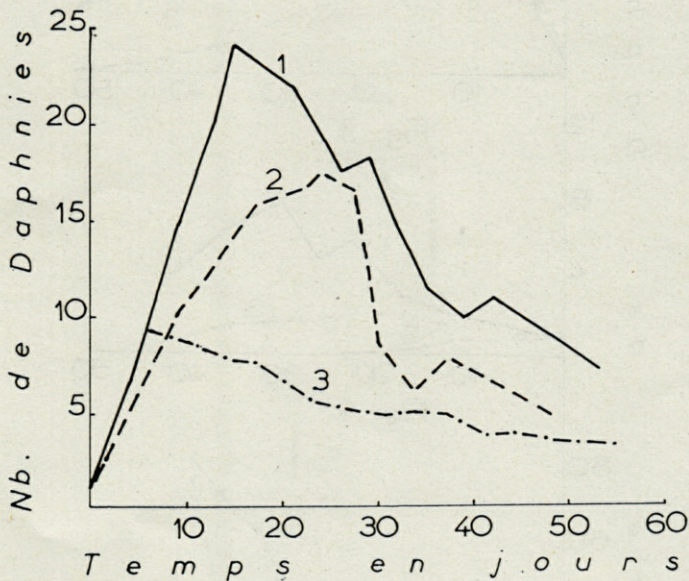


Fig. 2. — Rendement d'un élevage de Daphnies en fonction du temps, dans des tubes contenant 40 cc d'eau.

- Courbe n° 1 : sur mélange pollen-Chlorelles;
- » n° 2 : sur pollen seul;
- » n° 3 : sur Chlorelles seules.

Daphnies, qu'il est difficile d'apprécier au moment de la mise en expérience, est peut-être une cause de cette anomalie; les Daphnies étant plus ou moins aptes à utiliser le pollen. Cette irrégularité serait atténuée avec le mélange pollen-Chlorelles, les chlorelles seules pouvant suffire à maintenir en vie l'élevage. Nous avons essayé de parer à cet inconvénient en ensemençant les tubes un certain temps avant d'y mettre les Daphnies (fig. 4). Là encore, nous avons eu des résultats irréguliers, allant d'une forte mortalité à une prolifération étonnante approchant celle obtenue avec le mélange Chlorelles-pollen.

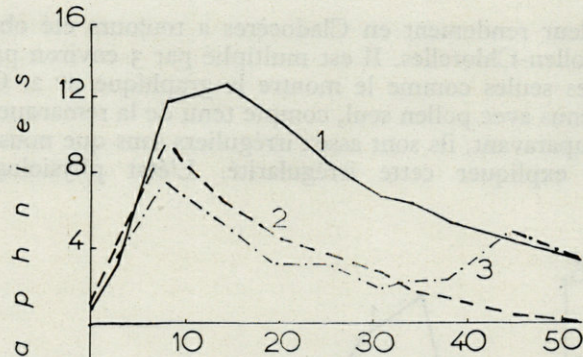


Fig : 3

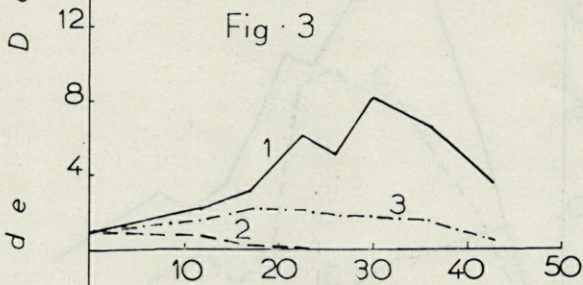


Fig : 4

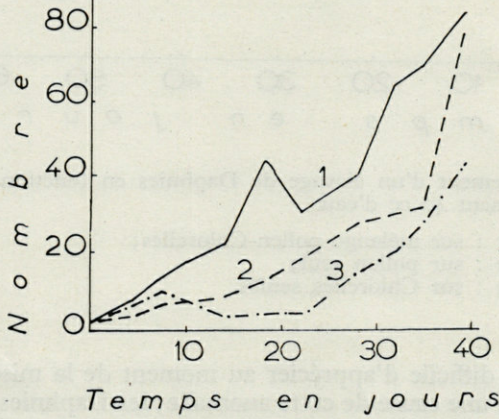


Fig : 5

Fig. 3. — Même légende que pour la fig. 2, mais élevages faits dans des tubes contenant 10 cc. La Daphnie mère étant introduite en même temps que l'apport initial de nourriture.

Fig. 4. — Même légende qu'en 3. La Daphnie mère étant introduite huit jours après l'apport initial de nourriture.

Fig. 5. — Même légende que pour la fig. 2, mais élevages faits dans 400 cc d'eau.

L'action du pollen ajouté aux Chlorelles est cependant toujours très nette. Nous introduisons la Daphnie mère 8 jours après l'apport de nourriture. Il semble ici que le pollen n'agisse pas directement, mais en favorisant le développement des Chlorelles. Ceci est surtout net avec le pollen seul, où l'élevage périclité immédiatement. Seul le pollen frais serait ingéré, ou bien sa putréfaction rapide rendrait le milieu impossible au développement des Daphnies.

Ces expériences, sauf la dernière citée, étaient faites avec des tubes de 40 cm³. Des expériences faites avec des récipients plus petits (10 cm³) comme dans le cas précédent, nous donnent des résultats comparables (fig. 3). La mortalité observée après 15 jours dans les tubes de 10 cm³ et après 20 jours dans les tubes de 40 cm³ s'explique par un manque d'oxygène, le nombre de Cladocères étant trop important pour le volume d'eau qui les contient. Il serait bon de faire, au cours de l'expérience, des dosages d'oxygène dissous. Cette hypothèse semble toutefois se vérifier si l'on considère les résultats obtenus dans des récipients de 400 cm³ (fig. 5) où, après 40 jours, la prolifération des Cladocères est tellement importante que tout comptage est devenu impossible, le nombre de Daphnies continuant à s'accroître bien après. (Nous avons compté au 38^e jour plus de 240 Cladocères.) Signalons que dans les petits tubes (10 cm³), le nombre maximum d'individus a été de 15, et dans les tubes de 40 cm³ nous en avons obtenu 45 dans des délais voisins. Le 15^e jour par exemple, nous avons les nombres suivants dans les différents cas :

	Pollen seul	Pollen + Chlorelles	Chlorelles seules
10 cc	7,5	13	6
40 cc	18	21	8,5
400 cc	9	28	3,8

Les données de ce tableau mettent en évidence à la fois un manque d'oxygène et une dispersion plus ou moins grande de la nourriture. Si nous superposons les courbes des figures 2, 3, 5, nous voyons qu'elles coïncident jusqu'au moment où nous comptons 12 Daphnies dans les tubes de 10 cm³ et 20 à 25 dans les tubes de 40 cm³. C'est à partir de ce moment que l'oxygène manquant, la prolifération diminue, le nombre d'individus par élevage tendant vers son maximum. A titre d'indication seulement, signalons les résultats obtenus dans des flacons de 5 litres et dans les bacs contenant 30 litres d'eau. Après 7 semaines, sans avoir renouvelé l'apport en pollen et en algues nous avons compté dans les flacons de 5 litres, une moyenne de 248 Daphnies par flacon ayant reçu du pollen et des algues pour 85 dans ceux contenant seulement des algues.

Un autre essai fait dans des bacs de 30 litres nous montre, là encore, une prolifération beaucoup plus importante dans ceux contenant pollen et Chlorelles.

Signalons que la paroi des flacons, grands ou petits, ayant reçu du pollen sont fortement colorés en vert par une prolifération importante d'algues. Il en est de même du liquide contenu dans ces flacons tandis qu'il n'en est rien dans les flacons où aucun apport de pollen n'a été fait.

De ces quelques expériences nous retiendrons le rôle important que le pollen joue chaque année dans le milieu aquatique en favorisant le développement de la microflore, base de l'alimentation de la faune aquatique.

L'addition de pollen dans un élevage de Cladocères suffit à multiplier par 3 environ le rendement de celui-ci.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) PACAUD (A.), 1949. — Élevages combinés Mollusques-Cladocères. Introduction à l'étude d'une biocénose limnique. *Extr. J. Rech. C.N.R.S.*, n° 9, vol. 2, 1949.
- (2) VAN-CAMPO (M.). — Recherches sur l'apport de pollen atmosphérique dans les eaux de la Seine aux abords du bois de Boulogne. *Station hydrobiologique du C.N.R.S., Longchamp.*

DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE
D'*IDOTEA VIRIDIS* (SLABBER)
PROVENANT DE L'ÉTANG DE LEUCATE

(Comparaison avec *Idotea viridis* de New England Creek,
étudiée par HOWES)

par J. MATSAKIS

Idotea viridis de l'étang de Leucate.

Deux espèces du genre *Idotea*, Isopodes Valvifères, souvent mélangées dans une même station, sont abondamment représentées dans les étangs littoraux du Roussillon. On en récolte aisément de nombreux individus sur les Zostères (*Zostera nana*), *Ruppia*, Characées, etc... sur lesquels ces animaux se trouvent fixés ou viennent se poser sans cesse. De ces deux espèces, l'une est *Idotea basteri* (nous nous rangeons à ce propos à l'avis de SOIKA qui distingue une espèce méditerranéenne et la sépare de l'espèce *baltica* de l'Atlantique à laquelle certains auteurs l'ont rattachée parfois), et l'autre est facilement reconnue comme étant *Idotea viridis* (SLABBER).

Idotea viridis est facilement reconnaissable à la forme de son corps relativement étroit, à ses plaques coxales antérieures qui n'atteignent pas le bord postérieur des péréionites, à son pléotelson qui présente à son bord postérieur une seule dent aiguë, la médiane, les angles latéraux étant obtus et arrondis; enfin, à la disposition des aesthetascs de l'antennule — un seul distal et non pas une paire comme chez la plupart des autres espèces — et aux dimensions relatives de l'*appendix masculina* du second pléopode des mâles adultes. Cette espèce est connue pour avoir un habitat en eau saumâtre, depuis la Norvège et la Baltique, jusqu'à

la Méditerranée. Elle pourrait difficilement être confondue avec une quelconque des 8-9 espèces régulièrement citées d'Europe occidentale, en particulier de France et d'Angleterre (DOLLFUS 1894-5, COLLINGE 1917, MONOD 1923, NAYLOR 1955).

Dans cette note nous nous proposons d'étudier le nombre de mues et l'accroissement de la taille d'*Idotea viridis* ; puis la forme et la croissance relative de certaines parties du corps en les comparant aux données de HOWES relatives à la même espèce de New England Creek.

Nombre de mues et stades.

Idotea viridis présente 6 stades postembryonnaires, morphologiquement distincts, c'est-à-dire le même nombre que celui observé par HOWES. Il convient de remarquer que la première mue engendre un stade *I bis* identique au stade I. La dernière mue intéresse exclusivement les mâles qui, eux, présentent donc 7 stades post-embryonnaires tandis que les femelles n'en ont que 6 (voir page 290). Le Tableau I résume nos observations et les met en parallèle avec celles de HOWES. De l'examen de ce Tableau il résulte que la taille des adultes est nettement inférieure pour les populations de Leucate à celle de la population de la New England Creek et que ceci tient au taux d'accroissement qui suit chaque mue. En effet, ce taux est en moyenne égal à 1,235 pour la population de Leucate contre 1,32 pour la population étudiée par HOWES. Ainsi, bien que la taille moyenne à l'éclosion ne soit pas moindre chez le type méditerranéen, par la suite, dans la succession des stades homologues, elle diminue de plus en plus par rapport à celle du type atlantique.

Observations

1° Le nombre d'articles du flagelle de l'antenne n'est pas un caractère absolument sûr pour classer un individu déterminé d'autant plus qu'il arrive que les flagelles des deux antennes du même individu n'aient pas le même nombre d'articles (fait déjà signalé par KJENNERUD). Si ce fait ne constitue pas, le plus souvent, une difficulté majeure pour classer ces individus — ainsi par exemple l'individu qui présente 6 articles à un flagelle et 7 à l'autre est classé sans difficulté au stade V —, par contre, il existe parfois, des cas moins aisés à résoudre : par exemple, celui d'un jeune individu de 2,9 mm de taille qui possédait 2 articles au flagelle gauche et 3 au flagelle droit (longueur du flagelle gauche 0,47 mm et celle du droit 0,48 mm). Tous ces cas ne peuvent pas être considérés comme « anormaux », dus par exemple à une dissymétrie anormale de croissance ou à une régénération (leur fréquence atteint 5 %), mais, d'une façon générale il s'agit d'individus se rangeant parmi les plus petits de leur stade.

2° Comme on le sait les tailles extrêmes se confondent pour les stades successifs (voir tableau I et aussi KJENNERUD 1950, p. 42), et par suite, la taille seule ne peut nullement faire présumer à quel stade appartient un individu. Le flagelle est, déjà, par le nombre de ses articles, mais aussi par sa longueur, beaucoup plus révélateur, car ses dimensions extrêmes pour deux stades successifs (au sein d'une population homogène bien entendu), ne se confondent

TABLEAU I

Idotea viridis de New England Creek (d'après HOWES)*Idotea viridis* de l'étang de Leucate

N°	L	Tailles extrêmes observées	t	nb	Observations		L	Tailles extrêmes observées	t	nb
I	1,8	1,5-2,4		2	Néonates à 6 paires de péréiopodes		2,2	1,7-2,5		2
II	2,6	2,1-3,6	1,44	2	Apparition des péréiopodes VII		2,7	2,4-2,9	1,227	2
III	3,6	3,0-4,5	1,38	3	—	—	3,33	2,9-3,7	1,229	3
IV	4,5	3,8-5,6	1,25	4-5	—	Apparition des <i>penes</i> chez les ♂♂	4,23	3,6-5,3	1,273	4-5
V	5,9	4,9-7,5	1,31	6-7	Quelques ♀♀ deviennent matures	<i>idem</i>	5,19	4,5-5,5	1,225	6-7
VI	7,4	6,1-8,5	1,26	8 à 10	Les ♀♀ restantes deviennent matures. Les ♂♂ ont l' <i>appendix masculina</i>	Majorité de ♀♀ ovigères	6,64	5,4-7,0	1,233	8 à 10
VII	10,1	8,4-12,7	1,36	11 à 13	Presque exclusivement des ♂♂ qui présentent un brusque élargissement du 6 ^e péréionite.	Exclusivement des ♂♂	8,1	7,4-8,8	1,22	11 à 13

N° = numéro d'ordre du stade. — L = taille moyenne en millimètres. — t = taux moyen d'accroissement.
 — nb = nombre d'articles du flagelle de l'antenne.

pas, ou du moins très légèrement (1). Voici quelques chiffres relatifs à *Idotea viridis* de Leucate, tailles extrêmes et longueurs extrêmes du flagelle exprimées en millimètres, pour les mêmes lots d'individus (15 à 20 en moyenne par stade) :

	Tailles extrêmes	Longueurs extrêmes du flagelle
Stade I	1,79 - 2,48	0,25 - 0,35
Stade II	2,45 - 2,97	0,37 - 0,44
Stade III	2,99 - 3,74	0,47 - 0,65
Stade IV	3,59 - 5,28	0,65 - 0,97
Stade V	4,50 - 5,55	0,96 - 1,30

3° Les femelles arrivent à maturité avant les mâles, à un stade plus précoce du développement et leur croissance s'arrête plus tôt; les mâles en accouplement sont toujours de plus grande taille que leur partenaire et n'appartiennent jamais à un stade inférieur au stade VI (2), bien que la différenciation morphologique, l'apparition des *penes* notamment, se fasse dès le stade IV.

4° Les stades ne coïncident pas strictement avec les mues, de sorte qu'il convient de distinguer les mues de croissance proprement dites des mues sans croissance. Il nous a été donné d'observer dans des élevages soumis brusquement à une basse salinité une vague de mues ne comportant pas un accroissement de la taille, ni le passage au stade suivant du développement (3). (On sait que les Idotées des étangs sont très euryhalines et que des changements de salinité sont fréquemment observés dans leur milieu naturel.)

Avant d'essayer de dresser une comparaison plus détaillée de la croissance et des modifications de la forme au cours du développement entre les populations de Leucate et celles de New England Greek, une brève récapitulation des principales données relatives au développement postembryonnaire des *Idoteidae* sera utile pour bien délimiter la question.

En dehors de HOWES nous citerons KJENNERUD qui a étudié *Idotea neglecta*, et NAYLOR qui a étudié quelques espèces d'Angleterre, *Idotea emarginata* en particulier.

A) *Taille moyenne à l'éclosion.* — Elle est généralement de l'ordre de 2 mm. Elle doit être rarement inférieure à 1,5 mm ou supérieure à 2,5 mm si l'on en juge d'après les chiffres ci-dessous :

<i>Idotea viridis</i> New England Creek (HOWES)	1,8 mm (1,5-2,4 mm).
<i>Idotea viridis</i> Leucate	2,2 mm (1,8-2,5 mm).
<i>Idotea emarginata</i> Ile de Man (NAYLOR)	2 mm à 2,3 mm.
<i>Idotea neglecta</i> Bergen (KJENNERUD)	2,13 mm (1,8-2,4 mm).
<i>Idotea baltica</i> Ile de Man (NAYLOR)	1 mm à 2 mm.
<i>Idotea basteri</i> Etang de Leucate	1,73 mm (1,5-1,9 mm).

(1) Ceci est une conséquence de l'existence des *allométries de taille* pour chaque stade et d'une des règles relatives aux variations systématiques des coefficients α (MATSAKIS).

(2) Il est possible que chez le type atlantique les mâles deviennent matures au stade VII, au moment où HOWES a observé un « brusque » élargissement du péréonite 6.

(3) L'étude de cette question sera reprise ultérieurement.

B) *Taux moyen d'accroissement de la taille.* — Il présente des variations relativement faibles d'une espèce à l'autre; les valeurs sont comprises en moyenne entre 1,23 et 1,33 :

<i>Idotea viridis</i> New England Creek (HOWES)	1,32 en moyenne (1,25-1,44).
<i>Idotea viridis</i> Etang de Leucate	1,235 en moyenne (1,22-1,27)
<i>Idotea neglecta</i> Bergen (KJENNERUD)	1,33 en moyenne (1,27-1,36).
<i>Idotea emarginata</i> Ile de Man (NAYLOR)	1,24 en moyenne pour les deux premières mues.
<i>Idotea basteri</i> Etang de Leucate	1,33 pour les 4 premières mues.

Remarquons que, à l'exception des chiffres d'HOWES, le taux moyen d'accroissement semble être assez constant au sein d'une population, pour toute la série de mues.

D'une façon générale, la taille serait environ doublée toutes les 3 mues.

C) *Nombre de stades et taille adulte* (Corollaire de B). — Si les tailles des plus gros adultes varient, pour les 8-9 espèces communes à toute l'Europe occidentale, entre 8 à 10 mm (*I. viridis*, *I. pelagica*), et 30 mm (*I. baltica*, *I. emarginata*, *I. neglecta*), le nombre de stades varie entre 6 et 9.

D) *Taille à l'éclosion, sexualité et taille des adultes.* — Comparons les deux espèces étudiées en détail à ce point de vue : *I. neglecta* (par KJENNERUD) et *I. viridis* qui présentent des tailles extrêmes :

	<i>I. neglecta</i> de Bergen	<i>I. viridis</i> de Leucate
Taille moyenne à l'éclosion ..	2,1 mm	2,2 mm
Apparition des <i>penes</i>	stade V : 6,5 mm	stade IV : 4,2 mm
Femelles ovigères	stades VI-VII : 9-12 mm	stade V-VI : 5-8 mm
Taille maxima	♂ : 24 mm - ♀ : 15 mm	♂ : 9 mm - ♀ : 8 mm

Pour ces deux espèces on a donc à l'éclosion des tailles très voisines. Mais la différenciation sexuelle et la puberté sont plus tardives chez l'espèce qui présente une taille finale plus grande, et ceci en corrélation avec un nombre de mues et de stades supérieur.

Les observations sur *I. basteri* de Leucate et *I. emarginata* (étudiée par NAYLOR) de l'île de Man confirment ces rapports.

Comparaison de la croissance relative de certaines parties du corps et de la forme entre la population d'Idotea viridis de Leucate et celle de la même espèce de New England Creek.

HOWES avait déjà insisté sur la différence de taille des gros adultes d'*Idotea viridis* provenant de localités différentes d'Angleterre. Il n'est donc pas surprenant que les écarts signalés entre les deux populations citées atteignent les écarts de l'ordre de ceux que l'on observe entre différentes espèces. Ceci tient, dans ce cas particulier, non pas à un nombre de mues différent, mais à un taux moyen d'accroissement plus faible, c'est-à-dire à une augmentation moindre de la taille chez le type méditerranéen après chaque mue, les mues elles-mêmes ayant lieu probablement à des intervalles plus rapprochées sous nos latitudes, c'est-à-dire dans un climat relativement chaud.

Choix des parties du corps étudiées au point de vue de la croissance relative.

Des dimensions étudiées par HOWES nous retiendrons la largeur des 3^e et 6^e péréionites; nous y ajouterons la longueur du flagelle antennaire qui n'a pas été étudiée par l'auteur anglais. La différence dans la largeur du péréion entre mâles et femelles est visible à l'œil nu; la différence dans la longueur du flagelle d'un sexe à l'autre l'est beaucoup moins. La forme globale du corps est déjà bien indiquée par la longueur absolue du corps, la taille, la largeur relative à différents niveaux et la longueur de l'antenne et en particulier de son flagelle, ces dimensions caractérisant deux échantillons d'Idotée au « premier coup d'œil ». La forme du pléotelson, les plaques coxales et certains caractères sexuels secondaires utiles pour la diagnose d'une espèce, ne seront pas retenus dans cette comparaison entre les deux populations parce qu'ils présentent des variations moins nettes ou parce qu'ils nécessiteraient un examen plus compliqué. Les trois dimensions retenues varient, comme nous allons le voir, dans des sens qui conduisent à une modification importante de l'aspect, de la forme « globale »; de plus, l'allure de la croissance des différentes parties du corps change nettement d'une étape du développement à l'autre.

Largeur des péréionites 3 et 6.

HOWES a représenté la croissance relative de chacun de ces deux segments, en largeur, par une seule droite correspondant à une simple relation d'allométrie au cours de toute la croissance, sauf pour les stades ultimes chez les femelles qui présentent un élargissement du 3^e péréionite (vers le stade V) et chez les mâles qui eux présenteraient à la fin de la croissance un élargissement du 6^e péréionite (au dernier stade).

Cette représentation se justifie s'il s'agit d'une considération globale, mais ne rend sans doute pas compte du détail de faits bien plus significatifs pour une comparaison telle que nous l'avons envisagée. Le graphique n^o 1, construit d'après les données figurant dans le tableau II, nous permet une comparaison de la croissance relative de ces deux segments du péréion dans les deux populations examinées.

Les résultats de cette comparaison peuvent être résumés comme suit :

— Pour les individus de grande taille, plus ou moins adultes, il existe des différences assez nettes dans le sens que voici : le type méditerranéen présente une largeur moindre au niveau du 3^e péréionite aussi bien que du 6^e. Les femelles adultes présentent un élargissement du segment 3 plus précoce, ou plutôt, correspondant à une taille inférieure (il ne faut pas oublier que les tailles maxima des adultes sont plus petites pour cette même population de Leucate); les pentes des droites sont différentes, plus faibles dans tous les cas pour la population de Leucate.

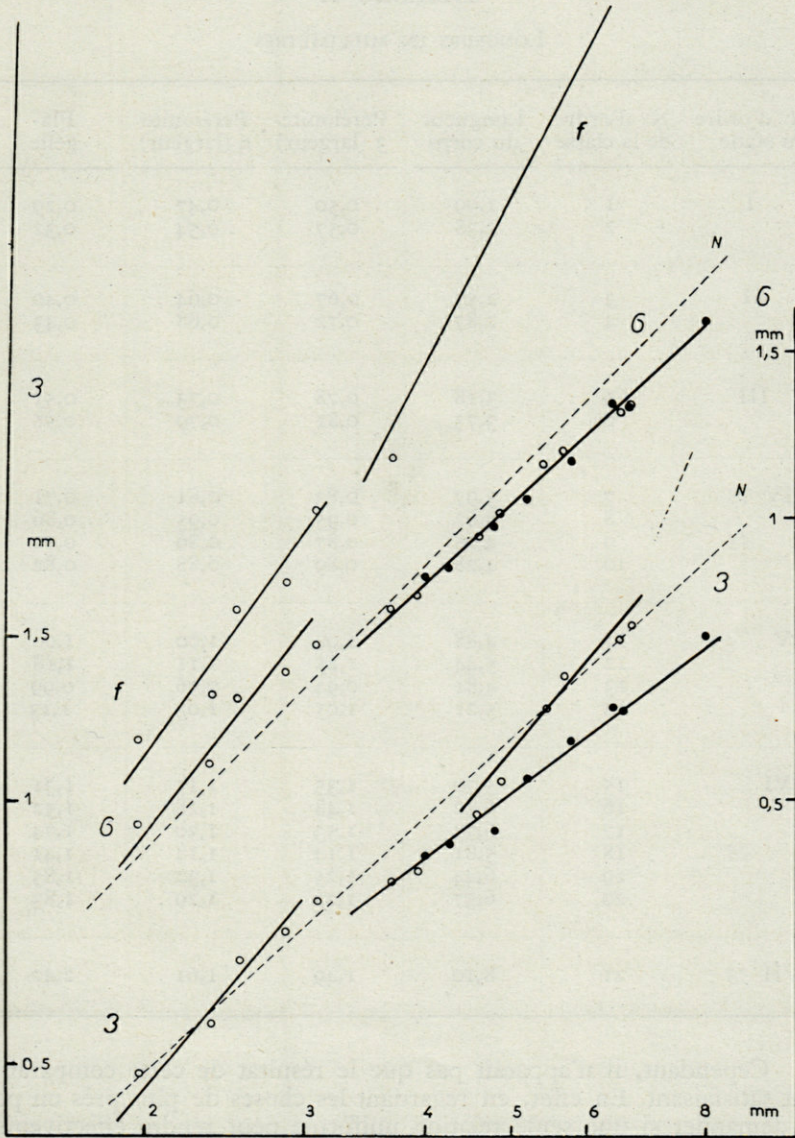


Fig. 1. — Croissance relative chez *Idotea viridis* de l'étang de Leucate. En ordonnées : 3 = péricardite 3 (croissance en largeur). — 6 = péricardite 6 (largeur). — f = flagelle (longueur totale). — En abscisses : longueur du corps. — N = courbes de HOWES relatives à *Idotea viridis* de New England Creek. — o = femelles et indifférenciées. — • = mâles (coordonnées logarithmiques).

TABLEAU II
LONGEURS EN MILLIMÈTRES

N° d'ordre du stade	N° d'ordre de la classe	Longueur du corps	Péréionite 3 (largeur)	Péréionite 6 (largeur)	Flagelle
I	1	1,99	0,50	0,47	0,29
	2	2,38	0,57	0,54	0,32
II	3	2,55	0,67	0,64	0,40
	4	2,87	0,72	0,68	0,43
III	5	3,18	0,78	0,73	0,51
	6	3,73	0,81	0,79	0,58
IV ♀♀ ♂♂	7	3,97	0,83	0,81	0,71
	8	4,62	0,95	0,95	0,86
	9	4,05	0,87	0,86	0,71
	10	4,28	0,89	0,88	0,82
V ♀♀	11	4,88	1,04	1,00	1,00
	12	5,44	1,25	1,11	1,18
	13	4,81	0,94	0,96	0,99
	14	5,21	1,05	1,03	1,13
VI ♀♀ ♂♂	15	5,70	1,35	1,17	1,31
	16	6,52	1,48	1,28	1,52
	17	6,74	1,53	1,30	1,74
	18	5,81	1,14	1,14	1,41
	19	6,44	1,25	1,32	1,85
	20	6,57	1,22	1,29	1,83
VII ♂♂	21	8,10	1,49	1,61	2,40

Cependant, il n'apparaît pas que le résultat de cette comparaison soit satisfaisant. En effet, en regardant les choses de plus près on peut se demander si une seule relation uniforme peut rendre effectivement compte de la croissance relative des segments en question au cours du développement entier. Nous pouvons notamment déceler un changement de la vitesse de croissance entre les stades II et IV, aux alentours d'une taille de 3 mm, changement qui intéresse simultanément les deux segments.

Le calcul penche en faveur de cette hypothèse et autorise la distinction de deux étapes de croissance pour chacune desquelles on peut admettre une relation d'allométrie distincte (voir les calculs, page 298).

HOWES a trouvé, avec juste raison, que grouper les données par stade donnerait des points « moyens » trop espacés; cependant il nous a paru légitime et commode de grouper les données par classes, 2 ou 3 par stade, classes ne comprenant que des données homogènes, relatives à des individus appartenant tous à un même stade. L'existence de deux étapes de croissance est confirmée par l'étude de la croissance relative du flagelle de l'antenne qui montre une croissance plus rapide au cours de la deuxième étape, c'est-à-dire un changement inverse. Malheureusement HOWES n'a pas étudié la croissance de cet appendice. Nous pouvons cependant envisager une comparaison avec les données fournies par NAYLOR; elles sont résumées dans un graphique dans lequel la croissance du flagelle de 7 espèces anglaises, dont *Idotea viridis*, est représentée; il s'agit d'une population d'*I. viridis* qui présente des tailles maxima du même ordre que celles citées par HOWES. D'après le graphique de NAYLOR le flagelle des individus d'*I. viridis* d'une taille de 7 mm est de l'ordre de 1,58 mm; pour des tailles égales, notre *I. viridis* possède un flagelle de 1,78 mm en moyenne. Pour les jeunes individus, il ne semble pas exister de différences aussi nettes. Malgré la provenance différente du matériel étudié par NAYLOR et HOWES, nous pensons que les observations ci-dessus doivent s'appliquer à l'une et à l'autre de ces deux populations anglaises.

Finalement nous pouvons dire ceci :

1^o Les jeunes des deux populations en question présentent une largeur analogue et une vitesse de croissance des péréionites 3 et 6 qui sont voisines; les adultes se distinguent par une différence *a*) dans la largeur relative des péréionites qui sont moins larges à taille égale; *b*) et probablement aussi par la longueur du flagelle de l'antenne qui est plus long chez *I. viridis* de Leucate.

2^o Une interprétation biologique de ce double phénomène peut être proposée : *a*) il existe deux étapes de croissance au cours de chacune desquelles la vitesse d'accroissement du flagelle et de la largeur des péréionites sont différentes; au cours de la deuxième étape qui commence avec le stade IV, donc au moment de la différenciation sexuelle, les péréionites s'élargissent moins rapidement et le flagelle croît plus rapidement; *b*) ce changement dans la vitesse de croissance, cette inflexion, a lieu plus tôt chez le type méditerranéen, c'est-à-dire à partir des tailles inférieures de sorte que les adultes de la population méditerranéenne de Leucate présentent une forme globale différente de celle des populations d'Angleterre, notamment un péréion plus étroit et un flagelle plus long.

Nous venons de voir sur la base de données expérimentales, « quantitatives », que de très simples changements intervenus au cours du dévelop-

pement *postembryonnaire* — car à la fin du développement embryonnaire, au moment de l'éclosion, les organisations sont très semblables — ont conduit à une forme « globale » différente. Ces changements en effet n'intéressent pratiquement que l'époque plus ou moins précoce à partir de laquelle commence la deuxième étape importante de la croissance : la différenciation sexuelle et la puberté. Ces points primordiaux d'inflexion dans la vitesse de croissance s'ils se placent un peu plus tôt ou un peu plus tard dans l'histoire de la vie d'une population conduisent à des formes d'adultes aussi différentes à certains égards que le sont les formes adultes d'espèces différentes, encore que les caractéristiques initiales et les caractéristiques de chacune des deux principales étapes soient beaucoup plus proches que ne le sont les formes adultes envisagées au point de vue morphologique statique.

Des rapports entre la taille et la sexualité ont été depuis longtemps reconnus pour tous les groupes du règne animal; les rapports entre la taille, la sexualité et la *forme* sont moins souvent évoqués. Nous profitons de l'occasion de cette étude, aussi limitée soit-elle, pour rappeler certains faits relatifs aux *Idoteidae* :

a) les formes géantes de ce groupe sont des habitants des eaux froides (fait fréquent chez d'autres Crustacés et autres animaux aquatiques) : citons *Mesidotea entomon* de la Baltique et *Glyptonotus acutus* et *antarcticus* (voir TAIT 1917);

b) nous avons vu que des changements *postembryonnaires* jouent dans le développement un rôle indiscutablement important;

c) les formes d'eau froide présentent, d'une façon générale, une longévité plus longue (voir LOEB et NORTHROP, 1917).

On est tenté d'étendre les résultats observés au sein d'une même espèce pour deux populations différentes, au cas d'espèces et de genres différents et d'invoquer une série causale dont les termes se succèderaient dans l'ordre suivant :

eaux froides —> sexualité tardive et longévité plus longue —> taille plus grande et forme différente due à un allongement de la période de croissance avant la sexualité.

Nous ne possédons pas de données sur la croissance relative et l'évolution de la forme au cours du développement postembryonnaire des *Idoteidae* d'eau froide; si nos observations relatives à *Idotea viridis* et *Idotea basteri* se confirment pour les autres espèces de ce genre, on devrait s'attendre à ce que les espèces d'eau froide aient tendance à présenter une forme moins élancée que les représentants d'eau chaude appartenant à des espèces et genres voisins. En effet, la sexualité chez *Idotea basteri* comme chez *Idotea viridis* marque un changement d'orientation, à savoir vers une forme globale plus élancée.

RÉSUMÉ

A. — Caractères généraux du développement des *Idoteidae*, tels qu'ils se présentent d'après l'étude des quatre espèces suivantes : *neglecta*, — par KJENNERUD — *emarginata* — par NAYLOR — *viridis* — par HOWES et nous-mêmes — *basteri* :

1^o taille à l'éclosion assez constante, de l'ordre de 2 mm;

2^o taux de l'accroissement de la taille suivant les mues quelque peu variable mais néanmoins compris entre des limites assez faibles (1,22-1,33);

3^o nombre de stades : de 6 à 9, les nombres supérieurs allant de pair avec une sexualité plus tardive et une taille maximale plus grande (et une longévité probablement plus longue).

B. — Comparaison d'*Idotea viridis* de New England Creek, étudiée par HOWES et d'*Idotea viridis* de l'étang de Leucate

1^o même nombre de stades : 7 pour les mâles et 6 pour les femelles;

2^o taux moyen d'accroissement inférieur pour le type méditerranéen chez lequel il est de l'ordre de 1,23 en moyenne, contre 1,33;

3^o existence de deux étapes de croissance bien distinctes, séparées par un stade transitoire, le stade III; la seconde de ces étapes tend à produire une forme plus élancée que la première, c'est-à-dire caractérisée par des péronites plus étroits par rapport à la taille et un flagelle plus long;

4^o la forme adulte des populations anglaises est moins élancée et ceci tient au fait que la seconde étape de croissance débute chez des individus possédant une taille moindre dans la population méditerranéenne;

5^o on peut attribuer à des facteurs intervenant au cours du développement postembryonnaire (et déclenchant en particulier une sexualité plus précoce), la série de faits suivants :

taux d'accroissement inférieur — deuxième étape de croissance débutant plus tôt — adultes de taille inférieure et de forme plus élancée chez *Idotea viridis* de Leucate.

Calculs et discussion.

Dans le tableau III ci-dessous figurent les résultats de nos mesures qui nous ont permis de confirmer l'existence de deux étapes de croissance à chacune desquelles correspond une relation d'allométrie propre pour chacune des dimensions examinées. Dans le graphique I nous avons groupé les données de la façon qui nous paraît biologiquement la plus légitime. En effet, nous admettons l'existence d'une *allométrie moyenne*

de croissance, pour une étape donnée du développement; cette relation est représentée par la droite qui s'ajuste le mieux aux « points moyens » relatifs, un à un, aux stades successifs et non pas par la droite qui s'ajuste au nuage de l'ensemble de points figuratifs pris individuellement et sans distinction du stade auquel chacun appartient. Les différences entre ces droites peuvent être parfois importantes : c'est le cas notamment en ce qui concerne la première étape du développement d'*I. viridis* (stades I et II, ou I, II et III). Ceci tient, nous le pensons, à l'existence d'*allométries de taille* pour chaque stade, exactement comme cela a lieu chez les Isopodes Asellotes (BOCQUET 1953), et les Isopodes terrestres (HURON et MATSAKIS 1954). Dans le cas en question, le coefficient α pour le 3^e segment est égal à 1,18, tandis que la pente de la droite ajustée à l'ensemble de points sans distinction de stade sera égale à $0,998 \pm 0,06$ (les deux chiffres sont supérieurs aux valeurs relatives au premier et au second stades si l'on en juge d'après la répartition inégale de données sur le graphique). C'est, sans aucun doute, la première droite qui représente le mieux l'allure de la croissance relative au cours de la première étape du développement postembryonnaire. Le stade III serait plutôt un stade transitoire, une étape intermédiaire courte, située entre l'étape larvaire et l'étape de la différenciation sexuelle. Il existe, bien entendu, une autre étape, l'étape de la puberté et de la maturité sexuelle qui se manifeste dans la croissance du péréonite 3 des femelles à partir du stade V.

Distinction de deux étapes.

Prenons le cas le moins favorable, celui du 3^e segment. En groupant les données pour les stades IV ($\sigma\sigma$ et $\varphi\varphi$), V ($\sigma\sigma$) et VI ($\sigma\sigma$) nous trouvons une relation d'allométrie moyenne de croissance comportant le coefficient $\alpha = 0,75$ et représentée par une droite de cette pente passant par le point M de coordonnées $X = 2,609$ (4 mm, 85) $Y = 1,914$ (0 mm, 98). Le coefficient de corrélation pour cette relation est élevé et l'écart-type suffisamment faible pour que l'on admette que cette même relation ne puisse s'appliquer aux données correspondantes aux stades précédents : ainsi, l'allométrie moyenne de croissance pour les stades I-II sera représentée par une droite de coefficient $\alpha = 1,18$ et passant par le point m de coordonnées $x = 2,314$ (2 mm, 46), $y = 1,715$ (0 mm, 62). Le calcul, quelle que soit la méthode appliquée, confirme l'existence de deux relations différentes entre les stades I-II et IV à VI pour le 6^e segment et le flagelle de l'antenne.

Dans le graphique donné par HOWES nous pouvons déceler une répartition inégale des points figuratifs par rapport à la droite générale et unique représentée : il en est ainsi en ce qui concerne le 3^e segment pour les grandes tailles (chez les mâles), et pour les petites tailles jusque 3-4 mm, en ce qui concerne le 6^e segment.

L'absence de chiffres individuels nous interdit de vérifier par le calcul, si notre hypothèse s'applique à l'Idotée de New England Creek, mais les graphiques de HOWES montrent certaines répartitions inégales dans le sens que notre hypothèse permet de prévoir.

TABLEAU III

Le premier chiffre indique la taille, le second et le troisième la largeur du 3^e et 6^e péréionite respectivement et le dernier la longueur du flagelle de l'antenne. Toutes ces dimensions sont exprimées en unités arbitraires, 1 mm = 83,82 unités utilisées.

Stade I (nb = 7) :

142-36,5-32-21; 177,5-45-41,5-26; 185-46-46-27; 189-48-42,5-27; 194-47-46-24,5; 208-51-50-30; 208-48-46-28,5.

Stade II (nb = 8) :

206,5-53-52-31; 211,5-58,5-55-33,5; 218,5-55-52,5-35; 219,5-58-56,5-34; 230-58-55-34,5; 239-62,5-58-37; 248-62-58,5-37; 248,5-59,5-58-36.

Stade III (nb = 8) :

251-61,5-56,5-40; 256-65,5-64-46; 273-68,5-62-41,5; 278-65,5-63,5; 279-66,5-60,5; 291-67-64-47; 293-62-61-47,5; 314-68-67-46.

Stade IV. Classe A. (nb = 10; 8 ♀♀, 2 ♂♂)

♀♀ : 301-63,5-59,5-58; 306-66-66-55,5; 324-74,5-69,5-61,5; 330-64-66-54,5; 332-69-69-59,5; 350-73,5-72-67; 361-73-70,5-65,5; 365-78-76-60; ♂♂ : 328-72-72-58,5; 352-74-72-60.

Stade IV. Classe B. (nb = 10; 6 ♀♀, 4 ♂♂)

♀♀ : 359,5-79,5-72,5-68; 367-74-76,5-66,5; 374-77-75-69,5; 389,5-81-83-72,5; 399-84-82-76; 443,5-85,5-90-81; ♂♂ : 342-71-69,5-64; 353,5-76-73-66; 369,5-76-76-74; 374-77,5-77,5-72,5.

Stade V. Classe A. (nb = 10; 6 ♀♀, 4 ♂♂)

♀♀ : 378-80-79-84; 384,5-89,5-83-83; 393-76-75,5-84; 416-87,5-90-91; 441,5-98,5-90-82; 446,5-98-89-81; ♂♂ : 392-77,5-79,5-86; 405-78,5-80-80,5; 409-79,5-81-82; 410-81,5-84-86.

Stade V. Classe B (nb = 16; 12 ♀♀, 4 ♂♂)

♀♀ : 397,5-99,5-86-91; 422-111,5-93,5-96; 432-110,5-92-; 439-95,5-86-89; 447-89,5-89-93; 448-117-105-109; 460,5-110-92-98,5; 464-93,5-94-94,5; 468,5-109-94,5-98; 479-119,5-97-105; 486-113-100-105; 488-115-94-107; ♂♂ : 408-81-79,5-90,5; 437-85-90-109; 439-88-84-86,5; 465,5-100-93,5-94,5.

Stade VI. Classe A. (nb = 10; 8 ♀♀, 2 ♂♂)

♀♀ : 455-114-95,5-101; 457-114,5-98-117; 460,5-116,5-100-111,5; 473,5-92-91-113; 476-107-94-110,5; 499,5-125-107-117; 503-122,5-100-112; ♂♂ : 470,5-87-88-122; 505,5-106-104-114,5.

Stade VI. Classe B. (nb = 4; 3 ♀♀, 1 ♂)

♀♀ : 521(1)-113-100-120,5; 557-130,5-113-126,5; 565,5-130,5-111-137; ♂ : 540-105-110,5-155.

Stade VI. Classe C. (nb = 9; 3 ♀♀, 6 ♂♂)

♀♀ : 537-127-110-145; 564-137-110-149; 594,5-122,5-108-144,5; ♂♂ : 525,5-91,5-95,5-134,5; 535,5-102-107,5-150; 535,5-105-110-148; 550,5-103-119-156; 573-105-105-163; 589-111-114-

Stade VII (4 ♂♂) :

624,5-119-126,5 ; 678,5-126-131-179 ; 684,5-128-145-233 ; 732-126-137,5.

BIBLIOGRAPHIE

- HOWES (N.-H.), 1939. — Observations on the biology and post-embryonic development of *Idotea viridis* (Slabber) (Isopoda Valvifera) from New England Creek, South-east Essex. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 23, p. 279-310.
- KJENNERUD (J.), 1950. — Ecological observations on *Idotea neglecta* G.O. Sars. *Univ. Bergen Arb. Naturv.*, R. 7, p. 1-47.
- MATSAKIS (J.), 1955. — Contribution à l'étude du développement postembryonnaire et de la croissance des Oniscoïdes. *Bull. Soc. Zool. France*, 80, I, p. 52-65.
- NAYLOR (E.), 1955. — The comparative external morphology and revised taxonomy of the british species of *Idotea*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 34, p. 467-493.
- NAYLOR (E.), 1955. — The life cycle of the Isopod *Idotea emarginata* (Fabricius). *J. Anim. Ecol.*, 24, p. 270-281.

(1) = non ovigère.

REMARQUES ZOOGÉOGRAPHIQUES SUR QUELQUES CARABES PYRÉNÉENS

par C. PUISSÉGUR

I. — *CARABUS* (s. str.) *GRANULATUS* L.

Dans une précédente note [8] je signalais l'existence de cette espèce dans les Pyrénées ariégeoises et montrais sa distribution très sporadique en France méridionale. Cet article m'a valu, de la part d'aimables collègues que je suis heureux de remercier ici, d'intéressantes lettres m'indiquant pour ce Carabe des localités nouvelles sur le versant nord-pyrénéen et le Bassin d'Aquitaine, ainsi que du matériel de ces localités. Ces dernières se situent dans les Basses-Pyrénées et les Landes.

A. — BASSES-PYRÉNÉES.

Rébénacq, village situé à 15 km au sud de Pau : un exemplaire typique reçu de M. A. SERMET, d'Yverdon (Suisse). — Vallée de Soust (à quelques kilomètres au sud de Pau) et Laroin (à 8 km à l'ouest de Pau) : plusieurs individus typiques fournis par mon ami R. L'HOSTE.

B. — LANDES.

Pomarez, à 16 km au nord-ouest d'Orthez : plusieurs exemplaires pris par M. VIVANT.

Ces nouvelles localités comblent quelque peu l'hiatus de 260 km qui sépare la colonie ariégeoise de Massat des colonies girondines de Bordeaux et Lamothe; mais elles laissent subsister le morcellement de l'aire de cette espèce de Carabe, qui n'est représenté dans ces régions que par de petites populations isolées.

II. — MORPHOCARABUS MONILIS Fabr.

J'ai indiqué en 1952 [7] l'existence de cette espèce dans la région pyrénéenne comprise entre les vallées de l'Aude et de l'Ariège, et inscrite grossièrement dans le triangle : Pic d'Ourthizet, Pic de Tarbesou, Signal de Chioula. Depuis, grâce à d'aimables collègues, j'ai eu connaissance de nouvelles localités pyrénéennes :

A. — ARIÈGE.

Usson-les-Bains (docteur R. BARTHE). Ce point est si proche de deux des sommets du triangle (6 km du Pic d'Ourthizet, 12 km du Pic de Tarbesou) qu'il ne présente aucun intérêt particulier. Labastide-de-

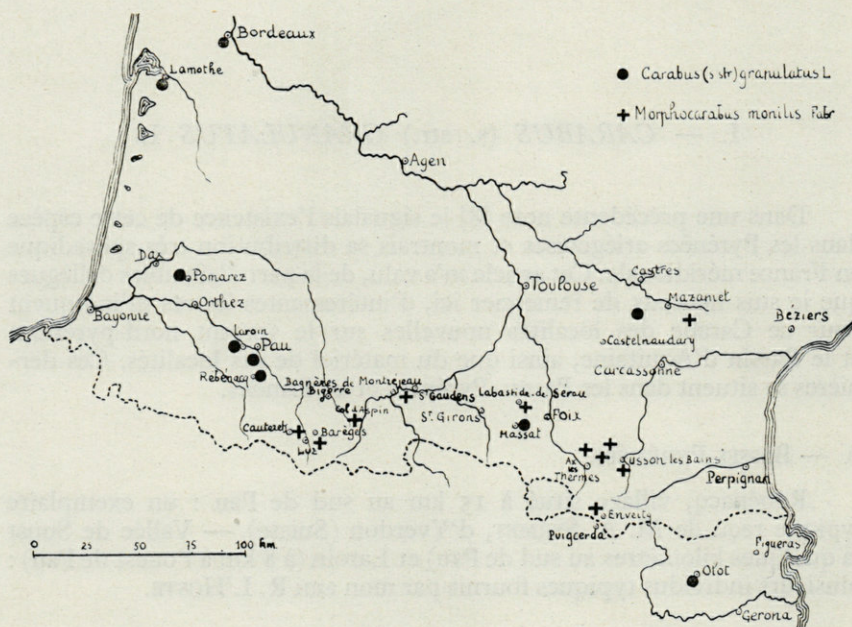


Fig. I. — Répartition géographique de *Carabus (s. str.) granulatus* L. et *Morphocarabus monilis* Fabr. dans les Pyrénées, la Montagne Noire et les Landes..

Sérou (docteur R. BARTHE). Cette capture est bien plus remarquable que la précédente, car il y a 88 km à vol d'oiseau entre le Signal de Chioula et ce village ariégeois. La distance est ici relativement considérable. Toutefois, il est possible qu'elle se réduise au fur et à mesure qu'on connaîtra mieux la faune entomologique du Massif de Soularac.

J'ai de bonnes raisons de penser que les landes qui couvrent une grande partie de ces montagnes représentent un biotope très favorable à cette espèce et qu'on l'y trouvera un jour. La colonie de Labastide-de-Sérou doit être étroitement localisée et pauvre, car le docteur R. BARTHE, depuis 1928, date de la capture d'un exemplaire, n'a pu y en reprendre un autre malgré de fréquents séjours.

B. — PYRÉNÉES-ORIENTALES.

Enveitg (J. Pous, 1954, 1 exemplaire). Ce village est distant d'Usson-les-Bains de 68 km. Mais il est possible que l'espèce existe aussi dans les immenses pâturages du Capcir qui se déploient à mi-chemin entre les deux stations. Il se peut même que l'insecte ait trouvé de l'autre côté de la frontière, au-delà de Puigcerda, des biotopes à sa convenance, au sein des belles prairies bordant la route de Puigcerda à la Seo de Urgel.

Comme, d'autre part, la petite enclave espagnole de Llivia est toute proche d'Enveitg, il y a des chances pour que *M. monilis* appartienne à la faune espagnole.

Il ressort de la répartition géographique des deux espèces *Carabus* (s. str.) *granulatus* et *Morphocarabus monilis* aux Pyrénées qu'elles montrent un intéressant parallélisme de distribution discontinue. Les colonies de *C. granulatus* sont encore plus distantes que celles de *M. monilis* celui-ci, plus éclectique, peuplant à la fois basses et hautes montagnes. Toutefois, malgré leur sporadicité, les deux espèces possèdent dans leur aire des points de concentration : un seul pour *C. granulatus*, autour de Pau, deux pour *M. monilis*, le premier à cheval sur les départements de l'Ariège, de l'Aude et des Pyrénées-Orientales, le second mordant sur la Haute-Garonne et les Hautes-Pyrénées.

III. — *CHRYSOCARABUS PUNCTATO-AURATUS* Germar.

Cette espèce, strictement pyrénéenne, est remarquablement variable suivant les régions. Pour cette raison, aucun auteur ne semble jusqu'ici en avoir donné une étude analytique convenable. C'est qu'une telle étude nécessite un matériel très abondant, provenant d'une multitude de points, éparpillés sur des distances considérables. Or, bien des régions ont été négligées par les entomologistes pyrénéens. Parfois de purs collectionneurs y sont passés qui ne se sont guère souciés de publier les résultats de leurs chasses. Aussi est-il malaisé, pour cette espèce plus que toute autre, d'établir le contour exact des aires des diverses races et d'en saisir les rapports.

La présente étude se propose modestement de préciser la distribution d'une forme de cette espèce, *pseudofestivus* Barthe, très voisine de

boscensis Nic. dont elle se différencie uniquement par la couleur des appendices. Ses caractères ont été convenablement indiqués par LE MOULT [6]. Il semble toutefois utile de les préciser et de les compléter :

Scape et fémurs d'un brun rouge clair, tibias légèrement plus foncés, surtout à leurs extrémités distales, nettement rembrunies, ainsi que les genoux; articles antennaires 2, 3 et 4 plus ou moins rougeâtres, surtout à la base et au sommet; au contraire, chez la forme *boscensis*, scape, articles antennaires 2, 3, 4, cuisses noirs, tibias bruns-noirs.

Presque tous les auteurs localisent à tort *pseudo-festivus* dans les forêts du Bosc et d'Andronne (1). Cependant, ROUGÉ [9] constate sa présence dans la partie haute de la Forêt de Riverenert, présence que j'ai vérifiée à plusieurs reprises, en particulier au-dessus du Col de Rille. Cette dernière localité est à 10 km à l'ouest de la Forêt d'Andronne à laquelle elle se relie par un manteau forestier à peu près continu. D'autre part, des recherches dans la Forêt de Brassac, à l'est de la Forêt d'Andronne avec laquelle elle est aussi en continuité m'ont permis de capturer seulement *boscensis*. Ainsi, tout au long de cette immense bande forestière qui couvre ce gradin nord-pyrénéen entre Ariège et Salat, deux formes distinctes de *Chrysocarabus punctato-auratus* semblent se répartir de façon caractéristique, la première, *boscensis*, à l'est de la Forêt d'Andronne, la seconde, *pseudo-festivus*, à l'ouest de cette même forêt. A Andronne même, les deux formes cohabitent, ainsi que le remarquent les divers auteurs, en particulier Le Mout, qui relève même leurs proportions relatives (3 à 4 *pseudofestivus* pour un *boscensis*).

La région au sud de cette bande forestière étant encore assez peu connue au point de vue entomologique, j'ai entrepris la prospection de quelques-unes de ses forêts : Bois de Candail, au sud du Col de Port; Forêt au sud de Salau; Sapinière au sud d'Aulus. La belle sapinière de Candail, riche en Carabes, héberge à la fois *boscensis* et *pseudofestivus* qui se rencontrent mêlés, hivernant dans les mêmes souches; à 1 km du Col de Port leurs proportions sont les suivantes : 60 % de *boscensis*, 40 % de *pseudofestivus*.

Un regard sur une carte, permet de constater que le Bois de Candail est exactement sur le même méridien que la Forêt d'Andronne, dont il n'est séparé que par une faible distance. Rien d'étonnant à ce que, comme à Andronne, les deux formes soient coexistantes.

Au contraire, la hêtraie, ponctuée de quelques rares sapins, qui conduit au cirque d'Anglade, au sud de Salau, et où J. AUBRY [1] a signalé *Chrysocarabus punctato-auratus* sans précision de race, ne semble porter que la forme à scape et cuisses bruns-rouges. Tous les exemplaires que j'y ai trouvés correspondent, pour les caractères des pattes et des antennes, à *pseudofestivus*. Il convient toutefois de remarquer qu'ils

(1) Les cartes écrivent seulement : Forêt d'Andronne. Le Bosc est un village au pied de la forêt.

diffèrent quelque peu des *pseudofestivus* d'Andronne et de Candail par leur taille, un peu plus petite, et par la sculpture, plus rugueuse entre les côtes primaires. Par ces deux derniers caractères, ils ressemblent davantage aux *aurocostatus* Lap. du Col de Menté qu'aux insectes de la région du Col de Port.

Quant à la sapinière d'Aulus, elle aussi ne m'a livré que la forme à scape et cuisses bruns-rouges, tout à fait semblable à celle de Salau.

Enfin, cette forme à scape et cuisses bruns-rouges a débordé notre frontière et se rencontre dans les montagnes espagnoles. Je l'ai prise sur les flancs sud du Pic de Sernaille, vers 2450 m d'altitude au sud-ouest du Mont Valier, sous la forme d'un curieux ♂ de petite taille (19,5 mm) vert à peine doré, à pronotum très transverse, à côtes très marquées, à intervalles très granuleux entre les côtes. Cet insecte ressemble à un minuscule *auronitens* Fabr. Malgré mes efforts je n'ai pu en trouver d'autres. Il est possible que cet insecte corresponde à une population ayant colonisé les sapinières de la région de Mongarri. La question des *Chrysocarabus punctato-auratus* espagnols est mal connue, ainsi que le note F. ESPAÑOL [4] qui le signale des Pyrénées-Orientales, du Val d'Aran (région de Viella) et des Pyrénées de Huesca sans autre précision.

Les remarques qui précèdent montrent que la forme mutante *pseudofestivus* ne peut continuer à être considérée comme une aberration ordinaire, attendu qu'elle recouvre une aire importante, qu'elle est, presque partout, exclusive de la forme parallèle *boscensis*. Cette mutation est une véritable race géographique dont, sans doute, d'autres chasses reculeront les limites; tout comme la forme *cupreonitens* Chevr., mutant bronzé-violacé ou bronzé-verdâtre du *Chrysocarabus auronitens* qu'il remplace dans la Forêt de Cerisy (Calvados) est une race géographique de celui-ci.

L'intérêt de la mutation *pseudofestivus* n'est pas seulement zoogéographique, mais surtout génétique et phylogénique. Cet insecte nous montre un phénomène de sous-spécification s'accomplissant sous nos yeux, dans la nature actuelle. Un mutant atteint de rufinisme d'appendices (*pseudofestivus*) est en train de s'isoler de la forme mère (*boscensis*). Cet isolement semble chose révolue dans les Forêts de Riverenert, Salau, Aulus. Dans ces régions le mutant s'est déjà substitué à la forme originelle. Mais à Andronne et à Candail la substitution est encore en cours, plus ou moins avancée suivant les points. L'établissement de la sous-espèce *pseudofestivus* au détriment de la sous-espèce *boscensis* rappelle en tous points les exemples remarquables cités par CUÉNOT (*Gentiana campestris*, Phalènes *Biston betularia* et *Palimpsestis or*, Noctuelle *Acromicta leporina*, Hamster, *Accipiter novae-hollandiae*). Je renvoie à son ouvrage magistral sur l'espèce.

La sous-espèce *pseudofestivus* ne se distingue de la sous-espèce *boscensis* que par de légers caractères morphologiques qui, *a priori*,

ne semblent pas devoir entraîner de différenciations physiologiques. Et pourtant, elle fait tache d'huile aux dépens de l'autre. Pourquoi supplante-t-elle graduellement la sous-espèce initiale? Des élevages et une étude génétique sont en cours pour essayer de répondre à cette question.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) AUBRY (J.), 1953. — Une belle localité pyrénéenne : Le cirque d'Anglade. *L'Entomologiste*, t. IX, n° 3, p. 48-49.
- (2) BARTHE E.), 1936. — Contribution à l'étude des races du *Carabus punctato-auratus* Déj. *Miscellanea Entomologica*, vol. XXXVII, n° 3, p. 25-26.
- (3) BREUNING (D^r St.), 1932-1937. — Monographie der Gattung *Carabus* L. *Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren*. Troppau, p. 1474.
- (4) ESPAÑOL (F.), 1949. — Los *Carabus* de la vertiente española de los Pirineos. *Inst. Estud. piren. del Cons. Sup. de invest. cient.*, p. 538.
- (5) JEANNEL (D^r R.), 1942. — Faune de France. 39 et 40. Coléoptères Carabiques. Paris, Paul Lechevalier, p. 114-115, 120-122, 159.
- (6) LE MOULT (E.), 1944. — Les *Chrysocarabus* cités par JEANNEL. *Miscellanea Entomologica*, vol. XLI, n°s 1-8, p. 77-89.
- (7) PUISSÉGUR (C.), 1952. — Aux confins de l'Aude et de l'Ariège : une intéressante région entomologique. *Vie et Milieu*, t. III, fasc. 3, p. 270-280.
- (8) PUISSÉGUR (C.), 1954. — Existence de *Carabus* (s. str.) *granulatus* L. dans les Pyrénées ariégeoises. *L'Entomologiste*, t. X, n° 1, p. 13-16.
- (9) ROUGÉ (P.), 1942. — Biogéographie des Carabides, Chrysomélides et Curculionides du Bassin du Salat. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t. 77, fasc. 4, p. 233-243.

CAUSSE
GRAILLE
CASTELNAU
— IMPRIMEURS —
MONTPELLIER

CAUSSE
GRILLE
CASTELNAU
— IMPRIMERIE —
MONTPELLIER

Suppléments à Vie et Milieu :

- N° 1. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux, 360 p., 1951..... prix : 2.000 fr.
- N° 2. — Océanographie méditerranéenne. Journées d'études du Laboratoire Arago, Mai 1951. 298 p., 1952..... prix : 1.500 fr.
- N° 3. — Résultats des Campagnes du « Pr Lacaze-Duthiers ». I. Algérie 1952, 209 p., 1954. prix 1.500 fr.
- N° 4. — Jean THÉODORIDÈS. — Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres, 310 p., 57 figs, 1955. prix : 1.600 fr.
- N° 5. — Peter Ax. — Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale, 215 p., 53 figs, 1956. . prix : 1.800 fr.

En préparation :

- Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE *et coll.* — Faune des eaux souterraines littorales.
- E. ANGELIER *et coll.* — Hydrobiologie de la Corse.
- Résultats des Campagnes du « Pr. Lacaze-Duthiers ». II.

CAUSSE
GRAILLE
CASTELNAU
— IMPRIMEURS —
MONTPELLIER

Gérant : DELAMARE DEBOUTTEVILLE.

Dépot légal : N° 458 — parution : décembre 1956 — No d'impression : 19562