

ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES 1257

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS - BIOLOGIE MARINE - BANYULS SUR MER

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE

TOME VIII - 1957 - FASC. 2



1957

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^o Articles dactylographiés, à double interligne, avec marge.
- 2^o Grouper en fin d'article et à la suite, les légendes des figures.
- 3^o 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 livres ou mémoires envoyés à la Rédaction seront analysés dans le premier fascicule à paraître.

ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES 1257

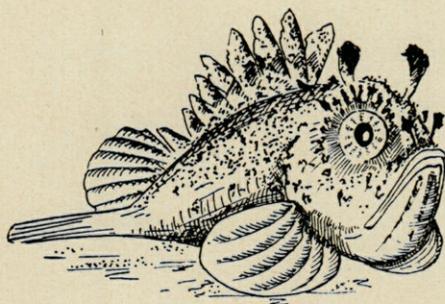
VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITE DE PARIS - BIOLOGIE MARINE - BANYULS SUR MER

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE

TOME VIII - 1957 - FASC. 2



1957

HERMANN

6, rue de la Sorbonne, Paris V

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SOMMAIRE

| | |
|---|-----|
| Jean VASSEROT. — Contribution à l'étude du comportement de capture des larves de l'Odonate <i>Calopteryx splendens</i> | 127 |
| C. PUISSÉGUR. — Hybrides expérimentaux de Carabes..... | 173 |
| Gustave CHERBONNIER. — Une Ophiure nouvelle de Méditerranée : <i>Amphiura apicula</i> nov. sp..... | 200 |
| J. TRAVÉ. — Compléments à la connaissance du genre <i>Vaghia</i> Oudemans. <i>Vaghia simplex</i> n. sp. (Acariens Oribates)..... | 205 |
| Ed. DRESKO. — Description d'une espèce nouvelle de <i>Tegenaria</i> et remarques sur <i>Tegenaria saeva</i> Black et <i>atrica</i> C. Koch (Araneae, Agelenidae)..... | 211 |

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DU COMPORTEMENT DE CAPTURE
DES LARVES
DE L'ODONATE *CALOPTERYX SPLENDENS* (1)

par Jean VASSEROT

(Laboratoires de Biologie Animale SPCN de Paris et de Rennes)

INTRODUCTION

Les auteurs qui ont étudié les réflexes de capture des Odonates se sont surtout attachés à l'étude des Anisoptères, et plus particulièrement des Aeschnides. En ce qui concerne les autres Odonates, et surtout les Zygoptères, les références bibliographiques sont peu nombreuses et très peu précises.

Les larves d'Aeschnides vivent principalement dans les eaux stagnantes; d'après les observations de Jean ROSTAND (1935) et de KÖHLER (1924), elles sont guidées essentiellement par la vue dans le repérage, l'approche et la capture des proies; cette détection peut, chez ces larves, intervenir à des distances de plusieurs centimètres et il n'est pas rare de les voir « bondir » sur leurs proies, se projetant en pleine eau grâce à la contraction rapide de leur ampoule rectale.

Mais il semble que d'autres organes sensoriels puissent intervenir dans le déterminisme du comportement de capture des Odonates. Dans son traité de Zoologie, GRASSÉ (1949) signale que, chez les larves d'Odonates, « les antennes sont plus longues et plus fonctionnelles que chez l'imago...; les poils tactiles et autres organes sensoriels y sont aussi mieux développés et ZAWARZIN a montré l'existence d'un organe de Johnston sur le pédicelle ». Jean ROSTAND (1935) signale que les larves d'Odonates

(1) Mémoire présenté devant la Faculté des Sciences de Paris pour l'obtention du Diplôme d'Études Supérieures. Reçu pour publication le 24 octobre 1956.

se servent de leurs antennes pour la prédation, mais il ne donne pas de précisions sur les espèces en cause. Il fait probablement allusion aux travaux d'ALVERDES (1924) qui a pu constater que les antennes des larves d'*Agrion* jouent un rôle important dans l'appréciation de la distance, lors de la capture des proies; mais il a observé que, 14 jours après ablation des antennes, les larves opérées saisissent leurs proies aussi bien que les insectes normaux, grâce à leurs yeux sans doute.

Le rôle des antennes nous a paru encore plus important chez les larves des représentants européens du genre *Calopteryx* (*Agrion*). Au cours d'une étude biométrique portant sur les larves d'une espèce américaine de ce genre, F. REASE NEVIN (1929) a pu observer quelques différences entre leur comportement et celui des autres Odonates; il note qu'elles ont l'air beaucoup plus « stupides » que les larves des autres familles et qu'elles restent souvent inertes et indifférentes, alors que des proies circulent autour d'elles; il a remarqué aussi que les larves de *Calopteryx* paraissent moins sensibles à la lumière que celles des autres Odonates et que, lorsqu'elles se déplacent, elles tiennent les antennes baissées « comme si ces organes avaient un rôle sensoriel ». Mais il n'a pas établi de façon précise le déterminisme sensoriel du comportement de ces larves. Nous avons donc entrepris une étude méthodique des réflexes de capture chez les larves de ce genre plus spécialement inféodé aux eaux courantes, en vue d'une comparaison de leur comportement avec celui des Aeschnides et des autres Lygoptères. Nos observations ont été poursuivies sur l'espèce *Calopteryx* (*Agrion*) *splendens*; outre ses particularités écologiques, cette espèce présente des caractères d'anatomie antennaire et oculaire qui l'éloignent beaucoup des Aeschnides : le traité de GRASSÉ signale la petite taille des yeux et la longueur des antennes par rapport aux autres Odonates, chez les larves de la famille des *Agrionidea* à laquelle appartient le genre *Calopteryx* (1).

(1) Le genre *Calopteryx* est devenu *Agrion* dans la Classification moderne.

CHAPITRE I

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nos recherches ont porté sur les larves de *Calopteryx splendens*, espèce facile à capturer dans la région parisienne. Les larves de *Calopteryx virgo* ont donné des résultats exactement semblables dans tous les cas où nous les avons étudiées.

Les larves de *Calopteryx* étaient capturées dans la Remarde, à Breuillet (Seine-et-Marne). Le fond de cette petite rivière, à courant assez rapide, est garni d'une abondante végétation où domine *Elodea canadensis*; les larves de *Calopteryx* y vivent en grand nombre.

D'après F. REASE NEVIN (1929), le nombre total des stades larvaires serait de onze; dans nos élevages, les plus jeunes larves capturées n'ont mué que six fois avant la mue imaginale. Le nombre des mues nous a paru d'ailleurs assez peu constant, fait déjà signalé pour l'ensemble des Odonates dans le Traité de Zoologie de GRASSÉ.

Nous avons pratiqué l'élevage en cristallisoirs, isolant un certain nombre de larves pour les suivre individuellement et noter leurs réactions au cours d'une période aussi longue que possible.

Nos sujets étaient alimentés le plus souvent avec des larves de Chironomes; quelquefois nous leur avons fourni des Daphnies, des larves d'Éphémères et de petits crustacés aquatiques (Aselles, Gammarus). Nous avons pu constater assez fréquemment des cas de cannibalisme.

Nos larves ont été primitivement réparties en deux lots; dans l'un, les animaux étaient nourris tous les deux jours, dans l'autre, une fois par semaine. Les réactions de capture étant plus énergiques et plus nettes dans le second groupe, nous avons poursuivi nos expériences uniquement sur des larves nourries une fois par semaine.

Pour compléter l'analyse du réflexe de capture déclenché par une proie vivante, nous avons essayé d'induire ce réflexe par des excitations artificielles au moyen de fibres végétales, de crins ou de fines tiges de verre étiré.

Pour localiser les organes sensibles d'ordre tactile, nous avons pratiqué des mutilations méthodiques touchant les différents articles de l'antenne ou de la patte.

Enfin, en ce qui concerne la sensibilité visuelle, nous avons présenté des proies derrière une paroi de verre, méthode que KÖHLER (1924) avait employée pour les larves d'Aeschnes; d'autre part nous avons procédé au vernissage des yeux de certaines larves.

CHAPITRE II

ÉTUDE DESCRIPTIVE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE (1)

A. — DESCRIPTION DE LA CAPTURE TYPE D'UNE PROIE VIVANTE

1° POSITION DE REPOS.

La larve repose immobile, posée sur le fond du cristalliseur ou accrochée à une tige de plante aquatique, dans la position indiquée par la figure 1.

La tête est étendue dans l'axe du corps, et plutôt légèrement penchée vers l'avant.

Les antennes présentent dans leur attitude les particularités suivantes :

— les scapes sont très légèrement divergents, et plutôt inclinés vers le bas;

— les pédicelles sont très légèrement fléchis sur les scapes, formant avec ceux-ci un angle de 165 à 170°; vus de dessus, ils apparaissent très souvent comme plus divergents que les scapes;

— les fouets sont fléchis sur les pédicelles (angle d'environ 170°) mais en sens contraire de la première flexion, ce qui donne à l'ensemble de l'antenne, regardée de profil, une allure en zig zag. La divergence des fouets, n'est pas plus forte que celle des pédicelles.

Remarque. Lorsque la larve vient de s'immobiliser après un déplacement ou un repas, la position des antennes peut être légèrement différente : scapes nettement divergents, pédicelles et fouets alignés dans leur prolongement.

(1) Dans toute cette étude descriptive, nous tiendrons surtout compte de la position des antennes et des pattes. Nous montrerons dans le chapitre III que les yeux jouent un rôle négligeable, alors que les excitations antennaires ou tarsiennes déclenchent le réflexe de capture.

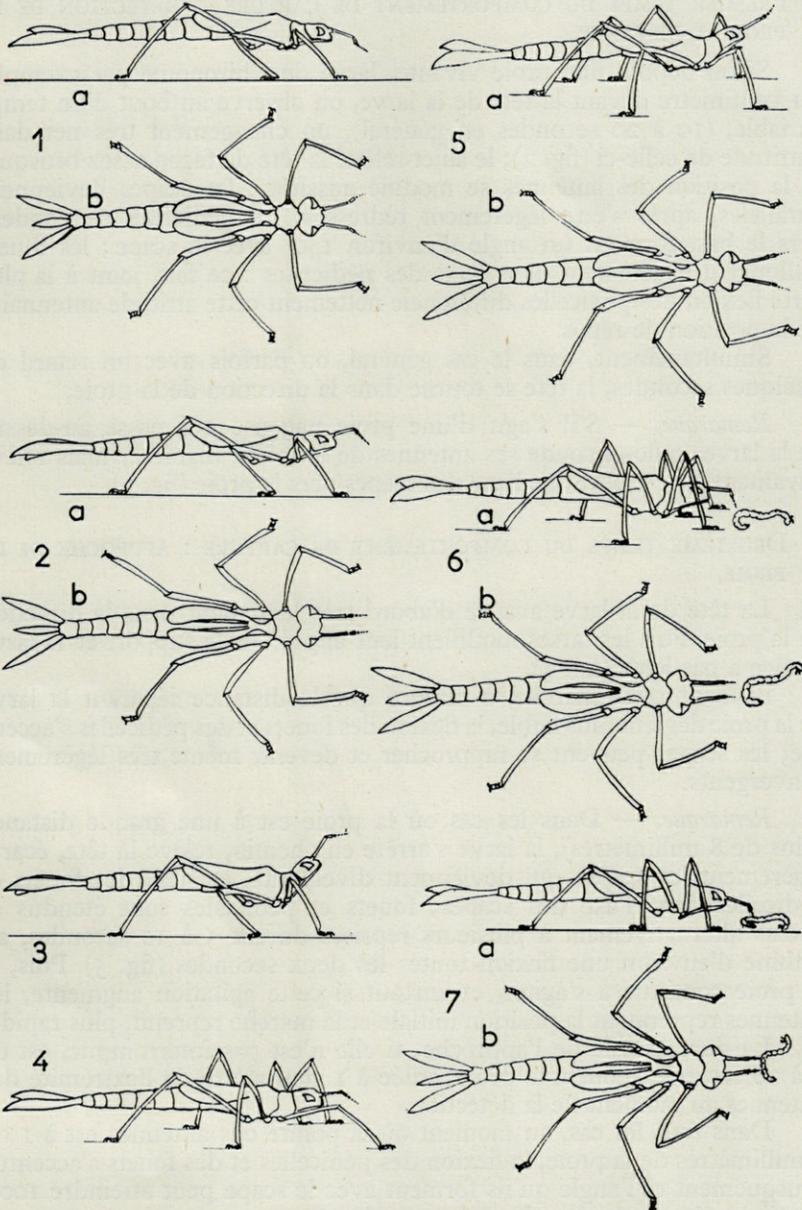


Fig. 1-7. — 1 : Vue latérale et vue de dessus. — 2 : Vue latérale et vue de dessus. — 3 : Vue latérale. — 4 : Vue latérale. — 5 : Vue latérale et vue de dessus. — 6 : Vue latérale et vue de dessus. — 7 : Vue latérale et vue de dessus. (Pour les explications complémentaires, prière de se reporter au texte).

2^o PREMIER TEMPS DU COMPORTEMENT DE CAPTURE : DÉTECTION DE LA PROIE A DISTANCE.

Si on dépose une proie vivante, larve de Chironome par exemple, à 1 centimètre devant la tête de la larve, on observe au bout d'un temps variable, (10 à 20 secondes en général), un changement très net dans l'attitude de celle-ci (fig. 2); le sujet relève la tête de façon assez brusque, et la position des antennes se modifie aussitôt : les scapes deviennent parallèles, après s'être légèrement redressés; les pédicelles se coudent vers le bas, formant un angle d'environ 140° avec le scape; les fouets s'allongent exactement dans l'axe des pédicelles : ce fait, joint à la plus forte flexion des pédicelles différencie nettement cette attitude antennaire de la position de repos.

Simultanément, dans le cas général, ou parfois avec un retard de quelques secondes, la tête se tourne dans la direction de la proie.

Remarque. — S'il s'agit d'une proie nageuse qui passe au-dessus de la larve, celle-ci coude ses antennes de la même manière, mais relève davantage la tête et dirige l'axe des scapes vers la proie (fig. 3).

3^o DEUXIÈME TEMPS DU COMPORTEMENT DE CAPTURE : APPROCHE DE LA PROIE.

La tête de la larve avance d'abord très lentement dans la direction de la proie. Puis les tarsi modifient leur appui sur le support et la larve avance à pas lents (fig. 4).

Pendant cette marche, à mesure que la distance séparant la larve de la proie devient plus faible, la flexion des fouets et des pédicelles s'accroît; les scapes peuvent se rapprocher et devenir même très légèrement convergents.

Remarque. — Dans les cas où la proie est à une grande distance (plus de 8 millimètres), la larve s'arrête en chemin, relève la tête, écarte légèrement les scapes qui deviennent divergents, et étend les fouets et pédicelles dans l'axe des scapes; fouets et pédicelles sont étendus et fléchis alternativement à plusieurs reprises durant 5 à 10 secondes, au rythme d'environ une flexion toutes les deux secondes (fig. 5). Puis, si la proie continue à s'agiter, et surtout si cette agitation augmente, les antennes reprennent la position initiale et la marche reprend, plus rapide.

La durée totale de l'approche, si elle n'est pas interrompue, est de 5 à 20 secondes pour une proie située à 1 centimètre de l'extrémité des antennes au moment de la détection.

Dans tous les cas, au moment où la pointe des antennes est à 1 ou 2 millimètres de la proie, la flexion des pédicelles et des fouets s'accroît brusquement et l'angle qu'ils forment avec le scape peut atteindre 100°. Les scapes tendent alors à converger (fig. 6).

Remarque. — Le rapprochement maximum des extrémités des scapes ne s'observe que dans 2 cas sur 100 environ.

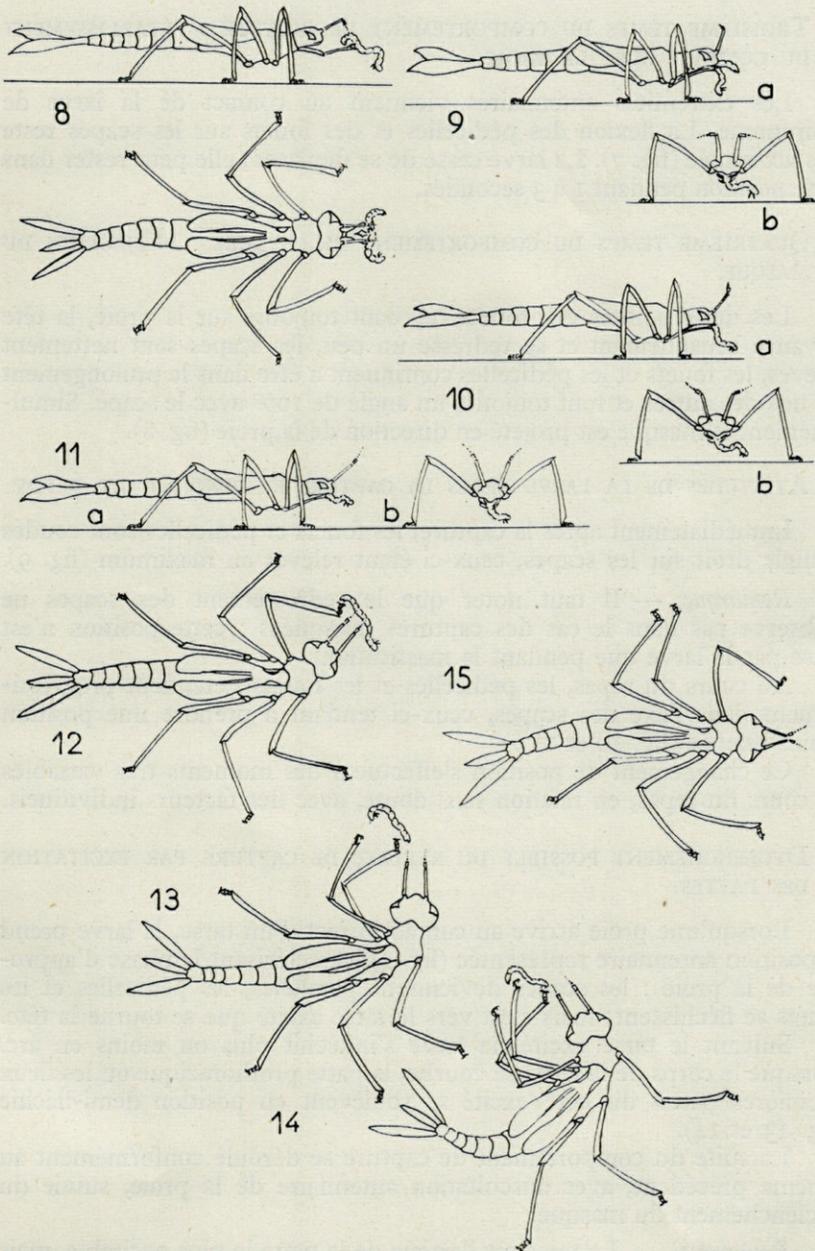


Fig. 8-15. — 8 : Vue latérale et vue de dessus. — 9 : Vue de profil. Vue de face. — 10 : Vue de profil. Vue de face. — 11 : Vue de profil. Vue de face. — 12 : Vue de dessus. — 13 : 14 : 15 : (Voir le texte).

4° TROISIÈME TEMPS DU COMPORTEMENT DE CAPTURE : ÉTABLISSEMENT DU CONTACT AVEC LA PROIE.

Les extrémités antennaires viennent au contact de la larve de Chironome. La flexion des pédicelles et des fouets sur les scapes reste très accentuée (fig. 7). La larve cesse de se déplacer; elle peut rester dans cette position pendant 1 à 3 secondes.

5° QUATRIÈME TEMPS DU COMPORTEMENT DE CAPTURE : PROJECTION DU MASQUE.

Les deux pointes des fouets reposant toujours sur la proie, la tête s'avance brusquement et se redresse un peu, les scapes sont nettement relevés, les fouets et les pédicelles continuent à être dans le prolongement les uns des autres et font toujours un angle de 100° avec le scape. Simultanément le masque est projeté en direction de la proie (fig. 8).

6° ATTITUDES DE LA LARVE APRÈS LA CAPTURE ET PENDANT LE REPOS.

Immédiatement après la capture, les fouets et pédicelles sont coudés à angle droit sur les scapes, ceux-ci étant relevés au maximum (fig. 9).

Remarque. — Il faut noter que le redressement des scapes ne s'observe pas dans le cas des captures manquées : cette position n'est prise par la larve que pendant la mastication.

Au cours du repas, les pédicelles et les fouets s'étendent progressivement dans l'axe des scapes, ceux-ci tendant à prendre une position moins relevée (fig. 10 et 11).

Ce changement de position s'effectue à des moments très variables au cours du repas, en relation sans doute, avec des facteurs individuels.

7° DÉCLENCHEMENT POSSIBLE DU RÉFLEXE DE CAPTURE PAR EXCITATION DES PATTES.

Lorsqu'une proie arrive au contact direct d'un tarse, la larve prend la position antennaire représentée (fig. 4), caractérisant la phase d'approche de la proie : les scapes deviennent parallèles, les pédicelles et les fouets se fléchissent; mais c'est vers le tarse excité que se tourne la tête.

Suivant le tarse excité, la larve s'infléchit plus ou moins en arc. Lorsque le corps de la larve se courbe, la patte prothoracique ou les deux premières pattes du côté excité se soulèvent en position demi-fléchie (fig. 13 et 14).

La suite du comportement de capture se déroule conformément au schéma précédent, avec auscultation antennaire de la proie, suivie du déclenchement du masque.

Remarque. — Le tarse est l'article de la patte le plus excitable, mais à des degrés divers, les autres articles peuvent induire le réflexe de capture (voir chapitre III, paragraphe D).

* * *

B. — VARIATIONS POSSIBLES DU COMPORTEMENT DE CAPTURE PAR RAPPORT AU TYPE

1° SUPPRESSION DE PHASES

a) *Absence de détection à distance.*

La détection antennaire à distance est d'une portée assez faible puisque les proies ne sont que rarement repérées à plus de 1,5 cm.

Dans bien des cas ce premier temps de la capture est supprimé sans que cela modifie le déroulement ultérieur du réflexe.

Cette suppression peut être en relation avec des circonstances externes : le réflexe est limité à ses 3^e et 4^e temps lorsqu'une proie très mobile arrive rapidement au contact des fouets de la larve, sans que la détection à distance ait eu le temps de se produire.

b) *Modification dans la position des antennes ou de leurs articles.*

Lorsque le déclenchement du réflexe de capture est accéléré (proies à déplacements rapides), il peut se faire que la phase de rapprochement des scapes soit supprimée.

La flexion préalable des pédicelles et des fouets peut également manquer dans les mêmes conditions, mais les captures réussies après un tel raccourcissement du schéma de comportement sont très peu nombreuses (6 à 7 % des cas observés).

c) *Prises de contact antennaire anormales avec la proie.*

Lorsqu'une proie se déplaçant rapidement entre soudain en contact avec une seule antenne, la larve peut projeter son masque par détente réflexe sans avoir effectué le « repérage » préliminaire du 3^e temps.

Il faut noter que, lorsque le déclenchement du masque est provoqué par un seul contact antennaire, beaucoup de captures sont manquées.

Dans quelques cas seulement il n'y a aucune prise de contact antennaire avec la proie avant la projection du masque. Le raccourcissement du schéma-réflexe de capture est alors maximum, mais ce cas est rare puisque nous ne l'avons observé que 7 fois sur plusieurs centaines d'observations. Encore faut-il préciser que sur ces 7 projections de masque, deux seulement ont conduit à une capture effective de la proie. Signalons que, dans quelques-uns de ces cas de suppressions de phases, on peut observer un léger mouvement du masque sans projection au moment où la larve commence à être stimulée par la proie, alors que, dans le cas normal type, le masque ne se déplace qu'au moment de la capture.

2° DEGRÉS DANS LE RÉFLEXE

Il existe des degrés dans l'enchaînement des divers temps du réflexe en rapport surtout avec l'intensité de l'excitation produite par la proie : la prise de position caractéristique du premier temps peut ne pas amener la suite du schéma jusqu'au déclenchement normal du masque; ou bien, après une détection à distance normale, la larve peut réagir au contact de la proie contre les antennes sans avoir fait de mouvements d'approche, la deuxième phase du schéma-type étant supprimée.

Il est possible d'inhiber le réflexe de capture en procédant à des stimulations répétées. Ces séries d'excitations non suivies de capture effective seront étudiées grâce à des appâts artificiels, dans le chapitre III.

On peut mettre en évidence, dans les cas extrêmes, une véritable *inversion du réflexe* se manifestant par la fuite de la larve devant la proie offerte. En général, les antennes se rapprochent très brusquement, les scapes devenant fortement convergents (fig. 15).

Comme dans le cas du réflexe de capture, ce réflexe de fuite peut présenter des degrés : depuis le simple recul de la tête ou de la patte touchée par la proie, jusqu'au déplacement d'ensemble du corps vers l'arrière, accompagné souvent de mouvements de nage.

Nous analyserons au chapitre III le déterminisme de l'inversion des réflexes, mais il semble en rapport direct avec la taille de la proie et l'ampleur de ses mouvements.

* * *

En somme, après un temps de latence plus ou moins long [fonction de la longueur du jeûne préalable subi par les larves, ainsi que Jean ROSTAND (1935) l'a déjà signalé pour les Aeschnes], on peut mettre en évidence quatre phases principales dans le comportement de capture des larves de *Calopteryx*. Chacune de ces phases peut être caractérisée par la position des antennes, celles-ci jouant un grand rôle dans la détection des proies et le déclenchement du masque. L'intensité de l'excitation causée par la proie peut induire des suppressions de phases, ou faire apparaître des degrés divers dans ce schéma général; elle peut même produire une inhibition totale du réflexe, suivie de la fuite de la larve.

CHAPITRE III

ANALYSE EXPÉRIMENTALE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE

A. — INFLUENCE DE LA NATURE DES PROIES

Les larves de *Calopteryx*, comme celles des autres Odonates, se nourrissent de tous les petits animaux qu'on leur donne, s'attaquant parfois à des proies presque aussi grosses qu'elles (certaines larves de Chironomes, par exemple).

En comparant le comportement des larves devant trois types de proies : larves de Chironomes, Daphnies, larves d'Ephémères, nous nous efforcerons de dégager les stimuli naturels efficaces dans le déclenchement du réflexe de capture.

1° RÉACTIONS OBSERVÉES EN PRÉSENCE DES LARVES DE CHIRONOMES.

Nous avons constaté un certain nombre de fois le fait suivant, particulièrement démonstratif : un « ver de vase » remue vivement à 1 centimètre environ devant la larve; les antennes de celle-ci prennent la position caractéristique du premier temps du réflexe, puis la larve entre en mouvement et se dirige vers la proie; si le ver cesse de faire des boucles sur place et s'éloigne en rampant doucement sur le fond, la larve continue d'avancer dans la direction primitive; elle ne reprend la bonne direction que lorsque le ver fait à nouveau des mouvements de nage.

Au paragraphe précédent, nous avons signalé que les larves de *Calopteryx* fuyaient devant des « vers de vase » dont les mouvements étaient très violents; or elles attaquent normalement des larves de Chironomes aussi grosses, ou même plus grosses qu'elles, mais aux mouvements moins vifs. Un fait précis illustrera ce comportement : une grosse larve de *Calopteryx* s'avancait vers un « ver de vase » rampant rapidement sur le fond; au moment où les antennes allaient entrer en contact avec la proie celle-ci se contorsionna violemment, heurtant le scape d'une des antennes : la larve recula brusquement; puis, le ver n'ondulant plus que faiblement sur place, la larve reprit lentement son avance. Soudain, le ver se contorsionna derechef : nouveau choc contre les antennes, nouveau recul de la

larve; puis nouvelle avance lente du prédateur, l'agitation de la proie s'étant calmée; ce manège se reproduisit plusieurs fois, la capture ayant lieu finalement au cours d'une période de calme prolongé qui permit à la larve d'Odonate d'établir le contact des pointes antennaires avec la proie.

Ce recul de la larve de *Calopteryx* peut même se produire sans contact direct, lorsqu'une grosse larve de Chironome nage très vigoureusement en pleine eau à quelque distance des antennes.

2° RÉACTIONS OBSERVÉES EN PRÉSENCE DES DAPHNIES.

Nous avons pu remarquer que les Daphnies excitent plus facilement et plus intensément que les « vers de vase » les larves de *Calopteryx*; les réactions de capture sont plus vives, la détection à distance est plus fréquente et à plus longue portée. Or les antennes natatoires des Daphnies ont des battements vifs et fréquents, mais elles ne provoquent pas de perturbations de très forte amplitude.

3° RÉACTIONS OBSERVÉES EN PRÉSENCE DE LARVES D'ÉPHÉMÈRES.

Mises en présence de larves d'Éphémères, dont les branchies externes sont en continuel mouvement, les larves de *Calopteryx* sont restées absolument immobiles, même lorsque la proie était à 4 ou 5 millimètres seulement : à cette distance, elles auraient très vivement réagi si la proie avait été une Daphnie nageant, ou même une larve de Chironome ondulant faiblement sur le fond. Les larves de *Calopteryx* ne réagissent à la présence des larves d'Éphémères que lorsque celles-ci effectuent des mouvements de nage ou de marche.

4° FAITS MIS EN LUMIÈRE PAR CES OBSERVATIONS.

De cette série d'expériences nous pouvons conclure :

— que la proie doit se mouvoir pour déclencher le comportement de capture; ceci est surtout essentiel pour la détection à distance : une proie est repérée à longue distance quand elle remue vivement; une proie de même taille et de même espèce, immobile ou très peu mobile, ne provoque pas de réactions d'orientation chez la larve de *Calopteryx*. Mais, si un stimulus trop faible est insuffisant pour déclencher le réflexe de capture, nous avons vu aussi qu'un stimulus trop fort amène l'inhibition de ce réflexe, et même son inversion : les larves fuient devant des proies aux mouvements trop vifs et trop amples.

— Que les différences observées entre les réactions des larves devant diverses catégories de proies paraissent liées aux mouvements particuliers de celles-ci dans l'eau : c'est ainsi que les battements branchiaux réguliers des larves d'Éphémères ne stimulent pas les larves de *Calopteryx*, alors que leur nage discontinue, ou les battements antennaires également discontinus des Daphnies sont de bons stimuli. Ce sont les

déplacements des larves de Chironomes, tantôt lents et réguliers, tantôt rapides et discontinus, tantôt violents qui permettent de mettre en évidence toute la gamme des réactions possibles chez les larves de *Calopteryx* : aussi avons-nous utilisé cette proie pour l'ensemble des expériences concernant le réflexe de capture.

B. — INFLUENCE DE L'ÂGE DES LARVES OBSERVÉES

1° COMPARAISON ENTRE LES LARVES APPARTENANT A DIVERS STADES DE DÉVELOPPEMENT.

Entre les larves des six stades de développement successifs que nous avons observés en élevage, aucune différence *qualitative* n'est apparue : les mouvements antennaires sont les mêmes chez les larves des différents stades ; la détection à distance existe toujours, mais elle est plus fréquente et à plus longue portée chez les individus des deux derniers stades larvaires.

Outre la portée de la détection à distance, la rapidité de la prise et la fréquence des captures réussies décèlent aussi une différence de réactivité des larves. Des six stades que nous avons pu observer, c'est le stade 5 (l'avant-dernier stade larvaire) qui se montre le plus réactif, suivi de près par les stades 3 et 6. Les larves du stade 4 semblent moins réactives.

2° INFLUENCE DU VEILLISSEMENT AU COURS D'UN MÊME STADE LARVAIRE.

L'intensité et la rapidité des réactions de capture sont liées au vieillissement des larves au cours d'un même stade : ces réactions diminuent d'intensité et finissent même par s'annuler durant les jours qui précèdent la mue.

Toutefois si, au cours des périodes où elles sont peu réactives, les larves montrent une baisse très nette de la sensibilité antennaire, on n'observe aucun changement *qualitatif* dans leurs réactions de capture.

Remarque. — Le rythme d'alimentation influe sur l'intensité du réflexe de capture. Les larves nourries tous les deux jours réagissent moins rapidement que celles nourries une fois par semaine seulement. Leurs possibilités de détection des proies à distance dépendent très nettement de leur état de réplétion.

C. — ANALYSE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE A L'AIDE DE LEURRES

1° RÉACTIONS ANTENNAIRES

a) *Réaction normale typique.*

Le leurre, tenu entre les doigts, est poussé vers les antennes de la larve de façon lente et assez régulière. Les réactions de la larve sont les mêmes que lors de l'excitation avec une proie vivante : un fouet antennaire ayant été effleuré par le leurre, la larve prend la position caractéristique du premier temps du réflexe de capture ; les extrémités des deux antennes sont amenées au contact du leurre, puis, si celui-ci continue son mouvement initial, le masque est déclenché et le leurre est saisi. Il est souvent ramené à la bouche et serré par les pièces masticatrices, mais il est lâché au bout de deux ou trois secondes, rarement plus.

Remarque. — Il arrive que, lors de la première stimulation, le réflexe soit seulement ébauché : on observe alors un léger mouvement du masque, dont les pièces mobiles s'ouvrent et se ferment, mais le déclenchement complet n'a pas lieu.

b) *Influence de la nature du leurre.*

Le leurre est toujours tenu entre les doigts.

Les *brins de paille*, les *fibres végétales* rigides, constituent les meilleurs leurres, susceptibles de provoquer les réponses positives les plus fréquentes de la part des larves et, ce qui est important, de permettre le plus grand nombre de répétitions du réflexe lors d'excitations successives. Les *tiges ligneuses* de très faible diamètre ont sensiblement la même valeur. Le *crin* est un peu moins efficace. Le *fil de verre étiré* est beaucoup moins efficace : souvent des larves, qui réagissent vivement au contact d'une fibre végétale ou du crin, ne réagissent pas du tout ou ne présentent qu'une réaction partielle lors de l'excitation par un fil de verre. Et, dans les cas de réactions positives, le nombre de réponses successives obtenues avec un leurre chez une même larve est beaucoup plus faible. Enfin les *fines tiges de métal* constituent les moins bons leurres : elles sont tout à fait inefficaces dans beaucoup de cas où le fil de verre provoque une réaction positive.

Ces résultats sont illustrés par le tableau I, exprimant des moyennes relevées sur 30 larves des deux derniers stades (15 larves pour chaque stade).

Dans toutes les expériences consignées sur ce tableau, le leurre tenu entre les doigts est approché de la larve de façon identique : lentement et sans mouvements de rotation.

TABLEAU I

| Stade des larves observées | Numéros d'ordre des excitations successives portées sur la même larve | Brin de paille | Fibre végétale | Crin | Fil de verre | Tige de métal |
|----------------------------|---|----------------|----------------|------|--------------|---------------|
| 6 | 1 | × | + | + | + | + |
| | 2 | + | + | + | + | o |
| | 3 | + | + | + | × | |
| | 4 | + | + | + | × | |
| | 5 | + | + | × | × | |
| | 6 | + | + | × | o | |
| | 7 | × | × | × | | |
| | 8 | × | × | × | | |
| | 9 | × | × | o | | |
| | 10 | × | × | | | |
| | 11 | × | × | | | |
| | 12 | × | × | | | |
| | 13 | × | × | | | |
| | 14 | o | o | o | | |
| 5 | 1 | + | + | + | + | + |
| | 2 | + | + | + | + | × |
| | 3 | + | + | + | × | o |
| | 4 | + | + | + | × | |
| | 5 | + | + | × | × | |
| | 6 | + | + | × | o | |
| | 7 | × | × | × | | |
| | 8 | × | × | × | | |
| | 9 | × | × | × | | |
| | 10 | × | × | o | | |
| | 11 | × | × | | | |
| | 12 | × | × | | | |
| | 13 | o | o | o | | |

+ : Excitation artificielle ayant provoqué le déclenchement du masque.

× : Excitation artificielle ayant provoqué une réaction partielle (modification de la position antennaire, accompagnée parfois d'un léger mouvement du masque, mais sans déclenchement effectif).

o : Excitation artificielle n'ayant provoqué chez la larve aucune des réactions caractéristiques du comportement de capture.

c) *Influence des mouvements du leurre.*

Il est très difficile de comparer de façon précise l'influence du leurre tenu verticalement sans mouvement de rotation et approché lentement de l'antenne, et celle du leurre animé d'un mouvement de rotation rapide; d'autre part, il est assez difficile de préciser, pour un leurre tenu à la main, à quelle vitesse on l'approche des antennes. Dans ces mesures, la marge d'imprécision due à l'expérimentateur est très grande.

Néanmoins, il semble que l'approche du leurre tenu droit, sans rotation et à une vitesse moyenne ou lente, déclenche plus facilement la flexion des antennes et le réflexe de capture. Les chocs trop brusques, par contre, déterminent souvent des réactions négatives de fuite.

On peut observer à ce sujet des réactions rappelant tout à fait celles observées avec les proies vivantes, et notamment les larves de Chironomes : séries de reculs lors des chocs brusques des leurres contre les antennes et d'avances suivies de déclenchements plus ou moins bien dirigés du masque lors des périodes d'agitation moins intense.

d) *Influence de l'âge des larves observées.*

La détection à distance est beaucoup plus rare avec les leurres qu'avec les proies vivantes; pourtant il arrive que la larve se dirige vers le leurre alors qu'il est encore à 2 ou 3 millimètres de la pointe des fouets antennaires. Mais ceci ne s'observe que pour les individus appartenant aux deux derniers stades larvaires; et chez les larves de l'avant-dernier stade, on ne peut mettre en évidence une détection à distance que lors de la deuxième excitation consécutive, l'animal ayant déjà été stimulé peu de temps auparavant.

Ainsi les leurres mettent en évidence, mieux que les proies vivantes, les différences de comportement et, notamment, celles pouvant exister entre les divers stades larvaires.

Remarque. — Lorsqu'on a provoqué la flexion des antennes, chez les larves des deux derniers stades, et qu'on retire doucement le leurre, maintenu à 2 ou 3 millimètres en avant de la pointe des fouets, les larves sont susceptibles de le suivre dans son recul, antennes pointées.

e) *Extinction du réflexe de capture.*

Les excitations répétées amènent l'extinction du réflexe de capture (voir tableau I). Les réactions se font de moins en moins vives : les antennes palpent le leurre de plus en plus longuement avant le déclenchement du masque; puis, dans un second temps, le leurre est toujours exploré par les antennes, mais on n'observe plus de mouvements du masque. Aux excitations suivantes la flexion des antennes est de moins en moins accentuée, et il arrive un moment où l'on n'observe plus de mouvements du corps ou de la tête vers le leurre; enfin la flexion antennaire

elle-même devient presque nulle, une seule antenne fléchit de quelques degrés; une répétition supplémentaire de l'excitation amène l'extinction totale du réflexe.

La rapidité avec laquelle se produit cette extinction est très variable : le déclenchement du masque peut cesser de se produire entre la seconde et la dixième excitation, l'extinction totale peut survenir entre la troisième et la vingtième excitation. Le nombre d'excitations successives nécessaires pour obtenir l'extinction totale du réflexe antennaire est en moyenne deux fois plus grand que le nombre d'excitations nécessaires pour que le masque cesse d'être projeté.

Dans certains cas, au lieu de s'éteindre, le réflexe peut s'inverser et, de positif devenir négatif. Ceci s'observe en général après quelques répétitions d'excitation (7 à 8 au maximum, en général moins), alors que les antennes ne réagissent plus que par une faible flexion; l'animal recule, ou même s'enfuit rapidement, souvent en reserrant fortement les antennes dont les scapes deviennent très convergents : cette attitude de fuite est la même que celle décrite au chapitre précédent (fig. 15) et que nous avons observée en présence de proies vivantes aux mouvements trop violents. On peut, sur le tableau II, constater que les séries de stimulations se terminant par la fuite de l'animal sont généralement plus courtes que celles aboutissant à une simple inhibition des réactions. Assez souvent on passe brusquement de la réaction complète à la réaction de fuite, sans qu'il y ait eu de réaction partielle intercalée.

L'extinction par le leurre entraîne souvent une inexcitabilité par les proies vivantes, chez les larves qui s'étaient montrées très réactives auparavant.

Dans environ une série d'extinction sur 10, et surtout chez les larves nourries à intervalles espacés, on peut observer un retour au réflexe normal, qui réapparaît avec son intensité primitive pour s'éteindre à nouveau si l'on poursuit les excitations.

Nous avons observé jusqu'à 3 retours successifs du réflexe de capture lors de séries d'excitations portées avec un brin de paille ou une fibre végétale. Le détail de ces observations est consigné dans le tableau III.

2° RÉACTIONS DES PATTES

a) *Description de la réaction normale typique.*

Lorsqu'un tarse est touché par le leurre, la larve fléchit les antennes, prend la position caractéristique du premier temps du réflexe, et se tourne vers le tarse excité : les antennes viennent au contact du leurre, qui est ensuite saisi par le masque.

Les diverses phases de la réaction sont parfaitement superposables à celles qui ont observées en présence d'une proie vivante.

b) *Particularités observées lors de la stimulation des pattes.*

La réaction positive complète est beaucoup plus rare que lors de la stimulation antennaire : très souvent la larve fléchit les antennes et tourne la tête, mais le masque n'est pas déclenché et il arrive qu'elle esquisse seulement le mouvement d'orientation vers le tarse excité. D'autre part, l'extinction se produit beaucoup plus rapidement, après trois excitations au maximum.

Par ailleurs, on remarque entre les différentes paires de pattes et les différents articles d'une même patte des différences de sensibilité qui feront l'objet d'une étude particulière au cours du paragraphe D 3 de ce chapitre.

Un fait très intéressant à signaler est la disparition de la sensibilité antennaire vis-à-vis du leurre lorsque l'excitation répétée du tarse a produit l'extinction du réflexe (Voir D 5 b : « Combinaisons possibles de l'action des divers organes sensoriels : rôle respectif des antennes et des tarsi dans la capture »).

D. — LOCALISATION EXPÉRIMENTALE DES DIVERSES RÉGIONS SENSORIELLES INTERVENANT DANS LE RÉFLEXE DE CAPTURE

1° RÔLE ÉVENTUEL DES YEUX

Il ne semble pas que la vision ait une part importante dans le comportement décrit au chapitre I. Nous avons voulu contrôler expérimentalement le rôle qu'elle pouvait éventuellement jouer.

En répétant les expériences qu'avait faites KÖHLER sur les larves d'*Aeschnes*, nous avons pu constater :

1° que les larves de *Calopteryx*, même jeûnant depuis très longtemps ne sont pas attirées par un tube de verre placé dans leur cristallin et contenant des larves de Chironomes ou des Daphnies vivantes.

2° que le vernissage des yeux de ces larves n'amène aucune modification du réflexe de capture; la distance maxima de détection reste la même avant et après l'opération.

3° que les variations de l'intensité lumineuse n'influent guère sur le comportement de capture (alors qu'une lumière trop vive empêche la capture des proies chez les larves d'*Aeschnes*).

En somme, le déterminisme du réflexe de capture est foncièrement différent chez les larves de *Calopteryx* et chez les larves d'*Aeschnes*, puisque, pour ces dernières, la vue joue un rôle prépondérant dans la prédation et que, chez les *Calopteryx*, elle n'a aucun rôle direct.

2° LOCALISATION DE LA RÉGION ANTENNAIRE SENSIBLE

Nous avons réalisé des ablations antennaires partielles chez certaines de nos larves et nous avons comparé leurs réactions à celles qu'elles présentaient avant l'opération, et à celles de lots témoins non opérés, conservés dans les mêmes conditions.

Les tests de réactivité ont été faits soit avec des larves de Chironomes, soit avec des leurres végétaux.

a) *Rôle du fouet.*

Le fouet est l'organe normal du repérage des proies par contact direct. En effet, nous avons vu qu'il y a, dans la quasi-totalité des cas de capture réussie, un stade de palpation par les fouets qui précède et, semble-t-il, conditionne la capture proprement dite.

TABLEAU IV

| Nombre de minutes écoulées depuis le début de l'expérience | Nombre de vers pris par les larves aux antennes intactes | Nombre de vers pris par les larves aux fouets amputés |
|--|--|---|
| 1^{ère} expérience : | | |
| 5 | 6 | 3 |
| 10 | 7 | 6 |
| 15 | 8 | 7 |
| 20 | 9 | 8 |
| 25 | 9 | 8 |
| 30 | 9 | 9 |
| 35 | 11 | 9 |
| 65 | 11 | 10 |
| 2^e expérience : | | |
| 5 | 5 | 5 |
| 10 | 6 | 7 |
| 15 | 9 | 8 |
| 30 | 9 | 9 |
| 35 | 11 | 9 |
| 50 | 11 | 10 |
| 180 | 11 | 10 |
| 3^e expérience : | | |
| 3 | 4 | 3 |
| 5 | 5 | 4 |
| 10 | 9 | 5 |
| 15 | 10 | |
| 15 | 10 | 5 |
| 20 | 10 | 7 |
| 25 | 10 | 8 |
| 55 | 10 | 9 |

Chacune de ces expériences a été faite avec deux lots de 10 animaux au même stade d'évolution larvaire, choisis aussi semblables que possible. Ces deux lots ont été installés dans des cristallisoirs de même dimension et ont subi la même durée de jeûne avant l'expérience.

TABLEAU V

| Numéro d'ordre des excitations | Séries des réactions obtenues chez des larves avec antennes intactes | Séries de réactions obtenues chez des larves amputées des fouets antennaires |
|--------------------------------|--|--|
| I | + + + + + + + + + + + + + | + + × + + + + + + + + + + |
| 2 | + + + + + + + + + + × + + + | × × × + + + + + × + + × + + |
| 3 | + + + + + + × + × + × + + × | - × - + × × × × + × × + × |
| 4 | + × × + × + × + × + × × + × | - - × - × - × × × × × × × |
| 5 | + × × × - + × + × + - × × × | × × × × - × × × × × × × × |
| 6 | × × - × + × × × × × × × × | × × × × - × × × × × × × × |
| 7 | × × × × × × × × × × × × × | × × × × × × × × × × × × × |
| 8 | × × × × × - × × × × × × × | × × × × × × × × × × × × × |
| 9 | × × × × × × × × × × × × × | × × × × × × × × × × × × × |
| 10 | × × × × × × × × × × × × × | × × × × × × × × × × × × × |
| 11 | × × × × × × × × × × × × × | × × × × × × × × × × × × × |
| 12 | × × × × × × × × × × × × × | × × × × × × × × × × × × × |
| 13 | × × × × × × × × × × × × × | × × × × × × × × × × × × × |
| 14 | × × × × × × × × × × × × × | × × × × × × × × × × × × × |
| 15 | × × × × × × × × × × × × × | × × × × × × × × × × × × × |

+ : Réaction positive totale.
 × : Réaction positive partielle.

o : Absence de toute réaction.
 - : Réaction négative.

Toutes ces observations ont été faites sur un lot de 12 larves de l'avant-dernier stade, amputées des fouets antennaires, et un lot de larves témoins du même âge, conservées dans les mêmes conditions.

L'étude statistique de lots d'animaux semblables, normaux et opérés, permet de constater que les larves privées de leurs fouets antennaires capturent moins vite les vers de vase que les larves normales, et qu'elles en consomment moins. Les résultats de trois de ces expériences sont portés sur le tableau IV.

Après l'ablation des fouets, les positions des articles basaux de l'antenne sont les mêmes que chez l'animal normal au cours des quatre temps de la capture et pendant le repas.

Mais la *détection à distance* est moins fréquente et surtout de moindre portée. Par exemple, pour des larves chez qui nous avions observé une portée de détection maxima atteignant 8 millimètres avant l'opération, cette portée était réduite à 3 millimètres une semaine après l'opération; toutefois, après une trentaine de jours, elle atteignait 5 millimètres, chiffre fort inférieur à celui observé avant l'opération.

Si le fouet ne semble pas indispensable pour le déclenchement réflexe du masque, il faut noter cependant qu'on obtient plus facilement une réponse positive chez une larve non mutilée que chez une larve aux fouets antennaires coupés, lorsqu'on excite les antennes avec un leurre. Et même chez des larves aux antennes intactes, il arrive parfois que le contact du leurre contre le fouet déclenche une réponse positive, alors que, juste avant, l'excitation du pédicelle de la même antenne n'avait produit aucun effet.

D'autre part, il est possible, en utilisant un leurre, d'obtenir avec des larves amputées de leurs fouets des séries de réactions de plus en plus faibles menant à l'extinction du réflexe, comme chez les larves aux antennes intactes, mais ces séries sont en général plus courtes. (Tableau V).

Le fouet antennaire semble donc augmenter la sensibilité de l'antenne aux stimuli produits par les proies; mais il n'est pas le siège essentiel de perceptions qui déterminent les réactions de capture.

b) *Rôle du pédicelle.*

Chez les larves privées de leurs pédicelles antennaires, on n'observe pratiquement plus la détection des proies à distance (Tableau VI).

La sensibilité au contact, en l'absence des pédicelles, est elle-même très faible. En ce qui concerne les proies vivantes, sur plus d'une centaine d'expériences, nous n'avons observé que 3 déclenchements du masque liés au contact de la proie avec le scape, et encore l'un de ces mouvements ne fut-il qu'esquissé. Dans un seul cas, d'ailleurs, la proie fut capturée.

L'expérimentation avec les leurres confirme les résultats obtenus avec les proies vivantes. L'excitation directe du pédicelle d'une antenne intacte induit très souvent la projection du masque, et il en est de même sur une antenne au fouet coupé.

En revanche, l'excitation d'une antenne réduite au scape ne provoque presque jamais de mouvements du masque; dans les rares cas où le masque

entre en mouvement, son déplacement est partiel et n'aboutit pas à une capture normale. Souvent, au contraire, l'excitation produite par le leurre amène un recul de la larve.

Le pédicelle apparaît donc comme étant l'organe essentiel de la sensibilité antennaire.

c) *Rôle du scape.*

Nous venons de voir que les larves dont les antennes avaient été coupées à l'articulation entre les scapes et les pédicelles ne manifestaient plus de possibilités de détection à distance. Elles ne paraissent pas avantagées, pour la capture des proies, vis-à-vis des larves dont les antennes ont été coupées au ras de la capsule céphalique.

Dans les cas où la présence d'une proie provoque des réactions des scapes, on n'observe qu'un resserrement et un écartement alternatifs de ceux-ci, sans aucune orientation du prédateur vers la proie, ni aucun mouvement du masque. Souvent même il y a *fuite* de la larve.

L'expérimentation avec le leurre confirme ces résultats. Les scapes apparaissent très souvent comme complètement insensibles, surtout si on les effleure vers leur extrémité distale. Et quand leur sensibilité se ma-

TABLEAU VI
 DÉTECTION A DISTANCE DES PROIES
 PAR LES LARVES AMPUTÉES DE LEURS PÉDICELLES

| Nombre d'expériences | 105 |
|--|---|
| Expériences où la présence d'une proie à quelques millimètres à provoqué des réactions . . . | 11 |
| Mouvements d'orientation de la tête vers la proie, sans déplacement des pattes | 4 |
| Mouvements de <i>marche</i> en direction de la proie . | 1 |
| Déclenchements du masque | 1 (inefficace et sans contact entre les scapes et la proie) |
| | 3 avec contact des scapes |
| Captures | 1 |

Ces observations ont porté sur une vingtaine de larves, appartenant aux trois derniers stades larvaires. Les proies (larves de Chironomes) étaient déposées devant la pointe des scapes, à une distance variant entre 3 et 5 millimètres.

TABLEAU VII

DONNÉES STATISTIQUES SUR LA SENSIBILITÉ DES DIFFÉRENTS ARTICLES ANTENNAIRES

| | Détection à distance | | | | | Sensibilité au contact | | |
|---|--------------------------|------------------------|-----------------|------------------|--------------------------------------|--------------------------|------------------------|--------------------------------------|
| | % de réactions positives | % de captures réussies | Distance maxima | Distance moyenne | Temps de latence (moyen) en secondes | % de réactions positives | % de captures réussies | Temps de latence (moyen) en secondes |
| Larves aux antennes intactes . | 85 % | 80 % | 1,5 cm | 7 mm | 3 | 92 % | 90 % | 0,5 |
| Larves ayant subi l'ablation des fouets | 70 % | 60 % | 1 cm | 4 mm | 5 | 90 % | 85 % | 1 |
| Larves ayant subi l'ablation des pédicelles | 5 % | 0 % | 3 mm | 2,5 mm | | 3 % | 1 % | |

Ces résultats proviennent de plusieurs centaines d'observations effectuées sur plus d'une centaine de larves intactes et, en ce qui concerne les larves mutilées, sur une trentaine de sujets pour chaque catégorie.

Les cases laissées en blanc sur le tableau correspondent à des cas où le trop petit nombre des observations n'a pas permis de donner de moyennes valables.

nifeste, on n'obtient aucune réaction de capture; on n'observe que de simples mouvements de resserrement et d'écartement alternatifs, accompagnés souvent de la fuite de l'animal.

Même sur des larves aux antennes intactes, le scape, exploré avec la pointe du leurre, se révèle presque toujours insensible.

Les données statistiques concernant la sensibilité relative des divers articles de l'antenne sont rassemblées sur le tableau VII.

3° SENSIBILITÉ RELATIVE DES DIFFÉRENTS ARTICLES DES PATTES

a) *Sensibilité des torses.*

Manifestation de leur sensibilité

Nous avons indiqué dans le second chapitre que les torses pouvaient intervenir comme récepteurs des stimuli qui induisent le déclenchement du réflexe de capture.

Ils réagissent essentiellement au contact, mais ils peuvent détecter une proie à distance, bien que cette détection soit beaucoup moins fréquente que pour les antennes. Sa portée est toujours bien moindre : elle ne dépasse pas 3 millimètres chez les plus grosses larves (dans le cas d'animaux aux antennes intactes).

Enfin, même dans le cas des réactions de contact, les torses sont moins sensibles que les antennes : les antennes peuvent réagir de manière positive au contact d'une proie, alors que les torses, au même moment, se montrent insensibles.

Sensibilité relative des torses des différentes paires de pattes

Si, chez les larves normales, l'immense majorité des captures effectuées à la suite d'une excitation des pattes est due à la sensibilité tarsienne, ce sont les torses de la première paire de pattes qui sont en jeu dans au moins 70 % des cas. Les captures dues à une excitation de la patte mésothoracique, et surtout de la patte métathoracique, sont beaucoup plus rares.

L'étude expérimentale permet de préciser que les trois paires de pattes sont susceptibles de réagir au contact de la proie ou du leurre, et d'effectuer une détection à distance de faible portée : mais cette sensibilité décroît de la patte prothoracique à la patte métathoracique, la chute de sensibilité étant surtout sensible entre la patte mésothoracique et la patte métathoracique.

Sensibilité relative des différents articles d'un même tarse

Les expériences ont essentiellement porté sur les torses des pattes prothoraciques, dont les réactions plus vives et plus fréquentes permettent une étude plus aisée et plus complète.

TABLEAU VIII
SENSIBILITÉ RELATIVE DES DIVERS ARTICLES DU TARSE

| | Tarses de 3 articles | | Tarses réduits à 2 articles | | Tarses réduits à 1 article | |
|--------------------------------------|-------------------------------|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| | larves avec antennes intactes | larves amputées des antennes | larves avec antennes intactes | larves amputées des antennes | larves avec antennes intactes | larves amputées des antennes |
| Expériences avec des proies vivantes | 30 + 6 × 5 0 9 | 45 + 2 × 2 | 27 + 8 × 7 0 8 | 43 + 4 × 1 2 | 13 + 15 × 17 0 5 | 8 + 21 × 19 0 2 |
| Expériences avec des leurres | 25 + 8 × 9 0 7 | 35 + 5 × 4 0 6 | 22 + 7 × 11 0 10 | 35 + 3 × 5 0 9 | 9 + 11 + 19 0 9 | 5 + 14 × 22 0 9 |

Ces séries d'expériences, de 50 chacune, ont été faites sur des groupes de 10 larves, choisies aussi semblables que possible.

Les proies vivantes offertes furent des larves de Chironomes. Le leurre employé fut un brin de paille.

Nous avons pratiqué des stimulations avec des leurres qui permettent d'exciter isolément les différents articles d'un tarse intact et, d'autre part nous avons opéré des ablations d'articles.

La stimulation du second et du troisième articles provoque la série normale des réactions de capture, aussi bien avec les proies vivantes qu'avec le leurre.

L'ablation de l'article distal (troisième article) n'altère guère la sensibilité du tarse : un tarse réduit à deux articles a même pu détecter un leurre avançant doucement à 2 millimètres de lui.

L'excitation du tarse réduit à son seul article proximal peut encore provoquer la capture, mais la sensibilité est alors très diminuée par rapport aux torses ayant conservé deux articles ; l'excitation d'un tarse réduit à un article est souvent sans effet, alors que l'excitation de l'autre tarse de la même paire de pattes, amputé seulement de l'article distal provoque une réaction positive. Les réactions de capture, quand elles ont lieu, sont alors très souvent incomplètes : la larve réagit en prenant la position antennaire caractéristique : la tête se tourne vers le tarse excité, mais le contact n'est pas établi entre les antennes et la proie et, chez les larves privées d'antennes, il n'y a aucun mouvement du masque ; il arrive même que la larve ne se tourne qu'incomplètement vers le tarse excité, s'arrêtant en chemin dans le mouvement de rotation esquissé.

Les résultats expérimentaux sont consignés dans le tableau VIII.

b) *Sensibilité des tibias.*

Les tibias des trois paires de pattes sont sensibles sur toute leur longueur : des réactions positives de capture ont été enregistrées par excitation aussi bien de la partie médiane que des extrémités distales et proximales des tibias, tant avec la proie vivante qu'avec le leurre. La larve se tourne vers le tibia excité de la patte mésothoracique ou métathoracique, en levant la patte prothoracique, ou les pattes prothoracique et mésothoracique du côté excité, comme nous l'avons décrit dans le cas d'une excitation tarsienne.

Nous avons pu observer des cas de détection à distance par les tibias, (du moins ceux des pattes prothoraciques), mais ce fait n'a pu être mis en évidence que chez des larves privées de leurs torses, et la portée de cette détection n'était que de 1 millimètre, c'est-à-dire trois fois plus faible que dans le cas du tarse.

Comme pour les torses, on observe une décroissance de la sensibilité depuis la patte prothoracique jusqu'à la patte métathoracique. Nous avons souvent constaté que les tibias des pattes méso et métathoraciques ne réagissaient pas, alors que l'excitation du tibia d'une patte prothoracique, chez la même larve, donnait une réaction positive.

Enfin, l'extinction du réflexe de capture ou son remplacement par le réflexe de fuite, à la suite de l'excitation répétée du tibia, se produisent déjà au bout de quatre excitations, dans les cas les plus favorables.

c) *Sensibilité des fémurs.*

Les fémurs des trois paires de pattes peuvent induire le réflexe de capture s'ils sont excités mécaniquement, mais leur sensibilité est encore plus faible que celle des tibias. Les réactions sont particulièrement difficiles à obtenir avec le leurre : nous n'en avons enregistré que trois sur une centaine d'expériences, aussi nous ne pouvons donner aucune précision sur l'extinction du réflexe dans le cas d'excitation répétée des fémurs.

On observe, comme pour les autres articles de la patte, une décroissance de la sensibilité allant des membres antérieurs vers les postérieurs.

— En somme, les excitations des pattes peuvent déclencher tout ou partie du comportement de capture chez la larve de *Calopteryx*, mais il existe un double gradient de sensibilité des pattes :

— la sensibilité décroît depuis l'article distal du tarse jusqu'au fémur, les deux articles distaux du tarse étant les plus sensibles.

— la sensibilité décroît depuis la première paire de pattes jusqu'à la troisième; en ce qui concerne les tarsi, les deux premières paires ont une sensibilité à peu près de même ordre, et se séparent nettement de la troisième. En ce qui concerne les tibias et fémurs, la première paire de pattes possède une sensibilité très nettement supérieure à celle des deux autres, et les excitations artificielles d'ordre purement mécanique ne peuvent, dans la très grande majorité des cas, induire la totalité du réflexe que sur cette première paire.

4° POSSIBILITÉS DE DÉTECTION DES PROIES
PAR D'AUTRES RÉGIONS DU CORPS

Le corps et les palettes branchiales ne paraissent sensibles ni aux proies vivantes, ni aux leurres : un ver de vase enroulé autour du corps de la larve ne provoque aucune réaction de celle-ci; nous avons même vu des larves de Chironomes passer sur la tête d'une larve de *Calopteryx* sans provoquer de réactions, jusqu'au moment où elles ont touché un article antennaire sensible.

En fait, la sensibilité du corps de la larve peut se manifester, mais dans le cas d'excitations très brutales, avec un leurre frappant l'insecte, ou lorsqu'une grosse proie nageant vient le heurter avec violence : on observe alors seulement un recul de la partie du corps touchée, ou un déplacement de l'ensemble de l'animal; on n'obtient pas de réactions de capture.

— Le problème de l'excitabilité propre du masque mérite d'être posé. Nous avons observé que, lorsque des larves de Chironomes enroulées autour du thorax ou de la tête venaient effleurer la face inférieure du masque, il se produisait de vifs mouvements des pièces mobiles de celui-ci, allant jusqu'à son déclenchement partiel.

Une étude plus précise a montré que la face inférieure du *mentum* était insensible au contact du leurre ou des larves de Chironomes vivantes.

Les seules réactions positives viennent du contact avec la partie tout à fait antérieure du masque, ou avec les pièces mobiles; encore faut-il préciser que ces réactions positives ne se produisent que dans 25 % des cas après excitation par une larve de Chironome, et dans 10 % des cas seulement après excitation par un leurre.

Les autres captures observées lors du contact d'une proie avec la face inférieure de la tête étaient dues à l'excitation directe des pièces buccales, mandibules et maxilles.

5° COMBINAISONS POSSIBLES DE L'ACTION DES DIVERS ORGANES SENSORIELS

a) Importance de l'action combinée des deux antennes pour la capture des proies.

Les larves amputées d'une antenne présentent les mêmes positions antennaires et les mêmes réactions que les larves normales.

Toutefois, en ce qui concerne les proies vivantes, les captures manquées sont un peu plus fréquentes. Dans les cas les plus typiques de capture manquée, le masque mal dirigé était reporté du côté de l'antenne subsistante, à gauche chez une larve dont l'antenne droite est coupée à droite chez une larve dont l'antenne gauche est coupée. Mais des erreurs de direction aussi nettes sont assez rares (4 cas seulement sur une cinquantaine de captures observées). On peut donc conclure que la présence des deux antennes n'est nullement nécessaire à la réalisation de captures normales, à ceci près que la présence des deux antennes ajoute à la précision du réflexe de capture.

Ces faits sont intéressants à rapprocher des observations d'ALVERDES (1924) sur les *Agrion* : il a remarqué que les larves privées d'une antenne cherchaient vainement à encadrer la proie comme elles l'auraient fait avec leur deux antennes; elles mettaient toujours l'antenne gauche du côté gauche de la proie, et de même pour l'antenne droite. Les larves de *Calopteryx* ont un comportement voisin; mais il faut noter qu'elles établissent presque toujours le contact entre la pointe de l'antenne et la proie : ALVERDES ne dit pas si ce contact est ou non établi. Et il signale que les larves d'*Agrion* amputées d'une antenne éprouvent, pour la capture des proies, des troubles analogues à ceux causés par la perte des deux antennes : ces troubles affectaient gravement la localisation des proies et la bonne orientation du masque lors de la capture; mais il ne dit pas si le déclenchement du masque est plus tardif ou moins fréquent chez ces larves mutilées. En tout cas, le comportement des larves d'*Agrion* apparaît ici très différent de celui des larves de *Calopteryx*, puisque chez ces dernières les réactions des larves pourvues d'une seule antenne diffèrent très peu de celles des larves qui en ont deux.

b) *Rôle respectif des antennes et des tarsi dans la capture.*

Nous avons signalé au cours du Chapitre II que les pattes, et plus particulièrement les tarsi, pouvaient jouer un rôle dans le comportement de capture des larves normales, mais que la capture était alors déclenchée par une combinaison des actions sensorielles des pattes et des antennes.

D'autre part, nous avons déjà signalé que l'extinction produite par l'excitation répétée des tarsi provoque l'insensibilité des antennes vis-à-vis du leurre.

Nous avons étudié les modifications du réflexe de capture sur des larves dont les antennes ou les tarsi avaient été sectionnés, afin de préciser le rôle respectif de ces deux catégories d'organes.

Lorsqu'on coupe les tarsi des pattes prothoraciques à des larves de *Calopteryx*, la position des pattes des larves est légèrement modifiée (fig. 16) mais l'ensemble des réactions de capture se déroule exactement selon le plan déjà décrit; notamment la détection à distance s'exerce normalement: sa portée n'a pas diminué. Nous avons constaté que la capture avait lieu normalement même chez des larves entièrement privées de leurs deux paires de pattes antérieures. Les réactions antennaires étaient tout à fait typiques, et la détection à distance des proies s'exerçait parfaitement avec sa portée maxima.

Les antennes peuvent donc, à elles seules, assurer la capture des proies et la réalisation complète du schéma de comportement.

D'autre part, les expériences de mutilations antennaires permettent de préciser le rôle exact des tarsi.

Chez les larves aux fouets antennaires coupés, les captures consécutives à une excitation des tarsi sont un peu plus fréquentes que chez les larves normales (10 % par rapport au nombre de captures analogues observées chez les larves intactes) lorsqu'on laisse des proies libres dans le cristalliseur. Mais ceci est peut-être dû simplement au fait que, la portée de la détection antennaire étant alors réduite, les proies ont plus de chance d'arriver au contact des tarsi avant d'avoir été localisées par les antennes, car les tests expérimentaux de réactivité n'indiquent pas de différences notables dans la sensibilité (voir Tableau IX).

Mais, chez les larves dont les antennes sont réduites aux scapes, on observe une sensibilité tarsienne accrue, marquée en particulier par un accroissement de la détection à distance, atteignant 4 millimètres, et par une extinction plus lente du réflexe de capture. J'ai observé plusieurs fois des séries où cette extinction ne se produisait que lors de la sixième excitation consécutive (alors qu'elle avait lieu au plus tard lors de la quatrième excitation chez les larves normales).

Nous retrouvons ces faits chez les larves entièrement privées d'antennes, où les tarsi sont beaucoup plus sensibles que chez les larves

TABLEAU IX
ACTION DES MUTILATIONS ANTENNAIRES SUR LA SENSIBILITÉ DES TARSEs

| | | Larves intactes | Larves aux fouets amputés | Larves aux pédicelles amputés | Larves ayant subi l'ablation totale des antennes |
|---|-------------------------------|-----------------|---------------------------|-------------------------------|--|
| Portée maxima de la détection par le tarse | | 3 mm | 3 mm | 4 mm | 4 mm |
| Pourcentage de réactions positives au contact d'une <i>proie vivante</i> | Pattes prothoraciques | 70 % | 73 % | 80 % | 93 % |
| | — mésothoraciques | 60 % | 62 % | 75 % | 85 % |
| | — métathoraciques | 35 % | 33 % | 60 % | 80 % |
| Pourcentage de réactions positives au contact d'un <i>leurre</i> | — prothoraciques | 60 % | 62 % | 70 % | 80 % |
| | — mésothoraciques | 47 % | 45 % | 60 % | 70 % |
| | — métathoraciques | 25 % | 29 % | 45 % | 64 % |
| Nombre maximum d'excitations tarsales successives amenant l'extinction du réflexe | | 3 | 3 | 6 | 5 |

Ces chiffres ont été relevés au cours de plusieurs centaines d'expériences portant sur une centaine de larves intactes et une trentaine d'insectes pour chaque catégorie de larves mutilées.

intactes, notamment ceux des pattes métathoraciques, normalement peu sensibles. La sensibilité aux leurres est, elle aussi, beaucoup plus forte (voir tableau IX).

En outre, on observe une modification de la position de repos (fig. 17) : les pattes prothoraciques sont plus rapprochées entre elles et elles sont étendues en avant de la tête.

Dans tous les cas, les larves se tournent vers les tarse excités, souvent même avant que la proie ne soit arrivée au contact direct des organes sensoriels ; quand le tarse est touché, elles lancent leur masque dans sa direction, avec tout au plus deux ou trois secondes de retard. Le déclenchement du masque est rapide et bien dirigé. Il arrive assez souvent que la larve saisisse son propre tarse avec le masque et le ramène à la bouche, surtout si la proie n'est pas venue directement au contact du tarse, ou si l'excitation est produite par un leurre.

— Le rôle joué par les antennes et les pattes dans le déclenchement du réflexe de capture est donc de même ordre, mais les premières sont toujours plus sensibles que les secondes. Dans le cas normal de la capture des proies par une larve intacte, ces deux sensibilités ajoutent et combinent leurs actions ; mais, dans les cas de mutilations accidentelles ou expérimentales, chacune d'elles peut suppléer l'autre totalement.

Pour conclure, on peut dire que, dans le cas de la larve normale, les tarse sont surtout sensibles au contact direct, alors que les antennes augmentent les possibilités de détection par une sensibilité à distance beaucoup plus marquée.

E. — NATURE DES STIMULI QUI INDUISENT LE COMPORTEMENT DE CAPTURE

Nous avons décrit les réflexes entrant en jeu dans le comportement de capture et montré où se localisent les organes sensoriels dont l'excitation déclenche ces réflexes.

Les stimuli purement mécaniques sont suffisants pour déclencher la série complète des réactions de capture (dans le cas des leurres par exemple), mais on peut penser que certains stimuli chimiques entrent en jeu également.

Or, les vers de vase blessés, saignant abondamment, n'attirent pas les larves davantage que les vers intacts. Nous avons vu des larves indifférentes alors qu'un ver de vase blessé, mais très peu mobile, répandait beaucoup de sang contre un de leurs tarse, se tourner brusquement vers l'autre tarse de la même paire de pattes, excité par un ver intact et remuant.

Nous pouvons donc conclure que les stimuli d'ordre mécanique sont les seuls qui jouent un rôle important dans le comportement de capture des larves de *Calopteryx*

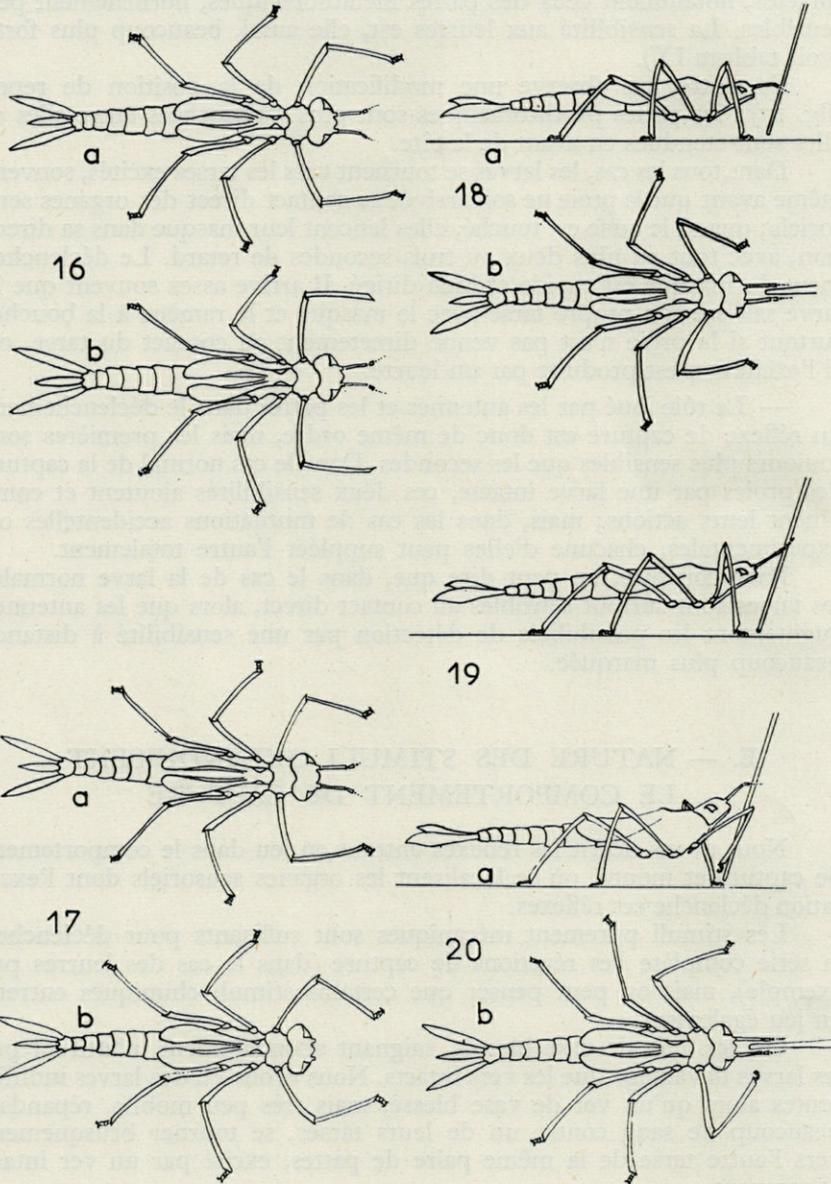


Fig. 16-20. — 16 : a, larve normale; b, larve opérée. — 17 : a, larve normale b, larve opérée. — 18 : Vue latérale et vue de dessus. — 19 : Vue latérale. — 20 : Vue latérale et vue de dessus.

F. — CAS PARTICULIER
DE L'EXTINCTION DU RÉFLEXE DE CAPTURE
PASSAGE AU RÉFLEXE DE PRISE D'UN SUPPORT

Nous avons décrit le phénomène de l'extinction du réflexe de capture, lors de notre étude des stimulations antennaires au moyen de leurres. Nous avons vu que, lorsque le réflexe est ainsi éteint, deux cas se présentent lors d'une nouvelle excitation : une absence de réactions de la part de la larve, ou bien un recul brusque de celle-ci; mais, en approchant le leurre de façon lente et rectiligne, on déclenche souvent un nouveau type de réponse caractérisé par la flexion des antennes et l'auscultation du leurre; mais, au lieu de tendre au contact des pointes antennaires avec le leurre, comme c'est le cas dans le schéma de capture, la larve encadre le leurre avec les fouets antennaires. (Fig. 18).

Puis elle lève la tête, de plus en plus, et se livre avec ses antennes à une exploration remontante du leurre (fig. 19).

Durant cette exploration, la larve baisse et fléchit, puis relève et étend alternativement les antennes, à un rythme assez lent (une flexion toutes les 5 à 7 secondes) et d'un mouvement progressif. Ce mouvement tend à augmenter d'amplitude à mesure que la larve redresse la tête. Au moment de leur extension complète, les fouets antennaires ont la pointe relevée (position représentée sur la figure 19).

Puis une des pattes antérieures se lève et commence à battre l'eau d'un mouvement assez lent, sensiblement horizontal, et d'amplitude moyenne. La patte présente alors une attitude caractéristique (fig. 20) : elle est fortement fléchie, le tibia formant avec le fémur un angle de 75 à 45 degrés.

Puis l'autre patte antérieure se lève et les deux pattes battent l'eau de mouvements semblables, en général déphasés. La larve tend alors à redresser fortement le prothorax, tandis que les antennes explorent le leurre de plus en plus haut (fig. 21).

Puis les pattes moyennes entrent en action à leur tour; elles sont d'abord levées et reposées sur place. La larve marche quelques pas en direction du leurre, le long duquel sa tête remonte; puis les pattes mésothoraciques se mettent à battre l'eau à la manière des pattes prothoraciques (fig. 22), mais l'angle des tibias et des fémurs est moins aigu (60 degrés environ). Toute la moitié antérieure du corps est redressée.

Les pattes métathoraciques entrent en action à peu près en même temps, se levant et se reposant, grattant rythmiquement le sol d'arrière en avant.

Un des tarsi prothoraciques s'étant enfin accorché au leurre, les autres pattes suivent et les mouvements de la larve s'arrêtent (fig. 23); elle s'immobilise fixée au leurre par 2, 3 ou 4 pattes, les antennes très faiblement fléchies encadrant le leurre avec leurs fouets.

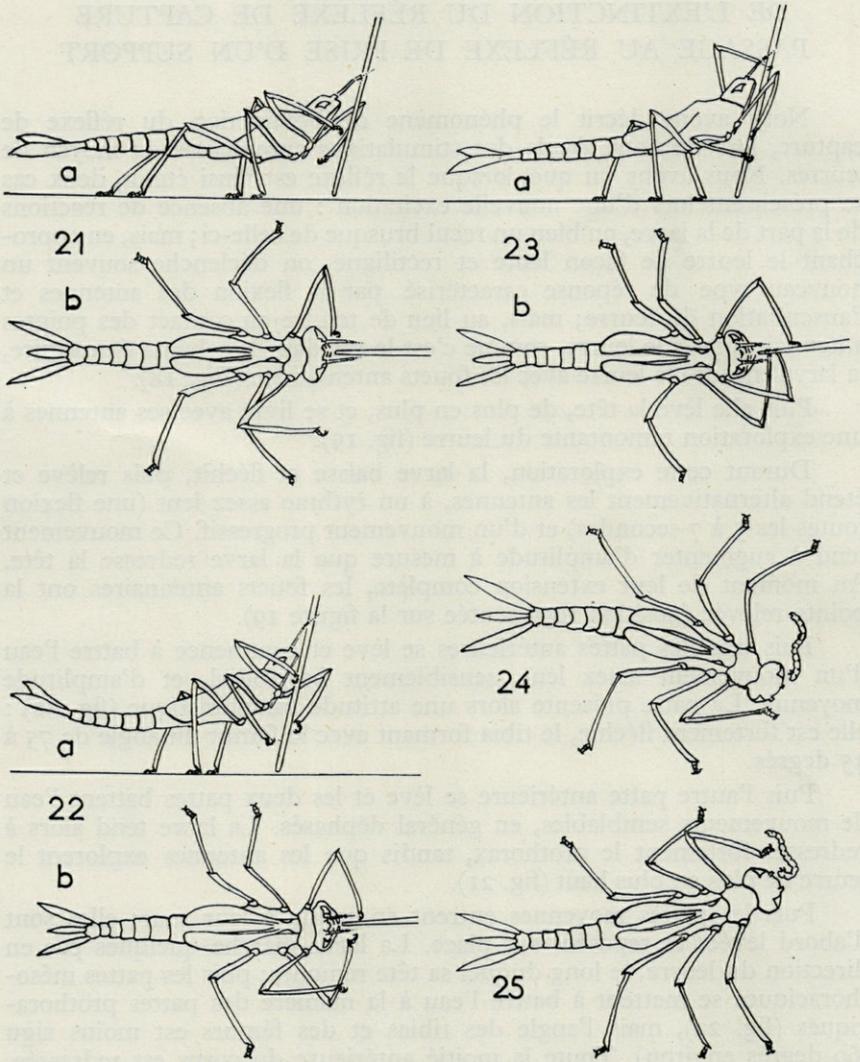


Fig. 21-25. — 21 : Vue latérale et vue de dessus. — 22 : Vue latérale et vue de dessus. — 23 : Vue latérale et vue de dessus. — 24 : excitation du tarse droit; 25 : excitation du tarse gauche.

Dans de rares cas, l'arrêt des mouvements peut ne pas coïncider avec l'accrochage des tarsi; la larve continue à lever et reposer les pattes qui prennent prise de plus en plus haut, tandis que l'insecte poursuit son exploration remontante du leurre.

— En général, la première stimulation qui suit l'extinction du réflexe de capture ne déclenche pas toute cette série de réactions. Dans les cas les plus favorables, cette première excitation induit le déroulement des réactions jusqu'aux mouvements de « fauchage » des pattes prothoraciques; mais leur accrochage détermine en général l'immobilisation de la larve. Pour obtenir des mouvements d'ascension prolongés le long du leurre, il faut retirer le leurre avant l'accrochage et renouveler les excitations pendant que l'animal est encore en mouvement, ou, si la larve est déjà accrochée, répéter les excitations des antennes avec un autre leurre; on peut aussi, parfois, si la larve réagit faiblement et se contente d'encadrer le leurre avec ses antennes, provoquer la suite des réactions en reculant lentement le leurre : la larve le suit, d'abord en avançant la tête, puis en marchant. Mais très souvent elle s'immobilise à nouveau avec les antennes encadrant le leurre, lorsqu'elle a rejoint ce dernier.

— Outre ceux déjà indiqués, il faut signaler un autre mouvement possible des pattes. Il arrive que la larve se balance sur ses pattes, verticalement, avec parfois une légère composante antéro-postérieure. Ce balancement peut se produire dans des cas divers, mais surtout pendant l'exploration antennaire du leurre. Quand ce balancement est très intense il est rare que le réflexe de grimper se déclenche nettement. Souvent, ce mouvement particulier précède l'immobilisation de l'animal.

— Par des excitations du tarse (tarse prothoracique surtout) on peut provoquer le début des réactions caractéristiques du réflexe de grimper chez des larves qui ont présenté le phénomène d'auscultation antennaire du leurre. Mais on ne peut pas obtenir des séries de réactions aussi complètes que celles données par la stimulation directe des antennes.

Ceci est peut-être à rapprocher du fait que les excitations répétées du tarse conduisent à une extinction rapide du réflexe de capture, avec fuite de l'animal au plus tard lors de la quatrième stimulation.

— Nous avons longuement observé les larves dans leur environnement naturel, pour voir si leur comportement spontané montre des mouvements de même ordre lors de la prise d'un support.

Les larves chassent toujours postées à l'affût sur un support quelconque (tige de plante immergée par exemple). Lorsqu'on les dérange, elles cherchent à se fixer à un nouveau support et présentent alors un comportement tout à fait analogue à celui que nous avons observé lors des stimulations artificielles : les pattes prothoraciques fauchent l'espace, demi-fléchies, et souvent, simultanément, les autres pattes sont levées et reposées sur place en cadence. Les antennes présentent des mouvements de flexion et d'extension qui tendent à établir le contact avec une tige

de plante aquatique (ou la palette branchiale d'une autre larve); nous avons vu les larves effectuer, sur ces supports, l'exploration remontante précédemment décrite. Les mouvements antennaires diminuent d'intensité et finissent en général par s'arrêter quand la larve a réussi à encadrer nettement le support entre les deux antennes fléchies. Les mouvements des pattes ont alors tendance à se ralentir : ils s'arrêtent quand les tarsi sont solidement accrochés. Cette attitude, semblable à celle que nous avons observée après les stimulations artificielles, ressemble aussi à l'attitude de repos adoptée par beaucoup de larves captives, fixées spontanément sur des tiges d'*Elodea*, dont elles encadrent une feuille de leurs antennes faiblement fléchies. Par ailleurs, au cours de leurs déplacements au fond des cristallisoirs, les larves ont les antennes étendues avec la *pointe relevée*, position que nous avons remarquée chez la larve commençant à explorer le leurre, lors des phases d'extension des antennes.

Conclusions sur le passage du réflexe de capture au réflexe de grimper

En somme, dans certaines conditions, les mêmes excitations mécaniques antennaires, répétées en séries ininterrompues, peuvent induire des réponses apparemment très différentes de la part des larves de *Calopteryx* : les premières excitations induisent la projection du masque (réflexe de capture) les excitations suivantes ne provoquent plus aucun mouvement du masque (extinction du réflexe); enfin, de nouvelles excitations déterminent un repérage sensoriel antennaire probablement un peu différent, la larve tend alors à effectuer des mouvements d'exploration et de grimper (réflexe de grimper). Les expériences de laboratoire concordent à ce sujet avec les observations faites dans les conditions naturelles.

* * *

DISCUSSION

Nous avons pu montrer que, chez les larves de *Calopteryx*, le déclenchement du masque était produit par des excitations d'ordre mécanique, reçues par des organes sensoriels localisés sur les antennes ou les tarsi; nous avons constaté que le réflexe induit par les excitations antennaires était plus précis et plus intense.

Ceci confirme les observations imprécises de F. REASE NEVIN (1921), qui avait noté le rôle effacé du sens visuel chez ces larves : d'après l'auteur américain elles « paraissent plutôt stupides, différant par leur comportement de la larve d'*Aeschna*... cette dernière semblait savoir quand elle pouvait s'attendre à recevoir des aliments, et dès que la lumière était

allumée sur mon bureau regardait si la nourriture venait, mais les *Calopteryx* n'eurent jamais un tel comportement... », et plus loin : « à moins d'être exceptionnellement affamées, les larves laissent des Daphnies nager autour d'elles sans faire de tentatives pour les attraper ». Il remarque d'ailleurs que « les antennes sont longues et tenues penchées vers le bas », ce qui correspond à la « position de repos » décrite au début de notre étude. REASE NEVIN ajoute que les antennes « servent probablement d'organes sensoriels »; mais il n'a pas établi de relation entre ces particularités sensorielles et les singularités observées dans le comportement de capture.

Ces faits séparent très nettement, au point de vue biologique, les larves de *Calopteryx* des larves d'Aeschnes. Chez celles-ci, le déclenchement du masque est essentiellement conditionné par des excitations visuelles : on peut induire la projection du masque avec une proie aperçue à travers une paroi de verre; d'après KÖHLER (1924) le réflexe de capture peut même être déclenché par une proie séparée de la larve par deux épaisseurs de verre, séparées elles-mêmes par une couche d'air. Nous avons constaté que les larves de *Calopteryx*, même très affamées et réagissant très vivement au contact des proies, restaient tout à fait insensibles à la présence d'une proie séparée d'elles par une paroi de verre. Et nous avons observé un autre fait marquant la différence de sensibilité visuelle entre larves d'Aeschnes et de *Calopteryx* : les premières sont absolument incapables de capturer une proie en lumière solaire vive et directe, alors que les secondes, malgré un certain trouble dans leur comportement général, restent capables d'effectuer une capture normale dans ces conditions.

Toutes les expériences de vernissage d'yeux ont confirmé cette différence d'ordre sensoriel entre les deux types de larves : chez une larve de *Calopteryx*, la distance maxima de détection reste la même après le vernissage, alors que, d'après KÖHLER (1924), la même opération rend les larves d'Aeschnes incapables de détecter une proie à 1,5 centimètre (avant le vernissage des yeux elles peuvent repérer la même proie à des distances allant jusqu'à 12 centimètres).

D'autre part, ces résultats déjà très nets ont été confirmés par le fait que, chez les larves de *Calopteryx* entièrement privées d'antennes, la détection des proies se fait uniquement par les tarse, sans que la vision intervienne; la larve tourne la tête vers le tarse d'une patte prothoracique, excité par le contact d'un ver de vase; si le ver s'éloigne du tarse, passant juste sous les yeux de la larve, cel e-ci ne semble pas stimulée, mais quand la proie est à 2 ou 3 millimètres du tarse opposé, la larve tourne brusquement la tête vers celui-ci (fig. 24 et 25); l'excitation tarsale semble donc seule en jeu ici, à l'exclusion des sensations visuelles. Ce comportement des larves de *Calopteryx* privées d'antennes doit être rapproché de celui des larves d'Aeschnes aveuglées, chez qui la détection des proies s'opère également par le contact avec les pattes antérieures, et

cette comparaison fait ressortir de manière plus précise la différence entre les organes récepteurs mis en jeu dans le déclenchement du réflexe de capture.

Par ailleurs, il faut noter que, chez les larves aux antennes intactes, un temps de « quête antennaire » s'intercale toujours entre « l'alerte » donnée par une patte et la capture de la proie : ceci constitue une différence fondamentale avec les Anisoptères. D'après KÖHLER (1924) les larves d'Aeschnes présentent également une sensibilité tactile des pattes prothoraciques, mais alors la capture intervient sans aucun repérage antennaire préalable ; nous avons également pu constater que les larves de Libellule déprimée, dont les pattes antérieures et les antennes sont très sensibles au contact, capturent leurs proies immédiatement après l'excitation du tarse ou du tibia, sans palpation antennaire. Il est vrai que chez ces larves, et surtout chez les Aeschnes, les antennes sont beaucoup plus courtes et rectilignes que chez les *Calopteryx*.

C'est chez les Agrions que l'on trouve le comportement qui se rapproche le plus de celui des *Calopteryx*. D'après ALVERDES (1924), les larves d'Agrions, après avoir repéré une proie à la vue et s'être dirigées vers elle, « l'encadrent » avec leurs antennes, étendues parallèlement en avant de la tête, avant de lancer leur masque ; quand elles ne peuvent, par suite de l'ablation des antennes, effectuer cette localisation tactile préalable, on observe beaucoup de captures manquées, le déclenchement du masque étant mal réglé au point de vue de la distance ou de la direction. Ces résultats ont été confirmés par nos observations personnelles : nous avons remarqué en effet que si les larves d'Agrions étaient attirées par des proies placées derrière une paroi de verre et les suivaient du regard, elles ne lançaient jamais leur masque contre la vitre, ainsi que le font les Aeschnes ; ALVERDES n'a pas fait cette expérience, qui pourtant met bien en lumière les relations existant entre le rôle des antennes et celui des yeux dans le comportement de capture de ce genre.

C'est probablement aux Agrions que Jean ROSTAND fait allusion quand il écrit dans sa « Vie des Libellules » : « Les larves d'Odonates se servent de leurs antennes pour la prédation, mais elles peuvent fort bien s'en passer : elles les suppléent alors par les yeux... ». Effectivement ALVERDES a observé que, chez les larves d'Agrions privées de leurs antennes, une compensation s'établit et que, 14 jours après l'opération, elles arrivent de nouveau à capturer les proies normalement. Rien de semblable n'apparaît chez les *Calopteryx* : on n'observe aucun apprentissage, mais d'autre part la capture s'effectue très efficacement, grâce à la sensibilité des tarse, dès les premiers jours qui suivent l'opération. Cette différence de comportement tient évidemment au fait que chez les *Calopteryx* les yeux ne jouent aucun rôle décelable dans la capture des proies, alors que dans le cas des Agrions leur action n'est pas négligeable, même chez la larve intacte ; certaines expériences d'ALVERDES montrent d'ailleurs bien cette importance du sens visuel : chez les larves aveuglées d'un côté

mais pourvues de leurs deux antennes, la réaction d'orientation vers un corps en mouvement est toujours, du côté où l'œil subsiste, plus rapide que du côté aveugle; et, d'autre part, il a observé que des leurres susceptibles d'exciter l'animal par des mouvements de l'eau ne provoquaient de réaction du côté aveuglé que si la larve avait été préalablement « sensibilisée » par le passage du leurre devant l'œil intact.

Chez les *Calopteryx*, au contraire, les suppléances ne peuvent se faire qu'entre organes tactiles, à savoir entre les antennes et les pattes, les antennes étant plus sensibles pour la détection des proies à longue distance. Dans un autre domaine (sensations olfactives) on trouverait des suppléances de même ordre chez les Coléoptères coprophages et nécrophages, étudiés notamment par DETHIER (1947); les palpes peuvent suppléer les antennes pour la recherche de la nourriture, mais ils ne peuvent repérer celle-ci qu'à une distance plus faible.

Cependant les Agrions, d'après ALVERDES, sont capables, dans certaines conditions expérimentales, d'avoir un comportement purement tactile : des larves aveuglées peuvent encore suivre une aiguille en mouvement avec leurs antennes; et des larves privées à la fois de leurs yeux et de leurs antennes sont capables, après une période d'adaptation, de capturer des proies situées près de leur tête, et même de réagir au tourbillon créé par un leurre en forme de larve de Chironome. Ceci semblerait indiquer que les larves d'Agrion ont une capacité de détection à distance plus grande que celle des larves de *Calopteryx*, chez qui nous n'avons guère obtenu de réactions à distance par l'emploi des leurres. Mais ALVERDES ne dit pas, malheureusement, à quelle distance de la tête du prédateur se trouvait la proie : il déclare bien que la sûreté de la prise était redevenue la même que chez l'animal pourvu de ses yeux et de ses antennes, mais il ne précise pas si la portée de la détection est restée la même. D'autre part, il ne parle pas du rôle des pattes pour la détection des proies : or, nous avons vu qu'elles jouaient le rôle essentiel chez les larves de *Calopteryx* privées d'antennes; et les tarsi étant capables de détection à distance, surtout chez les larves mutilées, c'est peut-être grâce à eux que les larves d'Agrion arrivent à repérer et à capturer les proies évoluant dans le voisinage de leur tête.

Chez les larves de *Calopteryx*, nous n'avons pu mettre en évidence une détection à distance par des parties du corps autres que les antennes et les pattes. Et même au contact la sensibilité des pièces buccales est faible ; KÖHLER a observé, par contre, que les larves d'*Aeschnes* aveuglées pouvaient être induites à manger par le contact de la nourriture contre les pièces buccales, et que le déclenchement de leur masque pouvait même, parfois, être obtenu par le courant d'eau lancé au moyen d'une pipette sur les pièces buccales.

La sensibilité générale du corps est encore plus faible. Ceci explique la remarque faite par F. REASE NEVIN (1929) : « souvent, écrit-il, les petites larves d'Éphémères et de Perles, qui étaient employées pour

la nourriture des larves de *Calopteryx maculata* les plus âgées, marchaient sur leur corps sans paraître leur causer de gêne ». En ce point, elles différen- tent des larves d'Agrions qui, d'après ALVERDES, sont capables de réagir positivement aux stimulations provoquées sur toute la surface de leur corps, non seulement par le contact direct d'une proie, mais encore par les courants d'eau produits au moyen d'un leurre.

La sensibilité tactile apparaît donc comme beaucoup plus localisée chez les *Calopteryx*, puisque la capture ne peut être induite que par l'excitation des pattes ou des antennes : celles-ci apparaissent comme plus spécialisées que chez les Agrions dans leur rôle prédateur, ce qui est peut-être en liaison avec leur plus grand développement; cette spécialisation plus grande se marque par deux faits : d'une part, une seule antenne suffit à assurer une capture normale, ce qui, d'après ALVERDES, ne s'observe pas chez les Agrions dans les jours suivant immédiatement la mutilation ; d'autre part, celles-ci ne présentent pas la série de positions antennaires, caractéristiques des divers temps de la capture, que nous avons décrites au début de cette étude; ALVERDES dit simplement que la larve cherche à encadrer la proie ou le leurre avec les antennes tenues droit devant elles et parallèlement, mais il ne décrit pas leurs positions successives et ne parle pas d'une flexion des antennes.

Nous avons pu localiser cette sensibilité antennaire des larves de *Calopteryx* dans le pédicelle; malheureusement ALVERDES n'a pas fait, chez les Agrions, d'expériences de mutilations permettant de préciser l'article antennaire en jeu dans la localisation des proies; il eût été intéressant de comparer les deux familles à ce point de vue.

En ce qui concerne les stimuli chimiques, nous avons démontré qu'ils n'intervenaient pas dans le comportement de capture des larves de *Calopteryx* ; KÖHLER (1924) a remarqué que, chez les Aeschnes, les stimuli chimiques doivent être associés à des stimuli tactiles pour provoquer le déclenchement du masque. Et il a constaté aussi qu'une portion de nourriture inerte laissant diffuser beaucoup de substances susceptibles d'attirer la larve ne provoquait pas de réactions de la part de celle-ci. Il signale cependant un rudiment de réaction; les larves d'Aeschnes, attirées par le mouvement imprimé à un appât sapide, présentaient parfois, lorsqu'elles étaient à 1 cm de l'appât, des mouvements répétés d'ouverture et de fermeture des crochets du masque, fait qui ne se produisait pas avec un appât ne diffusant pas de saveurs attirantes. Il considérait ce mouvement comme représentant peut-être un rudiment de réflexe de capture. Nous avons signalé, chez les *Calopteryx*, des mouvements analogues, que nous considérons également comme pouvant constituer un réflexe de capture rudimentaire; mais nous n'avons jamais pu les rattacher à des stimulations d'ordre chimique, alors que souvent ils étaient liés à des excitations uniquement mécaniques comme le contact du leurre. Et même dans le cas de proies vivantes détectées à distance, le mouvement du masque, synchrone de la

flexion des antennes, paraissait surtout lié à l'état d'agitation de la proie... il faut rapprocher de ces observations le fait signalé par ALVERDES (1924) : les larves d'Agrions se dirigent vers une proie, ou même un leurre, avec les pièces mobiles du masque ouvertes; je n'ai pas observé un tel comportement chez les *Calopteryx*.

Le réflexe de capture que nous avons décrit chez les larves de *Calopteryx* peut ne pas s'accomplir complètement, soit par suppression de certaines phases, soit par disparition de la capture elle-même, à la suite de la répétition des excitations efficaces au moyen d'un leurre. ALVERDES (1924) a observé des faits analogues chez les Agrions : il a remarqué que l'excitation survenait après un petit nombre d'excitations, souvent une seule; mais, pour ces expériences d'extinction, il n'a employé comme leurre que des épingles, et nous avons signalé que ce sont là les moins bons leurres parmi ceux que nous avons employés. ALVERDES signale le passage de la capture proprement dite à ce qu'il appelle un « pinçon » : le masque est lancé et retiré sans ramener le leurre à la bouche nous avons observé de tels faits lors des séries d'excitations répétées produites chez les larves de *Calopteryx*. Mais ALVERDES a observé que ces « pinçons » pouvaient se produire jusqu'à 20 fois de suite — ce que nous n'avons jamais observé sur les *Calopteryx*; il considère qu'il s'agit là d'une réaction distincte de la capture proprement dite, et ayant un caractère défensif : il l'a vu en effet souvent se produire d'emblée, sans capture antérieure, et accompagnant des mouvements de recul; il a observé cette réaction chez des larves repues, qui ne manifestaient aucune tendance à la capture des proies. Chez les *Calopteryx*, nous n'avons pas observé de pareils mouvements du masque, à caractère défensif.

Un des problèmes qui ont retenu notre attention est celui de la modification de la réponse des larves au cours des séries de répétitions d'une même excitation mécanique, efficace au début pour le déclenchement du réflexe de capture. Si l'extinction ou l'inversion du réflexe au bout d'un certain nombre de répétitions de l'excitation est un fait banal par contre le déclenchement du réflexe de « grimper » se substituant au précédent est assez curieux. ALVERDES ne parle pas de réflexe de grimper proprement dit chez les Agrions : il signale seulement que l'on peut faire suivre une épingle en retraite par une larve, tout autour de l'aquarium. Ceci rappelle les premières réactions du réflexe chez les *Calopteryx*, ou ses formes rudimentaires.

Le rôle des antennes, dans le réflexe de prise d'un support, est à rapprocher des faits signalés par PRECHT (1943) à propos de réflexes semblables des *Carausius* et par CHAUVIN (1949) chez *Blatella*; chez les Odonates mêmes, TONNER (1936) a observé que la sensibilité des antennes, au courant d'eau créé par la nage, était le facteur déterminant de la posture des pattes métathoraciques au cours du déplacement des larves d'Aeschnes par expulsion de l'eau contenue dans le rectum.

Le rôle important des antennes dans la motricité générale des insectes est d'ailleurs un fait bien connu, et que l'on a remarqué depuis longtemps : par exemple, d'après WIGGLESWORTH (1934), l'ablation des antennes entraîne une immobilité presque complète chez les *Rhodnius*; la même mutilation entraîne la mort chez les Termites et les Blattes (GRASSÉ).

Un certain nombre d'auteurs ont établi un lien entre ces faits et la présence de l'organe de Johnston dans le pédicelle. Or, il faut remarquer que c'est dans le pédicelle que se trouve justement, chez les larves de *Calopteryx*, la région sensible de l'antenne, tant en ce qui concerne le réflexe de capture qu'en ce qui concerne le réflexe de grimper.

* * *

CONCLUSION

Le comportement de capture, chez les larves de *Calopteryx*, nous est apparu comme déterminé par des stimuli d'ordre tactile recueillis par les antennes ou les pattes. Le rôle des antennes est prédominant chez la larve normale, n'ayant subi aucune mutilation. La vision ne joue aucun rôle décelable.

Ce comportement est tout à fait différent de celui des larves d'Aeschnes; chez celles-ci, le déterminisme du repérage des proies aussi bien que du lancement du masque est essentiellement visuel; leur sensibilité antennaire, bien que réelle, est faible : si l'on peut induire le réflexe de capture par des stimuli tactiles appliqués aux antennes, celles-ci ne peuvent assurer la détection des proies à distance chez les larves aveuglées.

Par contre, et malgré l'imprécision des travaux concernant les Agrions il semble que le comportement de leurs larves soit intermédiaire entre celui des Aeschnes et celui de *Calopteryx*.

Il existe des suppléances possibles, mises en lumière par des expériences d'ablation, partielles ou complètes, des pattes et des antennes. La sensibilité antennaire apparaît comme localisée dans les pédicelles, celle des membres s'exerce surtout par les tarsi.

Ce réflexe de capture peut se décomposer en un certain nombre de phases successives et il peut présenter des degrés dans son accomplissement; il peut s'inverser ou disparaître par répétition de l'excitation. En tout cas, sa manifestation est en rapport avec la nature et l'intensité des mouvements vibratoires communiqués à l'eau par les proies : un mouvement saccadé et de faible amplitude, tel que la nage des Daphnies, paraît constituer l'excitation optimale.

Enfin, nous avons pu mettre en évidence, dans un grand nombre de cas où le réflexe de capture a été éteint par des excitations antennaires répétées, un nouveau réflexe qui apparaît lorsque l'on poursuit les mêmes excitations mécaniques. C'est un réflexe de grimper qui peut s'apparenter à ceux déjà mis en évidence chez *Carausius* et *Blatella*, entre autres, et qu'on peut relier d'une façon plus générale au rôle de stimulation motrice qu'ont les antennes chez beaucoup d'insectes.

Évidemment, il s'agit maintenant de préciser quels sont les organes sensoriels en jeu, antennaires ou tarsiens ; il s'agit de rechercher dans quelle mesure cette capture à déterminisme antennaire peut être comparée à celle des Agrions. Il s'agit aussi, par des mesures appropriées, de caractériser quantitativement les divers seuils amenant les changements qualitatifs décrits dans ce travail et dans ceux concernant les Agrions.

Nous pensons développer ces points dans un travail ultérieur.



BIBLIOGRAPHIE

- 1924 ALVERDES (F.). — Beobachtungen an Ephemeren und Libellenlarven. *Biol. Zentralblatt.*, Vol. 43, 577-604. — 1925, Körperstellung und Lokomotion bei Insekten noch Eingriffen am Gehirn. *Biol. Zbl.*, 45, 253-64.
- 1881 AMANS (P.). — Recherches anatomiques et physiologiques sur la larve de l'*Aeschna grandis*. *Rev. Sc. Nat. Montpellier* 3^e série, 63-74.
- 1951 AUTRUM (H.). — Erregungsvorgänge und Leistungen des Insektenauges. *Verh. D. Z. Ges., Akadem. Verlag, Geist und Portig, K.-G. Leipzig*.
- 1924 BALDUS (K.). — Untersuchungen über Bau und Funktion des Gehirnes der Larve und Imago von Libellen (*Ztschr. wiss. Zool.*, vol. 121, 557-620).
- 1949 CHAUVIN (R.). — Physiologie de l'Insecte *I.N.R.A.*
- 1927 CROZIER (W. J.), WOLF (E.) et WOLF (G.-Z.). — Critical illumination and critical frequency for response to flickered light in dragonfly larvae. *J. gen. Physiol.*, 20, 363-392. — 1937. b. Temperature and critical illumination for reaction to flickering light. I *Anax* larvae. *Loc. cit.*, 393-410.
- 1947 DETHIER (V.-G.). — The role of the antennae in the orientation of carrion beetles to odors. *J. N.Y. Entom. Soc.* 55, 285-293.
- 1852 DUFOUR (Léon). — Études anatomiques et physiologiques et observations sur les larves des Libellules. Appareil digestif, circulatoire et respiratoire. *Ann. Soc. Nat., Zool.*, 3^e série, 17, 65-110.
- 1949 GRASSÉ (P.-P.). — *Traité de Zoologie*, Tome IX, Masson et C^{ie}.
- 1930 GROSS (F.). — *Biologie der Tiere Deutschlands*. 33 Odonata, Berlin, Borntraeger.
- 1934 GUFFON (M.). — Untersuchungen über das Bewegungsehen bei Libellenlarven Fliegen und Fischen. *Ztschr. vergl. Physiol.*, 20, 299-337.
- 1924 KÖHLER (O.). — Sinnesphysiologische Untersuchungen an Libellenlarven. *Verh. zool. Ges.*, 29, 83-91.

- 1934 LEW (G.-T.). — Head characters of the Odonate with special reference to the development of the compound eye. *Ent. Am. Brooklyn*, 14, (1933) 41-96.
- 1909 LINK (E.). — Ueber die Stirnagen der hemimetabolen Insecten. *Zool. Jahrb. Anat.*, 27, p. 27 p. 281-376, pl. 21-24.
- 1929 MACHOTIN (A.). — Zur morphologischen Bedeutung des äusseren Geschlechts anhängen von Odonata und *Carausius morosus*. *Rev. Zool. Russe*, 9, 23-84.
- 1911 PORTIER (P.). — Recherches sur la physiologie des insectes aquatiques. *Arch. Zool. Exp.*, Ser. 5, 8, 89-379.
- 1943 PRECHT (H.). — Der Taxisproblem in der Zoologie. *Z. wiss. Zool.*, 156, 1-128.
- 1929 REASE NEVIN (F.). — A study of the larva of *Calopteryx (Agrion) maculata* (Odonata, Agrionidae). *Transac. of Am. Ent. Soc. Philadelphie*.
- 1935 ROSTAND (Jean). — La vie des Libellules. Stock.
- 1921 ROUSSEAU (Dr E.). — Les larves et nymphes aquatiques des Insectes d'Europe (Morphologie, Biologie, Systématique) Bruxelles, Office de Publicité.
- 1932 SALZIE (K.). — Untersuchungen an Libellenlarven. Ueber das Sehen Bewegter Objekte. *Ztschr. vergl. Physiol.*, 18, 347-368.
- 1917 TILLYARD (R.-J.). — The biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera). *Cambridge University Press*.
- 1936 TONNER (F.). — Mechanik und Koordination der Atem und Schwimmbewegung bei Libellenlarven. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 147, 433-454.
- 1913-1914 WESENBERG-LUND (L.). — Odonaten Studien. *Inst. Rev. ges. Hydrobiol.*, 156-228, 373-422.
- 1934 WIGGLESWORTH (V.-B.), GILLETT (J.-D.). — The functions of antennae in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) and the mechanism of orientation to the host. *J. exp. Biol.* 11, 120-39.
- 1912 ZAWARZIN (A.). — Histologische Studien über Insekten. Das sensible Nervensystem der *Aeschna*-Larva. *Ztschr. wiss. Zool.* 100, 245-256.
- 1914 ZIMMERMAN (K.). — Ueber die Facettenaugen der Libelliden, Phasmiden und Mantiden. *Zool. Jahrb. Anat.*, 37, p. 1-36, pl. 1-2.

HYBRIDES EXPÉRIMENTAUX DE CARABES

par C. PUISSÉGUR

Des expériences de croisement poursuivies depuis plusieurs années sur des Carabes des sous-genres *Chaetocarabus*, *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* m'ont permis d'obtenir quelques hybrides intéressants. Bien que ces expériences soient encore en cours, il me paraît utile d'en indiquer succinctement, malgré leur caractère fragmentaire, les premiers résultats.

I. — HYBRIDES INTERRACIAUX

A. — ♀ *Chrysocarabus Solieri liguranus* Breun. × ♂ *Chrysocarabus Solieri Bonneti* Col.

Origine des parents : ♀ : Monte San Giorgio; ♂ : Tanneron

Un seul hybride F₁ a été jusqu'à présent obtenu, de sexe ♂.

1° CARACTÈRES DE L'HYBRIDE F₁

a) *Couleur* : vert émeraude, sauf une partie du disque du pronotum, cuivrée-dorée, et le bord externe des élytres bleu d'acier, passant progressivement au vert émeraude de la région suturale.

b) *Taille* : 27 mm.

c) *Forme* : Pronotum un peu plus large que long, à angles antérieurs et postérieurs moyennement accusés, légèrement sinué sur les bords; élytres convexes, assez peu dilatés, leur plus grande largeur nettement après leur milieu, leur apex moyennement pointu.

d) *Sculpture élytrale* : Côtes primaires noires, saillantes, affectées de quelques anomalies, auxquelles il ne convient pas d'accorder une grande importance, car elles sont fréquentes chez cette espèce, en particulier chez sa forme *Bonneti*. (Je ne pense pas que les conditions d'élevage en soient responsables, car je n'ai pas obtenu jusqu'à présent chez les *Solieri* de mes élevages un pourcentage d'anomalies de sculpture plus élevé que dans la nature). Intervalles secondaires et tertiaires représentés par des granulations alignées sur 3 rangs parallèles, amorces de petites côtes. Les lignes secondaires sont à peine plus larges que les tertiaires.

2° DIFFÉRENCES AVEC LES RACES PARENTES (Fig. 1)

a) *Avec Solieri Bonneti* : Couleur du géniteur : bleu foncé brillant tournant au vert-bleuâtre sur les régions latéro-postérieures du pronotum, au noirâtre sur son disque, au violet sur le bord externe des élytres; taille du métis un peu plus petite que celle du père, forme moins élargie; pronotum moins transverse, moins cordiforme, moins rétréci postérieure-

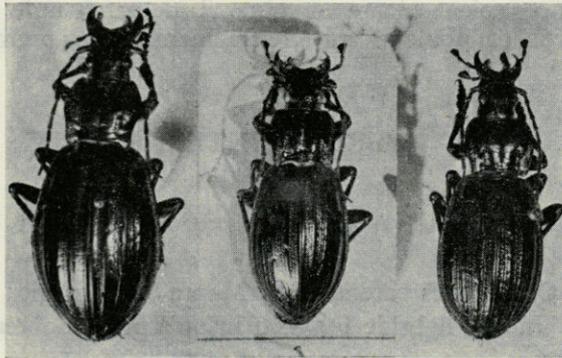


Fig. 1. — Croisement ♀ *Chrysocarabus Solieri liguramus* BREUN. × ♂ *Chrysocarabus Solieri Bonneti* COL. — A gauche parent femelle, à droite parent mâle, au milieu hybride F1.

ment, ses sinuosités latérales un peu plus marquées, ses angles antérieurs et postérieurs plus accusés; élytres convexes, moins larges, moins obtus postérieurement, leur plus grande largeur bien plus en avant que chez *Bonneti*; intervalles secondaires et tertiaires ne formant pas, comme chez ce dernier, de véritables petites côtes fines, avec une nette prédominance des secondaires.

b) *Avec Solieri liguramus* : Couleur du géniteur : vert doré, cuivreux sur le disque du pronotum, les bords de celui-ci pourprés; marge élytrale pourpre un peu plus foncée, légèrement violacée; taille de l'hybride plus petite que celle des ♂ de la race maternelle (1); pronotum plus transverse, moins sinué latéralement, ses lobes postérieurs moins accusés; les élytres moins larges, leur plus grande largeur plus en arrière; secondaires et tertiaires bien plus en relief, et bien plus nettement alignés suivant des lignes parallèles.

Ainsi, dans ce croisement, cas simple de polyhybridisme, l'hybride se présente comme intermédiaire entre ses parents, aussi bien par son aspect général que par chacun de ses caractères pris isolément. Mise à part peut être la convexité élytrale dont il conviendra d'étudier la constance sur de nouveaux exemplaires, il ne semble pas exister chez lui de dominance absolue d'un caractère quelconque.

Sa taille, plus petite que celle de ses parents, et sa mort rapide, tendent à montrer que, dans ce cas isolé, il n'y a eu luxuriance (2) ni sur le plan anatomique, ni sur le plan physiologique.

Sa disparition prématurée ne m'a pas permis de l'engager dans une expérience de rétrocroisement, comme j'en avais l'intention.

Enfin, cet hybride ne peut exister actuellement dans la nature, puisqu'il est issu de deux races géographiques séparées. Toutefois, on rencontre, dans la région de Saint-Martin-Vésubie, des *Solieri* de même couleur (ab. *cyaneo-viridis* Car). Il est logique de supposer qu'ils proviennent du croisement naturel d'individus typiques et d'individus de la race *Clairi* Geh. ayant la même couleur que le géniteur de mon expérience. Une vérification pourrait en être faite en suivant la descendance d'un couple de *cyaneo-viridis*.

B. — *Chrysocarabus Solieri Bonneti* Col. × ♂ *Chrysocarabus Solieri* Dej.

Origine des parents : ♀ : Tanneron; ♂ : Forêt de Turini.

La femelle d'un couple ainsi constitué a pondu 7 œufs, 4 le 21 avril et 3 le 29 avril 1956. 4 œufs envahis par des moisissures, ne se sont pas développés. Les 3 autres ont éclos les 9 et 10 mai. Les larves correspondantes ont effectué normalement leur croissance et leurs métamorphoses, donnant 3 superbes adultes, un mâle et deux femelles. Ces trois hybrides, conservés vivants pour l'étude de la génération F2 n'ont pu encore être étudiés de près. Leur description détaillée viendra plus tard. Leurs caractères immédiatement visibles sont les suivants :

(1) Les ♂ de Carabes étant plus petits que leurs ♀, il convient de comparer la taille des hybrides avec celle du géniteur de sexe correspondant.

(2) Le terme synonyme *heterosis*, ambigu, me semble peu heureux.

Couleur : vert-émeraude doré très brillant; pronotum : disque cuivré-violacé, le reste vert brillant; ses côtés brodés en avant et en arrière d'une étroite marge pourpre-rosée qui intéresse les lobes postérieurs du pronotum; élytres un peu plus foncés que celui-ci, tournant au vert bleuâtre vers leur bord externe. Marge élytrale pourpre-rosé, apex des élytres vert-bleuté.

Taille plus grande que celle de *Solieri*, sensiblement égale à celle de *Solieri Bonneti*. *Forme* du pronotum et des élytres intermédiaires; *sculpture* également, avec une nette rugosité des secondaires et des tertiaires.

Il convient de remarquer qu'il diffère quelque peu par la couleur de l'hybride précédent; pourtant ces deux hybrides ont une race génitrice commune, *Bonneti*; ensuite, il n'existe pas de différence sensible de couleur entre *Solieri* typique et *Solieri liguranus*, autres races génitrices respectives de ces deux croisements, Il ne me semble pas qu'en la circonstance la différence de coloration entre les deux hybrides puisse être mise sur le compte du sens du croisement. On verra en effet plus loin, dans un croisement interspécifique, l'analogie des hybrides réciproques. Il peut paraître logique de supposer qu'elle provient de ce que dans le croisement *Bonneti* × *Solieri* la femelle utilisée n'avait pas exactement la même couleur que le mâle *Bonneti* du croisement précédent : en effet elle tirait davantage sur le vert que sur le bleu : front, cou, côtés et arrière du pronotum vert émeraude pur, sans trace de bleu; élytres vert émeraude foncé, un peu bleuté, à bordure bleu-violacé. Il est normal, dans ces conditions, que les métis qu'elle a engendrés soient plus verts, moins bleutés que dans les cas précédents. Il semble normal aussi que, chez ses bâtards, puisse émerger un caractère recouvert dans le cas précédent : la coloration des bords du pronotum et des élytres.

En tout cas, ce nouvel hybride expérimental apparaît, en première analyse, tout comme dans le croisement précédent, comme intermédiaire entre ses parents, aussi bien par son phénotype global, que par chacun de ses caractères phénotypiques particuliers.

Il paraît y avoir luxuriance au point de vue anatomique. Ses mensurations ultérieures permettront de préciser ce point. La santé actuelle de ces magnifiques insectes semble de bon augure pour l'élevage de l'année qui vient. Il sera intéressant, en effet, d'assister à la ségrégation indépendante des caractères à la F₂.

Cet hybride, lui non plus, ne peut actuellement exister dans la nature, en raison de la séparation géographique des deux races qui l'ont engendré. Cependant, il est à rapprocher de certains *Solieri* de même couleur de la région de Saint-Martin-Vésubie (ab. *Louveti* Clerm.). Ici encore, on peut penser que ces insectes résultent du croisement naturel d'individus typiques et d'individus de la race *Clairi* ayant même couleur que le géniteur mâle de mon expérience. On pourrait s'en assurer en suivant la descendance d'un couple de *Louveti*.

Il est probable, en définitive, que la race *Clairi* se comporte, au point de vue de la transmission des caractères de coloration, comme l'autre race violette du Tanneron, *Bonneti*.

C. — ♀ *Chrysotribax rutilans aragonensis* Lap. × ♂ *Chrysotribax rutilans opulentus* Ob.

Origine des parents : ♀ : San Pablo de Seguries (Gerona); ♂ : Bohi (Lerida).

En raison du manque de place et pour économiser des caisses d'élevage, j'ai réuni (1955) dans une même caisse 4 femelles et 2 mâles. Si ces derniers ne se distinguaient que par leur taille (29,5 et 31 mm.), par contre les femelles différaient notablement entre elles par plusieurs caractères : *couleur*, l'une d'entre elles plus claire que les autres, du vert se mêlant au cuivré, l'autre plus foncée, le cuivré thoracique non éclairci de doré; *taille* (33, 33, 35, 37 mm); *forme*, les deux plus petites plus étroites, en particulier par leur pronotum. Bien que le nombre d'œufs pondus dans cette caisse ait été faible (11) il est permis de supposer que plusieurs femelles ont participé à cette ponte. Car les hybrides FI ne sont pas tous identiques et leurs différences semblent sortir du cadre des variations individuelles. Sur neuf individus métis obtenus, deux se sont malencontreusement évadés; sur sept individus FI vivants au seuil de l'hiver 1955-56, trois seulement ont réussi à franchir sans encombre le terrible mois de février 1956. Des températures trop prolongées de — 10° à — 18° ont été funestes aux quatre autres, en raison de la précarité de leurs abris.

1° CARACTÈRES DES HYBRIDES FI

Les caractères de la génération FI indiqués ci-après se rapportent donc presque exclusivement à ces quatre sacrifiés, les trois autres, actifs dans les caisses d'élevage ne se prêtant pas pour le moment à une observation approfondie.

a) *Couleur* : Les sept métis sont bicolores (tête et pronotum d'une couleur, élytres d'une autre). Mais des différences apparaissent de l'un à l'autre; elles sont peu accusées pour les élytres, cuivrés chez tous, un peu plus clairs seulement chez une femelle; elles sont plus marquées pour la tête et le pronotum : vert émeraude pour une femelle, vert émeraude un peu plus clair avec le disque du pronotum partiellement cuivré (un mâle), vert doré un peu cuivré sur le cou et le disque du pronotum (une femelle); vert un peu plus cuivré (un mâle).

b) *Taille* : Mâles : 28,5 et 33 mm; femelles : 35 et 38 mm.

c) *Forme* : Pronotum plus long que large, plus étroit chez les mâles, ses côtés antérieurs moyennement arqués; élytres moyennement convexes, sauf chez un mâle où ils sont très bombés; leur plus grande largeur un peu après leur milieu, leurs gouttières assez larges.

d) *Sculpture* : Tête et pronotum normalement ridés, portant quelques rares ponctuations; fossettes primaires des élytres de dimensions moyennes; intervalles entre les primaires réduits à un fond un peu rugueux, un peu pointillé chez deux individus.

2° DIFFÉRENCES AVEC LES RACES PARENTES (fig. 2)

a) *Avec opulentus*.

Couleur : différente de celle des deux mâles, ceux-ci à tête et pronotum bleu-indigo, avec une trainée verdâtre entre les yeux et une plage vert-émeraude occupant le disque du pronotum; la différence de couleur

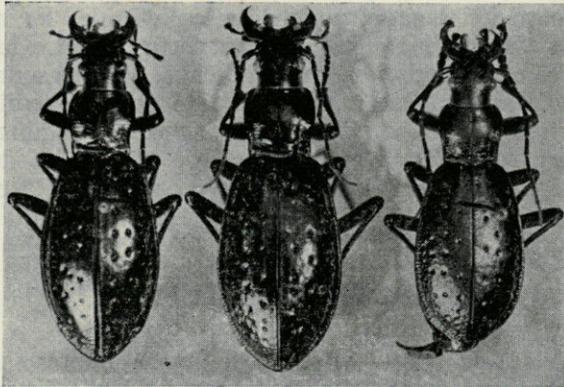


Fig. 2. — Croisement ♀ *Chrysotribax rutilans aragonensis* LAP. × ♂ *Chrysotribax rutilans opulentus* Ob. — A gauche parent femelle, à droite, parent mâle, au milieu hybride FI.

intéresse également les marges élytrales, plus foncées chez les hybrides que chez les géniteurs mâles (chez ces derniers, verdâtres aux épaules, puis pourpre clair, passant au cuivré à peine pourpre vers l'arrière).

Taille : des deux hybrides mâles mesurés, l'un est plus petit, l'autre plus grand que les deux mâles géniteurs (29,5 et 31 mm); un autre métis mâle vivant, n'a pu encore être mesuré.

Forme : pronotum et élytres plus convexes, pronotum moins transverse, plus étroit en avant, élytres bien moins élargis, leur apex bien moins obtus, leurs gouttières moins larges que chez *opulentus*, leur plus grande largeur plus en avant que chez ce dernier. *Sculpture* : Tête et pronotum moins ridés et moins ponctués que chez *opulentus* (celui-ci porte sur le vertex et la partie antérieure du pronotum quelques punctuations); primaires à fossettes un peu plus larges que chez *opulentus*; intervalles tertiaires un peu moins bosselés et pointillés, mais de façon peu accusée.

b) *Avec aragonensis*.

Couleur : bicolore, à l'inverse d'*aragonensis* unicolore avec seulement le disque du pronotum un peu plus foncé.

Taille : à peu près équivalente à celle des femelles de la sous-espèce maternelle : (33, 33, 35, 37 mm).

Forme : pronotum et élytres moins convexes, sauf chez un exemplaire; bordure élytrale aplanie plus large. *Sculpture* : Tête et pronotum plus ridés et ponctués, alors que l'*aragonensis* n'y porte pas de punctuations, fossettes primaires moins larges et moins profondes; tertiaires plus en relief.

Ce croisement, illustrant encore un cas de polyhybridisme, conduit à des résultats comparables à ceux déjà vus chez *Chrysocarabus Solieri*. Pas de dominance absolue; hybrides intermédiaires entre les parents. Unicolorisme récessif. La luxuriance anatomique semble bien faible, sinon négligeable. Remarque importante concernant ce croisement : il subit le contre-coup de menues différences existant entre les femelles parentes, ce qui explique sans doute l'uniformité incomplète des hybrides F₁; il sera intéressant de reprendre ce croisement en séparant les couples parentaux.

3^o ESSAI INFRACTUEUX D'OBTENTION DE LA GÉNÉRATION F₂

Cette année, les trois rescapés des grands froids ont été réunis pour obtenir une seconde génération. L'unique mâle a été mis successivement en compagnie des deux femelles préalablement séparées. L'une n'a pas pondu, l'autre a donné trois œufs seulement. Aucun ne s'est développé; ils ont été assez rapidement la proie des moisissures. Il est raisonnable de penser que de tels hybrides interraciaux sont féconds, on verra plus loin que des hybrides intersubgénériques peuvent l'être. Peut-être ces trois bâtards, actuellement en bonne santé, donneront-ils de meilleurs résultats l'an prochain.

II. — HYBRIDES INTERSPÉCIFIQUES

A. — ♀ *Chrysocarabus splendens ammonius* Lap. × ♂ *Chrysocarabus auronitens festivus* Dej.

Origine des parents : ♀ et ♂ Aveyron.

J'ai obtenu cette année un couple de cet hybride. Ces deux insectes, actuellement vivants, n'ont pas pu être encore étudiés en détail. Mais, en première observation, ils correspondent à une forme de *Chrysocarabus* nommée *Le Moulti* Lap. et qui a été trouvée à diverses reprises dans la nature, mais seulement dans la Montagne Noire, et exclusivement dans la région où se chevauchent les aires de *splendens* et *festivus*. *Le Moulti* est considéré par tous les spécialistes compétents de Carabes comme un hybride de ces deux espèces. *Le Moulti* insiste particulièrement sur cette nature.

Il sera intéressant de savoir si cet hybride se reproduit et si, par union de métis entre eux ou à la faveur de rétrocroisements, on aboutit, comme l'affirme ce dernier auteur, aux formes *faustulus* Lap. et *pumicatus* Lap. Ainsi se comprendrait la gamme de formes de passage entre *splendens* et *festivus* rencontrée en Montagne Noire.

J'ai vainement cherché cet hybride et ses dérivés possibles dans les localités aveyronnaises où ces deux espèces coexistent. Aussi, en 1939, devant mes échecs répétés, avais-je émis l'hypothèse que ces deux espèces pouvaient, en Aveyron, présenter une incompatibilité génétique. Or, il n'en est rien, puisque le couple hybride que j'ai obtenu provient justement de géniteurs aveyronnais. Il est probable qu'un jour un chasseur plus heureux que moi découvrira cet hybride naturel dans une hêtraie aveyronnaise.

B. — ♀ *Chrysocarabus splendens ammonius* Lap. × ♂ *Chrysocarabus lineatus* Dej.

Origine des parents : ♀ : Aveyron; ♂ : Sierra Mencilla (Burgos).

Ce croisement m'a fourni cette année 5 hybrides (2 mâles et 3 femelles). Ils sont actuellement vivants. Leur description détaillée et la comparaison avec les espèces parentes ne pourront se faire que plus tard. Je me bornerai pour l'instant à en indiquer quelques caractères majeurs, aisément accessibles à l'œil nu.

Couleur : entièrement cuivrée-rougeâtre, les bordures élytrales cuivrées. *Taille* : de l'ordre de celle d'*ammonius*. *Forme* : intermédiaire entre celle des parents; les élytres sont assez parallèles et peu convexes,

comme chez *lineatus*. *Sculpture* : côtes primaires larges et aplaties, noivrâtes, parfois caténulées postérieurement; entre ces côtes, intervalles granuleux.

RAYNAUD a réalisé le croisement réciproque. Malheureusement, il n'indique pas clairement l'origine des géniteurs, différente de celle des miens, ce qui ne permet pas une comparaison très fructueuse avec mes hybrides expérimentaux.

C. — ♀ *Chrysotribax hispanus* F. × ♂ *Chrysotribax rutilans* Dej.

Après RAYNAUD j'ai obtenu les hybrides réciproques des deux espèces, semblables quel que soit le sens du croisement.

Origine des parents : *hispanus* : Forêt d'Arques (Corbières); *rutilans* : Albères.

1° CARACTÈRES DES HYBRIDES FI

a) *Couleur* : Tête et pronotum vert-émeraude, ce dernier un peu doré et cuivré sur le disque; élytres à bordure violet-pourpré; chaînons primaires concolores ou violacés.

b) *Taille* : mâles : 30-31 mm.; Femelles : 31-34 mm.

c) *Forme* : Tête moyenne, à palpes labiaux dichètes; 2 pores et 2 soies prébasilaires, articles 7 et 8 des antennes des mâles modérément échancrés; pronotum plus long que large, légèrement sinué latéralement; ses lobes postérieurs saillants et assez aigus; élytres moyennement bombés, assez larges, épaules assez saillantes; pénis robuste, à apex assez court, large et obtus (1).

d) *Sculpture* : Front et cou ponctués-ridés, le pronotum densément; élytres caractéristiques : chaînons primaires légèrement en relief pour la plupart, séparés par des fossettes très marquées, larges et profondes; tertiaires rugueux, portant des ponctuations alignées séparant deux intervalles surélevés et bosselés.

2° DIFFÉRENCES AVEC LES ESPÈCES PARENTES (fig. 3)

a) *Avec rutilans*.

L'hybride FI diffère du *rutilans* par le bicolourisme, la forme du bord antérieur du labre moins profondément sinué (des différences individuelles sensibles s'observent chez *rutilans*), l'échancrure des articles 7 et 8 des antennes des mâles un peu plus marquée (il est à noter à ce sujet que les mâles *rutilans* des Albères ont presque toujours leurs articles 7

(1) Des variations individuelles assez notables se remarquent dans les pénis de ces hybrides, tout comme, d'ailleurs, dans ceux des individus des espèces parentes.

et 8 faiblement échancrés); l'hybride se distingue encore du *rutilans* par le pronotum plus large, les élytres moins bombés, les épaules un peu plus saillantes, l'apex du pénis un peu plus long et plus obtus (fig. 5, B, C); le front ponctué (chez *rutilans* il ne l'est pas), la sculpture ponctuée-ridée du cou; la forte ponctuation du pronotum, la sculpture des intervalles tertiaires, surélevés et bosselés suivant deux lignes de tubercules embryonnaires, les fossettes moins marquées.

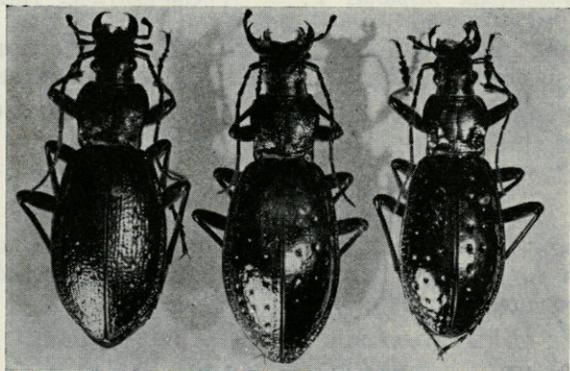


Fig. 3. — Croisement ♀ *Chrysotribax hispanus* F. × ♂ *Chrysotribax rutilans* Dej. — A gauche parent femelle, à droite parent mâle, au milieu hybride F1.

b) *Avec hispanus.*

Il diffère de l'*hispanus* par la couleur de la tête et du pronotum (bleus chez le père), l'échancrure des articles antennaires 7 et 8 moins profonde, le pronotum plus étroit (nettement transverse chez le géniteur mâle), les élytres moins plats, les épaules un peu moins saillantes, l'apex du pénis moins long (fig. 5, A, C); le front et le cou ridés, le pronotum ridé et ponctué de façon moins serrée, le dessin élytral moins en relief, aussi bien les chaînons primaires que les intervalles tertiaires, les fossettes plus marquées.

3° DIFFÉRENCES AVEC DEUX FORMES REMARQUABLES DE RUTILANS :
PERIGNITUS Reit. ET OPULENTUS Ob.

En Andorre, on ne rencontre pas le *rutilans* typique, pourtant présent à Puigcerda, mais une de ses races, *perignitus*. Bicolore, la tête et le pronotum vert émeraude ou vert bleuté, la sculpture élytrale plus en relief, elle mime, au premier abord, assez curieusement *hispanus*.

Mieux, dans les fonds de certaines vallées pyrénéennes espagnoles (Rio Flamisell, Noguera de Tor par exemple) le *rutilans* est représenté par un magnifique insecte encore plus proche de l'*hispanus* (couleur presque toujours bleue de la tête et du pronotum, sculpture plus rugueuse). Les limites orientale et occidentale de cette dernière forme sont encore mal définies.

De tous les *Chrysotribax* ce sont ces deux races bicolores du *rutilans* qui se rapprochent le plus par leur phénotype de l'hybride interspécifique (1).

a) *Différences avec perignitus.*

Hybride à labre un peu moins échancré, les lobes postérieurs de son pronotum plus longs; ses élytres un peu plus bombés, les épaules moins effacées, sa ponctuation céphalique et pronotale bien plus abondante (*perignitus* ne possède que quelques rares ponctuations sur la tête et les côtés du pronotum); il est à noter que les *perignitus* mâles étudiés ne présentaient pas d'échancrures antennaires. Quant à la comparaison des pénis, elle n'a pu être faite sur un nombre assez élevé d'exemplaires pour être concluante.

b) *Différences avec opulentus.*

L'hybride diffère de l'*opulentus* par la couleur de sa tête et de son pronotum, son labre un peu moins échancré, ses articles antennaires 7 et 8 plus échancrés (l'échancrure existe chez *opulentus*, mais très atténuée); les lobes postérieurs de son pronotum plus développés, les élytres plus bombés, les épaules moins effacées, la ponctuation céphalique et pronotale bien plus abondante (*opulentus* est cependant un peu plus ponctué que *perignitus* sur le pourtour des yeux et les côtés du pronotum). Les apex des pénis, compte tenu des variations individuelles, ne présentent pas des différences constantes chez les individus étudiés.

4° LE PROBLÈME DES RAPPORTS PHYLOGÉNIQUES
DU COUPLE RACIAL PERIGNITUS-OPULENTUS
AVEC HISPANUS, RUTILANS ET LEUR HYBRIDE

L'ensemble *perignitus-opulentus* établit un passage entre *hispanus* et *rutilans*. Il ressemble d'autre part beaucoup à leur hybride. Ces deux formes intermédiaires posent ainsi un problème intéressant, celui de leurs relations phylogéniques avec eux. Sont-ce des hybrides fixés ayant fait souche? Des mutations de *rutilans*? Des mutations d'*hispanus*?

(1) *Aequatus* Lap. du Montserrat, aberration sporadique que j'ai retrouvée au Montseny, placé par JEANNEL à côté d'*opulentus*, n'a aucunement l'aspect et la coloration d'*hispanus*. C'est un *rutilans* à sculpture plus effacée.

La première hypothèse est au premier abord bien séduisante. On connaît des exemples d'hybrides ayant supplanté leurs parents. (1). Cependant, on vient de voir que, malgré des ressemblances frappantes, il n'y a pas identité complète entre l'hybride et les races *perignitus-opulentus* : l'hybride se rapproche davantage d'*hispanus*, *perignitus-opulentus* davantage de *rutilans*. Ces différences sensibles entre l'hybride et ces deux races, ne plaident pas en faveur de l'hypothèse d'une origine hybride de ces dernières. Ou alors, il faudrait greffer sur la précédente de nouvelles hypothèses : admettre par exemple que l'hybride-souche aurait été à l'origine différent de l'hybride actuel, avec une plus forte teneur de caractères empruntés au *rutilans*, espèce alors génétiquement plus dominante que de nos jours; ou bien que l'hybride-souche identique à l'actuel, aurait, dans le temps et l'espace — car *perignitus*, plus oriental est un peu plus près de *rutilans* qu'*opulentus* — évolué dans le sens *rutilans*; ou bien, encore, supposer la possibilité d'un recroisement de l'hybride avec *rutilans* avec comme conséquence l'élimination de ce dernier de toute une région, comme dans le cas des *Geum* (2).

Un autre argument, génétique, s'élève contre l'origine hybride d'*opulentus-perignitus*. En effet, il m'a été impossible jusqu'à présent, dans mes élevages, d'obtenir de l'hybride expérimental la moindre descendance, soit par croisement d'individus hybrides F₁ entre eux, soit par des rétrocroisements de ces hybrides avec les espèces parentes. Ces expériences négatives se sont étendues sur 2 ans et se poursuivent encore. En voici les conditions précises et les résultats à ce jour : 3 couples hybrides F₁, résultant du croisement ♀ *rutilans* × ♂ *hispanus*, ont été constitués et mis séparément dans 3 caisses différentes. La même expérience a été faite avec 2 couples d'hybrides réciproques. Enfin deux tentatives de rétrocroisement ont été effectuées. Or, aucun de ces essais n'a abouti au moindre résultat positif. Aucune femelle n'a pondu. Aucun mâle hybride n'a manifesté la moindre velléité d'accouplement. Une étude cytologique des gonades hybrides a été entreprise. Comme il fallait s'y attendre, les testicules montrent des spermatogonèses altérées, sans spermatozoïdes. L'étude des ovaires est en cours.

Les résultats de mes expériences reçoivent une confirmation sur le terrain. En effet, aux environs de Rennes-les-Bains, dans les Corbières, les aires d'*hispanus* et de *rutilans* entrent en contact. Or, on a capturé là, justement à de rarissimes exemplaires, une forme de Carabe baptisé *Croesus* Ob. en raison de sa beauté, qui n'est pas autre chose qu'un hybride naturel de ces deux espèces. Sa confrontation avec les hybrides expérimentaux ne laisse aucun doute à ce sujet. Si cet hybride était fécond, on aurait dû découvrir un jour ou l'autre dans ces mêmes endroits

(1) Hybrides orphelins de Gams (Cuénot, l'Espèce, p. 94).

(2) Cuénot, l'Espèce, p. 93.

quelques uns de ses dérivés F₂. Or, à ma connaissance, personne n'en a jamais signalé. Nous sommes bien loin, ici, d'un hybride supplantant ses parents !

Il est à noter cependant que les résultats de mes expériences sont en désaccord avec ceux de RAYNAUD qui indique avoir obtenu 4 hybrides F₂ à partir d'un couple d'hybrides F₁. Il est d'abord regrettable que RAYNAUD n'ait pas indiqué l'origine géographique de ses insectes d'expérience. De telles précisions ont leur importance. Il n'est pas impossible, en effet, que la fertilité des hybrides soit liée, chez certains Carabes, à la race de leurs géniteurs. En mettant les choses au mieux, on peut penser que RAYNAUD a eu la chance exceptionnelle d'avoir en mains un couple d'hybrides féconds. Plus grande encore aurait été sa chance d'obtenir, sur 4 descendants F₂, deux insectes conformes à l'hybride F₁, les deux autres ressemblant presque intégralement, l'un à l'*hispanus*, l'autre au *rutilans*. Il ne semble pas, d'après son article, avoir tenu compte du fait capital que le croisement *hispanus* × *rutilans* est un cas de polyhybridisme; qu'en conséquence, en F₂ doit se manifester un jeu varié de ségrégations indépendantes de caractères, qui, compte tenu du petit nombre de produits obtenus (4), doit conduire à des individus de seconde génération ressemblant bien davantage à l'hybride F₁ qu'aux deux grands-parents. En particulier, il semble peu probable que sur 4 individus seulement, l'un d'entre eux puisse ressembler presque exactement à *rutilans* qui porte le plus grand nombre de caractères récessifs.

En conclusion, il me semble logique d'abandonner l'hypothèse d'une origine hybride des formes *pereginitus-opulentus*.

Restent alors les deux autres hypothèses. *Perignitus-opulentus* sont-ils des mutants de *rutilans*? Cela me paraît peu vraisemblable. En effet, par leur sculpture rugueuse ces deux formes sont plus primitives que le *rutilans*; l'étude des races de cette dernière espèce montre d'ouest en est une évolution aboutissant à des insectes de plus en plus lisses dont les fossettes primaires elles-mêmes tendent vers l'effacement (*aequatus*). Il me paraît plus logique d'admettre que *rutilans* type est, au contraire, un mutant de *perignitus*, dérivé de ce dernier par la perte du bicolorisme et l'atténuation de la sculpture; *perignitus*, dérivé lui-même d'*opulentus* plus bleu et plus rugueux formerait avec ce dernier un ensemble archaïque directement issu d'*hispanus*. L'aire de celui-ci se serait autrefois, sans doute au moment des périodes glaciaires, scindée en deux : un aire nord-pyrénéenne, correspondant au petit îlot des Corbières et à la grande tache du Massif Central, où l'insecte aurait eu par la suite une évolution de faible amplitude: une aire sud-pyrénéenne où, à la faveur de conditions climatiques nouvelles, il aurait évolué avec plus de rapidité, engendrant la lignée du *rutilans*. L'*hispanus* lui-même, moins adapté que les formes nouvelles, aurait disparu des Pyrénées espagnoles.

Le *rutilans* serait donc, dans la nature actuelle, l'ultime descendant de l'*hispanus*; *perignitus* et *opulentus* seraient des jalons encore vivants de

cette évolution. Ce caractère de fin de rameau phylétique cadre bien avec le fait que, jusqu'à présent (voir plus loin), je n'ai pu réussir à croiser cette espèce avec aucun autre Carabe qu'*hispanus*. Encore, vient-on de le voir, même dans ce dernier cas, les choses ne semblent pas aller loin que F1. Des croisements méthodiques *hispanus* × *opulentus*, *hispanus* × *perignitus*, *rutilans* × *perignitus* pourraient, sans doute, fournir d'utiles indications sur la phylogénie de ces deux espèces et sur leur plan de clivage spécifique, encore mal défini. En attendant, on peut continuer à rattacher au rameau phylétique du *rutilans* les deux formes bicolores *perignitus* et *opulentus*. Quant au « *Croesus* », les hybrides expérimentaux montrent, d'une manière définitive, qu'il ne peut plus continuer à être considéré comme sous-espèce de *rutilans*.

III. — HYBRIDES INTERSUBGÉNÉRIQUES

A. — ♀ *Chrysotribax hispanus* F. × ♂ *Chrysocarabus splendens* Ol.
Origine des parents : Forêt d'Arques (Corbières).

Ce croisement, réalisé en 1954, m'a donné deux hybrides F1, un mâle et une femelle. Malheureusement, le mâle est mort prématurément.

1° CARACTÈRES DE L'HYBRIDE F1

La femelle, encore vivante, n'a pu être étudiée avec précision. Voici la description du mâle.

a) *Couleur* : Tête vert-émeraude; pronotum vert-émeraude, légèrement doré entre le disque et le bord postérieur; élytres dorés-cuivrés, leur bordure concolore, avec, par places, une très légère tendance au pourpre; dessous du corps et appendices entièrement noirs.

b) *Taille* : 27 mm.

c) *Forme* : Labre assez étroit, à échancrure médiane nettement prononcée, à partie médiane très déprimée; palpes labiaux dichètes, bien dilatés au sommet; prébasilaire achète; antennes longues, dépassant légèrement le tiers antérieur des élytres, leurs articles 7 et 8 échancrés; pronotum plus large que long, fortement élargi dans sa moitié antérieure, bien sinué latéro-postérieurement, les lobes saillants et assez larges; les quatre articles des tarsi antérieurs feutrés; élytres moyennement convexes, assez étroits, leurs épaules modérément saillantes, leur plus grande largeur vers leur tiers postérieur; apex du pénis moyennement spatulé et pointu.

d) *Sculpture* : Tête fortement ponctuée; quelques craquelures; pronotum fortement ponctué-craquelé; sculpture élytrale peu en relief

dans le premier tiers de l'élytre, devenant progressivement plus accusée jusqu'à la rugosité dans le dernier tiers; des alignements de fossettes larges et assez profondes marquent les primaires; tertiaires peu distincts, reconnaissables pourtant à des lignes de points déterminant un réseau de tubercules assez confus, qui marque cependant vers le tiers postérieur une nette tendance à s'organiser suivant deux bandes longitudinales.

2° DIFFÉRENCES AVEC LES ESPÈCES PARENTES (fig. 4)

a) *Avec splendens*.

Il diffère du *splendens* par la couleur de sa tête et de son pronotum; son labre un peu moins échancré et un peu plus large, ses palpes labiaux à dernier article plus élargi, son pronotum plus transverse, ses élytres un peu moins convexes, l'apex de son pénis moins aigu et un peu plus spatulé (fig. 5, D, E); la forte ponctuation de sa tête, son pronotum bien plus ponctué-craquelé, la sculpture élytrale (élytres paternels lisses avec quelques rares petites ponctuations peu appuyées).

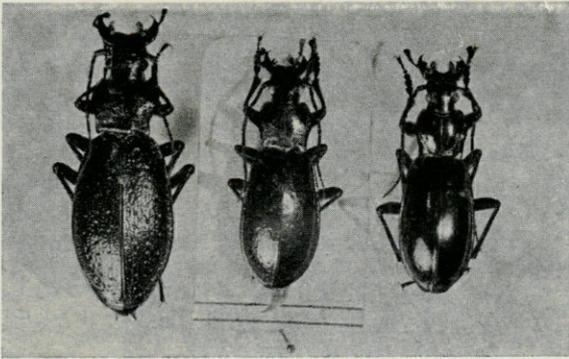


Fig. 4. — Croisement ♀ *Chrysotribax hispanus* F. × ♂ *Chrysotribax splendens* Ol. — A gauche parent femelle, à droite parent mâle, au milieu hybride F1.

b) *Avec hispanus*.

Il diffère de l'*hispanus* par sa couleur (mère à tête et pronotum bleus, à élytres bordés de violet pourpre); par son labre plus déprimé et un peu moins large, ses palpes labiaux à dernier article moins élargi, son prébasilaire achète, son pronotum moins transverse, ses quatre articles feutrés aux tarses antérieurs, ses élytres plus sveltes et plus bombés, l'apex de son pénis un peu plus étroit et moins spatulé (fig. 5, A, E); la présence sur le pronotum de quelques rides appuyées, la sculpture élytrale bien moins rugueuse.

Cet hybride est, lui aussi, un produit de polyhybridisme. Comme dans les cas précédents, son aspect général est intermédiaire entre ceux de ses géniteurs. Il en est de même pour la plupart de ses caractères particuliers pris isolément. Il n'y a de dominance absolue que pour deux caractères : achétisme du prébasilaire, feutrage aux quatre articles des tarsi antérieurs.

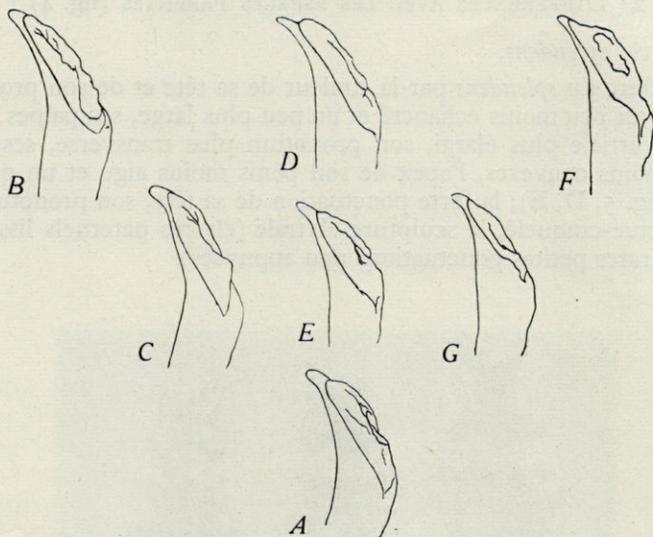


Fig. 5. — Sommets des pénis des *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* étudiés : A, *Chrysotribax hispanus*; B, *Chrysotribax rutilans*; C, hybride F1 *Chrysotribax hispanus* × *Chrysotribax rutilans*; D, *Chrysocarabus splendens*; E, hybride F1 ♀ *Chrysotribax hispanus* × ♂ *Chrysocarabus splendens*; F, *Chrysocarabus lineatus*; G, hybride F1 ♀ *Chrysocarabus lineatus* × ♂ *Chrysotribax hispanus*.

3° LA QUESTION DE LA VALIDITÉ SPÉCIFIQUE DE CHRYSOTRIBAX BUGARETI JEANNEL

RAYNAUD a obtenu en 1939 à la suite d'un croisement analogue (1), trois femelles dont la description correspond à celle ci-dessus. Il concluait sa note en écrivant de ce métis : « il ne serait pas impossible qu'il ait été déjà trouvé, soit aux confins de la Grésigne, soit à ceux de la Montagne Noire, où cohabitent *splendens* et *hispanus* ». Bien qu'il ait oublié les Corbières et l'Aveyron comme régions de coexistence des deux espèces, ses prévisions étaient justes. En effet, JEANNEL décrivit en 1941, sur deux

(1) Sans indiquer l'origine des géniteurs.

exemplaires, une nouvelle espèce de Carabe, *Chrysotribax Bugareti*, répondant à la description de l'hybride obtenu par RAYNAUD, à un caractère près, la couleur rougeâtre du scape et des cuisses. Comme il fallait s'y attendre, ce baptême spécifique déclencha de vives réactions de la part de certains spécialistes de Carabes. En particulier, LE MOULT et OLIER nièrent toute validité spécifique à ces insectes.

Ayant pu observer au Museum la femelle étudiée par JEANNEL, j'ai constaté qu'elle était semblable à la mienne, à quelques minimes différences individuelles près, mais s'en différençait effectivement par son scape et ses cuisses rougeâtres. Ce rufinisme d'appendices est, il faut bien le reconnaître, très gênant pour l'interprétation exacte de *Bugareti*, car les deux seuls exemplaires connus de cette présumée espèce, issus par surcroît, si l'on fait confiance à leurs étiquettes, de deux régions différentes, le portent tous les deux.

LE MOULT et OLIER le passent sous silence et assimilent purement et simplement l'insecte à un hybride de *splendens* femelle et d'*hispanus* mâle (1). Une telle interprétation est d'autant plus tentante que les deux insectes ont justement été trouvés dans deux endroits où les deux espèces supposées parentes cohabitent. Il est curieux de constater dans la diagnose de JEANNEL, qu'une intervention possible de *splendens* dans la genèse de *Bugareti* n'est pas envisagée, puisqu'à aucun moment cet auteur n'y parle de cette dernière espèce. La participation possible de *festivus* est, elle, évoquée par cet auteur mais tout de suite rejetée, parce que « sauf la coloration rougeâtre du premier article des antennes et des fémurs, aucun des caractères du *festivus* ne se retrouve chez *Bugareti* ».

Il n'est pourtant pas impossible qu'*hispanus* et *festivus* puissent se croiser avec succès jusqu'à la F1. FRADOIS a signalé des accouplements entre individus de ces deux espèces. Dans ce cas, l'hybride F1 aurait selon toute probabilité le scape et les cuisses rougeâtres (caractère dominant dans le croisement *festivus* × *splendens*). La presque totalité des autres caractères obéissant à la dominance incomplète, l'hybride ainsi réalisé ne serait pas sans doute très différent d'aspect de l'hybride *hispanus* × *splendens*. En sorte que, pour expliquer le *Bugareti* de la Montagne Noire, l'éventualité d'une hybridation naturelle *hispanus* × *festivus*, de préférence dans le sens ♂ *hispanus* × ♀ *festivus* en raison de la moindre disproportion des tailles, n'est pas, à mon sens, à exclure totalement sans preuves. Ces preuves pourront venir de croisements expérimentaux.

Une autre hypothèse pourrait être proposée pour expliquer l'origine du *Bugareti* de la Montagne Noire. Il pourrait avoir comme parents un ♂ *hispanus* et un hybride F1 ou F2, à scape et cuisses rougeâtres, de *festivus* × *splendens*. On sait en effet que la localité de ce *Bugareti* a fourni aussi ce dernier hybride (*Le Moulti*) et ses formes dérivées supposées.

(1) On ne voit pas sur quoi se basent ces auteurs pour affirmer que ces deux hybrides résultent du croisement dans ce sens, plutôt que dans l'autre.

La mixie, naturelle ou expérimentale, constatée entre *festivus* et *splendens* d'une part, *splendens* et *hispanus* de l'autre, n'exclut pas à priori la possibilité d'une telle réussite exceptionnelle. Il faut reconnaître, certes, le caractère extrêmement aléatoire de pareilles conjonctures. Les chances qu'elles ont de se produire sont infimes, mais elles existent. La Montagne Noire ayant été sans doute la région de France la plus ratissée par les chasseurs de Carabes, on peut imaginer qu'à la longue un entomologiste particulièrement heureux ait mis la main sur un insecte tout à fait exceptionnel. En tous cas des expériences appropriées permettraient de déterminer dans quelle mesure de pareilles collaborations génétiques sont possibles.

Les hypothèses précédentes ne sont plus valables pour le *Bugareti* des Corbières. En effet, le *festivus* n'y existe pas. Par contre, *hispanus* et *splendens* se rencontrent côte à côte dans certaines parties de la grande forêt d'Arques (1). Mais comme ils ont tous les deux les appendices noirs, ils ne semblent pouvoir engendrer que des hybrides à appendices noirs. On peut supposer que l'un des parents portait dans son génotype le facteur scape et cuisses rougeâtres. Le caractère correspondant, dominant, a pu ainsi réapparaître dans sa descendance hybride. Il semble logique d'admettre que ce parent porteur du facteur scape et cuisses rougeâtres était le *splendens* plutôt que l'*hispanus*. En effet, la couleur noire des appendices de ce dernier semble remarquablement stable. A ma connaissance, on n'a jamais décrit de mutant de ce genre chez cette espèce. Au contraire, on trouve de loin en loin, dans l'Ariège et les Corbières, des *splendens* à scape et cuisses rougeâtres.

On peut voir ainsi que l'interprétation complète du *Bugareti* n'est pas commode. Sans doute de nouveaux croisements pourront-ils nous éclairer sur ce sujet. En tout cas, il est désormais évident que cet insecte ne peut être considéré comme une espèce autonome.

Il est possible qu'on rencontre un jour quelque insecte comparable dans la région occidentale de l'Aveyron, où cohabitent *festivus*, *splendens* et *hispanus*.

4° GÉNÉRATION F2

La femelle F1, seule survivante, a été utilisée pour des expériences de rétrocroisement.

a) Rétrocroisement avec *hispanus* ♂.

Plusieurs mâles se sont accouplés, normalement semble-t-il, avec elle (1955). Ces accouplements ont du reste été funestes à deux d'entre eux : l'un est mort 24 heures après, l'autre au bout de peu de jours, sans raison apparente. Contrairement à mon attente, la femelle n'a pondu par la suite aucun œuf.

(1) Dite aussi, suivant les endroits et les auteurs, forêt de Rialsesse, de Monthaud. Rennes-les-Bains est au Sud de la forêt.

b) *Rétrocroisement avec splendens* ♂.

La même femelle, décidément très résistante, réussit à passer l'hiver 1955-56. Au printemps 1956 fut tenté le rétrocroisement avec *splendens* ♂. Il donna un résultat positif. Quatre œufs furent pondus (6 mai). L'un dégénéra rapidement, un second se serait développé si une larve ne l'avait malencontreusement molesté au passage. Les deux autres ont éclos dans des conditions normales. L'une des deux larves succomba après 25 jours de vie active après avoir mué une fois, et être restée de petite taille. L'autre continua son existence de façon assez particulière, car née le 16 mai, disparue en profondeur le 19 juin après 2 mues, elle a réapparu à la surface de la terre au lieu de se nymphoser, comme elle aurait dû normalement le faire. Le 20 juillet, elle s'est à nouveau enfoncée sous terre et le 11 août un adulte femelle a apparu à la surface.

Les caractères de cette femelle, vivante et destinée à d'autres expériences, ne seront ici qu'esquissés. Une étude détaillée en sera faite plus tard.

Cet insecte ressemble beaucoup, comme il fallait s'y attendre, à l'hybride F1, mais il est un peu plus svelte, caractère qui lui vient de son père. Taille plus petite que celle de la mère. Pronotum cuivré-doré, élytres cuivrés à bordure pourpre; côtes primaires un peu violacées-pourprées mais peu appuyées; entre elles des intervalles tertiaires rugueux.

Ainsi, des hybrides intersubgénériques F1 peuvent, au moins au titre de rétrocroisement, engendrer des produits F2. L'avenir montrera sans doute que les femelles F2 ainsi obtenues peuvent elles-mêmes se reproduire.

B. — ♀ *Chrysocarabus lineatus* Dej. × ♂ *Chrysotribax hispanus* F.

Origine des parents : ♀ : Picos de Europa; ♂ : Aveyron.

Ce croisement me semble à plus d'un titre le plus remarquable de ceux réalisés jusqu'à présent sur les Carabes. Aussi me paraît-il intéressant de l'étudier très en détail.

La mère fécondée a pondu, entre le 12 juin et le 12 août 1956 (à noter cette dernière date de ponte, particulièrement tardive pour un *Chrysocarabus*) 44 œufs, nombre élevé pour un Carabe en captivité. Ces œufs ont connu des destinées très diverses : 25, dont 2 plus petits que les autres, sortes d'avortons, ne se sont pas développés, soit envahis rapidement par des moisissures, soit se liquéfiant puis se décomposant; 2 autres ont été fixés et colorés pour étude embryologique; un a produit une larve mal formée dont seul l'avant-train semblait normal, morte après quelques heures; les 16 autres enfin ont engendré des larves apparemment normales; 7 de ces larves sont mortes cependant, l'une 24 heures après sa naissance, 3 après une douzaine de jours d'existence, une après 22 jours, une après 24 jours; ces deux dernières avaient effectué leur première

mue; une larve a péri accidentellement 2 jours après sa naissance, n'ayant pu se dégager du mucus d'un escargot auquel elle s'était maladroitement collée. La huitième, qui avait effectué deux mues, traduites par deux exuvies minuscules, s'est évadée. Il est permis de penser qu'elle avait les plus grandes chances de devenir adulte et il est dommage qu'il n'en ait pas été ainsi, car elle aurait sans doute donné un imago très petit; les 8 larves restantes se sont développées normalement, devenant 8 adultes, 5 femelles et 3 mâles. Une de ces femelles a réussi à s'échapper; un mâle est mort après une dizaine de jours de vie active. La description détaillée qui va suivre se rapporte à lui. Les six adultes restants sont précieusement gardés pour tenter d'obtenir la F2. Pour cette raison il ne pourra en être que succinctement fait état, à la fin de la description.

I^o CARACTÈRES DE L'HYBRIDE F1

a) *Couleur* : Tête et pronotum vert-émeraude, rembruni sur le disque du pronotum, légèrement doré-cuivré sur le pourtour de ce disque et entre les yeux; élytres cuivrés, à bordure pourprée. Côtes primaires violacées.

b) *Taille* : 24,5 mm.

c) *Forme* : Bord antérieur du labre moyennement échancré en son milieu; palpes labiaux à dernier article assez court, bien élargi à son sommet; ces palpes achètes, mais deux petits reliefs indiquent un dichétisme en dégénérescence; prébasilaire également achète; antennes fines, les articles 7 faiblement échancrés, les huitièmes plus faiblement encore; pronotum modérément transverse, fortement élargi vers son tiers antérieur, ses bords latéraux bien relevés, à courbure régulièrement arquée, leurs sinuosités bien marquées; angles antérieurs du pronotum très peu saillants de part et d'autre du cou, angles postérieurs moyennement saillants; quatre articles feutrés aux tarsi antérieurs; élytres convexes, étroits, allongés, leur plus grande largeur vers le tiers postérieur, leurs bords subparallèles jusqu'à ce niveau; épaules moyennement saillantes, gouttières assez larges; pénis à apex assez court et spatulé, peu pointu.

d) *Sculpture* : Tête très rugueuse, ponctuée-ridée, les rides profondes; pronotum ponctué-craquelé, les craquelures en réseau abondant et profond; élytres : des côtes primaires surélevées, étroites, bien plus marquées au premier tiers élytral, s'atténuant progressivement par la suite; les deux côtes internes se continuant sans interruption presque jusqu'au bout des élytres puis se perdant dans une zone granuleuse; les côtes médianes un peu plus faibles, se caténulant, l'une vers la moitié, l'autre vers le tiers postérieur; côtes externes encore plus faibles, et fragmentées vers leurs tiers postérieurs; les fossettes peu profondes; intervalles tertiaires très rugueux représentés par des tubercules le plus souvent sans alignement ordonné; en certains endroits cependant ils esquissent une disposition suivant deux cordons parallèles.

Les autres exemplaires FI ont la même couleur. Tout au plus chez certains le pronotum est-il un peu plus cuivré sur les bords du disque. Leur taille est petite; ils ont la même forme générale assez étroite, une sculpture élytrale également très rugueuse, entre les primaires; ceux-ci présentent de fréquentes caténulations. Leur étude sera reprise plus tard.

2° DIFFÉRENCES AVEC LES ESPÈCES PARENTES (fig. 6)

a) *Avec hispanus*.

Il diffère de l'*hispanus* par la couleur de la tête et du pronotum, bleus chez le père, par la taille nettement plus petite; l'article terminal des palpes moins élargi, le prébasilaire achète, les articles antennaires 7 et 8 plus faiblement échancrés, le pronotum un peu moins transverse, ses bords latéraux plus relevés, ses angles postérieurs un peu plus longs; les quatre articles des tarsi antérieurs feutrés; la forme plus étroite

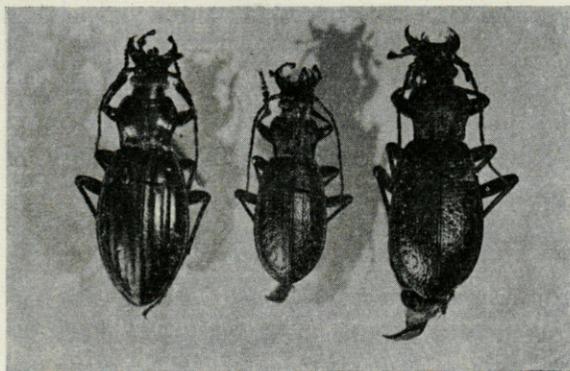


Fig. 6. — Croisement ♀ *Chrysocarabus lineatus* Dej. × ♂ *Chrysotribax hispanus* F. — A gauche parent femelle, à droite parent mâle, au milieu hybride FI.

des élytres, leur marge extérieure moins large, l'apex du pénis moins allongé et un peu plus étroit, moins spatulé (fig. 5, A, G); la tête et le pronotum ridés, leur ponctuation moins serrée, la présence sur les élytres de côtes primaires nettes, la rareté des fossettes sur ces côtes, les intervalles tertiaires moins alignés, plus craquelés.

b) *Avec lineatus*.

Il diffère du *lineatus* par son bicolorisme, en particulier par ses élytres cuivrés (verts chez la mère), sa taille plus petite, l'article terminal des palpes labiaux plus élargi, les articles 7 et 8 des antennes échancrés, le

pronotum un peu plus transverse, ses bords latéraux moins relevés, ses angles antérieurs moins saillants sur les côtés du cou, ses lobes postérieurs un peu plus aigus et plus déjetés vers l'extérieur, les élytres plus étroits, leur marge extérieure un peu plus large, l'apex du pénis plus allongé et moins pointu (fig. 5, F, G); la tête et le pronotum ponctués, les côtes primaires des élytres moins marquées, bien moins larges et moins saillantes, la plus grande abondance de fossettes sur ces côtes, les intervalles tertiaires bien plus rugueux.

Ce croisement est un exemple de polyhybridisme remarquable, en raison des distances anatomique et géographique séparant les deux espèces. Peut-être faut-il y voir la raison essentielle de l'absence de toute luxuriance de taille des hybrides réalisés. La moitié d'entre eux sont nettement plus petits que les individus de même sexe des espèces parentes. Cette débilité physique est surtout accusée chez les mâles, sans doute en relation avec leur nature hétérogamétique. Quelque dégénérescence se dessine dans la chaetotaxie. Il conviendra de vérifier si elle est générale. Il est enfin intéressant de constater dans ce croisement tous les cas de développement depuis l'œuf non éclos jusqu'à l'imago vivant en passant par des larves mourant à divers âges. Il semble y avoir dans cette hybridation des collaborations de facteurs délicates qui n'arrivent pas toujours à se réaliser.

IV. — CROISEMENTS INFRACTUEUX

A. — AVEC PONTES

1. — ♀ *Chrysocarabus splendens* × ♂ *Chrysocarabus Solieri Bonneti*.
Origine : ♀ : Forêt d'Arques (Corbières); ♂ : Tanneron.

Deux couples ont tenté de s'accoupler dans un cristalliseur, mais ils ont abandonné leurs tentatives, dérangés par le va et vient des autres Carabes. En 1956, une femelle vierge issue d'un élevage, mise avec un mâle, a pondu le 22 mai 4 œufs dont aucun ne s'est développé.

2. — ♀ *Chrysocarabus splendens* × ♂ *Chaetocarabus intricatus* L.
Origine : ♀ Forêt d'Arques; ♂ : Normandie.

Je n'ai jamais constaté d'accouplement entre ces insectes, mais la femelle a pondu entre le 1^{er} et le 12 mai 1955, 19 œufs stériles.

3. — ♀ *Chrysocarabus splendens* × ♂ *Chrysotribax rutilans*.
Origine : ♀ Forêt d'Arques; ♂ : Albères.

J'ai utilisé en 1956 pour ce croisement la même femelle que ci-dessus. Aucun accouplement ni aucune tentative d'accouplement n'ont été

observés. Cependant, la femelle a pondu entre le 1^{er} mai et le 10 juillet 36 œufs, dont 35 ont dégénéré. Le trente sixième a été étudié au microscope après fixation et coloration. Aucun embryon, aucun cloisonnement cellulaire, aucun pronucleus n'y ont pu être observés.

4. — ♀ *Chrysocarabus lineatus* × ♂ *Chrysocarabus Solieri*.

Origine : ♀ Sierra Mencilla; ♂ : Forêt de Turini.

Aucun accouplement, aucune tentative d'accouplement visible. Toutefois la femelle a pondu, entre le 24 avril et le 12 juin 1955 un nombre d'œufs élevé : 42, dont pas un seul n'a éclos.

B. — SANS PONTES

1. — *Accouplements ou tentatives d'accouplement observés.*

a) ♀ *Chrysocarabus Solieri Bonneti* × ♂ *Chrysotribax hispanus*.

Origine : ♀ Tanneron; ♂ : Col de Jalcreste (Lozère).

Un accouplement semblant normal.

b) ♀ *Chrysocarabus lineatus* × ♂ *Chrysocarabus Solieri Bonneti*.

Origine : ♀ : Sierra Mencilla; ♂ : Tanneron.

Plusieurs tentatives d'accouplement qui fort probablement ont fini par aboutir.

c) ♀ *Chrysotribax rutilans* × ♂ *Chrysocarabus Solieri Bonneti*.

Origine : ♀ : Albères; ♂ : Tanneron.

Un accouplement prolongé entre une petite femelle et un mâle normal (fig. 7). Des tentatives avortées entre grosses femelles et mâles normaux. Dans ce cas les couples sont gênés par la disproportion des tailles.

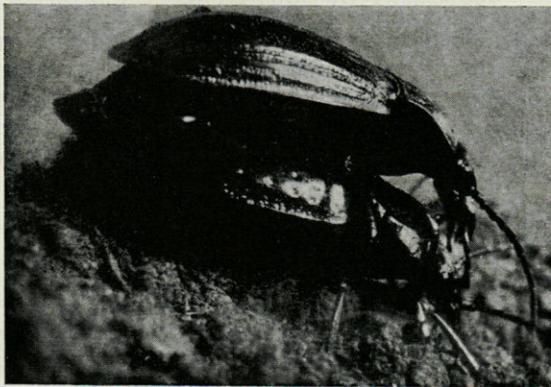


Fig. 7. — Accouplement intersubgénérique : ♀ *Chrysotribax rutilans* Dej. et ♂ *Chrysocarabus Solieri Bonneti* COL.

2. — *Ni accouplements ni tentatives d'accouplement observés.*

a) ♀ *Chrysocarabus Solieri Bonneti* × ♂ *Chrysotribax rutilans*.

Origine : ♀ : Tanneron; ♂ : Albères.

b) ♀ *Chrysocarabus Solieri Bonneti* × ♂ *Chrysocarabus splendens*.

Origine : ♀ : Tanneron; ♂ : Forêt d'Arques.

c) ♀ *Chrysotribax hispanus* × ♂ *Chaetocarabus intricatus*.

Origine : ♀ : Col de Jalcreste; ♂ : Normandie.

d) ♀ *Chaetocarabus intricatus* × ♂ *Chrysotribax hispanus*.

Origine : identique.

e) ♀ *Chaetocarabus intricatus* × ♂ *Chrysotribax rutilans*.

Origine : ♀ : Normandie; ♂ : Albères.

V. — CONCLUSIONS

Un certain nombre de remarques se dégagent de ces expériences :

A. — INDIGENCE DES RÉUSSITES

Beaucoup de tentatives se sont soldées par des échecs. Quand des résultats positifs ont été atteints, le nombre d'hybrides obtenus est faible ou très faible. Ce nombre réduit s'explique d'abord par les difficultés des croisements eux-mêmes; il est ensuite à mettre sur le compte de celles de l'élevage des Carabes avec un bon rendement. La rareté des hybrides interdit d'appliquer à leur étude les méthodes biométriques.

B. — ISOLEMENT DU SOUS-GENRE CHAETOCARABUS

Chaetocarabus intricatus, malgré sa ressemblance morphologique avec *hispanus*, n'a donné jusqu'ici aucun hybride, ni avec les *Chrysotribax*, ni avec les *Chrysocarabus*. Son génotype diffère donc notablement des leurs. Sa ressemblance avec *hispanus* n'est probablement que convergence. Son rameau phylétique diverge certainement depuis très longtemps de celui des *Chrysotribax* et *Chrysocarabus*. La répartition géographique de ces sous-genres le confirme.

C. — ABSENCE DE CONCORDANCE SYSTÉMATIQUE ET GÉNÉTIQUE CHEZ CHRYSOTRIBAX ET CHRYSOCARABUS

Mes expériences ont porté jusqu'ici sur 6 espèces de *Chrysotribax* et *Chrysocarabus* (*Punctato-auratus* Germ. et *Olympiae* Sel. n'ont pas été étudiés). Au point de vue de leur comportement génétique j'ai été amené, peut-être à titre provisoire, à classer ces 6 espèces en 3 groupes :

1° *Espèces amictiques* (1).

Elles ne se croisent avec aucune autre espèce. C'est le cas de *Solieri*. Ceci cadre bien avec son caractère endémique et son isolement dans une région périphérique.

2° *Espèces oligomictiques* (2).

Elles ne se croisent qu'avec une autre espèce. Il en est ainsi de *rutilans* qui, jusqu'à présent, n'a consenti à s'hybrider qu'avec *hispanus*.

3° *Espèces polymictiques* (3).

Elles se croisent avec plusieurs autres espèces. Tels sont *splendens*, *lineatus*, *hispanus*.

On s'aperçoit alors que le découpage systématique classique de ces espèces suivant 2 sous-genres ne correspond pas à leur cloisonnement génétique : C'est ainsi que *Chrysotribax hispanus* ne s'hybride pas seulement avec *rutilans*, classé comme lui dans le sous-genre *Chrysotribax*, il se croise aussi avec *splendens* et *lineatus* qui, eux, sont des *Chrysocarabus*. Par contre, *Chrysocarabus Solieri* a refusé jusqu'ici de se croiser même avec les autres *Chrysocarabus*. De nouvelles expériences permettraient peut-être d'aménager une systématique différente, conciliant les caractères anatomiques et les rapports génétiques.

D. — DISPROPORTION NUMÉRIQUE DES SEXES
CHEZ LES HYBRIDES D'ÉLEVAGE

Elle ressort de mes résultats, concordants avec ceux de RAYNAUD et de FRADOIS. Dans l'ensemble, le nombre de femelles est nettement plus élevé. Cette disproportion semble devoir être mise sur le compte d'une plus grande instabilité génétique chez le sexe mâle en raison de sa nature hétéro gamétique. Cette précarité génétique des mâles hybrides me permettra peut-être prochainement de vérifier directement la règle de HÅLDANE selon laquelle lorsqu'un hybride est stérile dans un sexe et fertile dans l'autre, c'est le sexe hétérogamétique qui est stérile.

E. — LA QUESTION DE LA LUXURIANCE

Jusqu'à présent la luxuriance des hybrides ne s'est pas affirmée de façon bien ostensible au point de vue de la taille sauf chez quelques bâtards interraciaux. Il est curieux de constater que l'inverse de la luxuriance semble se réaliser dans le croisement intersubgénérique ♀ *lineatus* ×

(1) Du grec a : sans, et mictos : qui ne se mêle pas.

(2) Du grec oligos : peu, et mictos.

(3) Du grec polus : plusieurs, et mictos.

♂ *hispanus*. Cependant, un supplément de vigueur des hybrides semble se manifester au point de vue physiologique. La longévité remarquable de la femelle hybride issue du croisement ♀ *hispanus* × ♂ *splendens* dont il est parlé plus haut, sa faculté de pondre durant sa seconde année d'existence, paraissent en être un bon exemple. Un plus abondant matériel est indispensable pour serrer de plus près cette question de la luxuriance.

F. — LA QUESTION DE LA DOMINANCE

Chez les Carabes étudiés elle se présente sous deux aspects.

1° *Dominance absolue.*

Elle est rarement réalisée (achétisme du prébasilaire, feutrage aux 4 articles des tarsi antérieurs des mâles).

2° *Dominance incomplète.*

Elle se gradue depuis la *dominance presque absolue* (bicolorisme) jusqu'à l'*absence de dominance* (forme de l'article terminal des palpes labiaux, du pronotum, de l'apex du pénis etc...) en passant par des *dominances atténuées* (ponctuation du pronotum, échancrures antennaires, etc...). La plupart des caractères, aussi bien de coloration que de forme et de sculpture semblent lui obéir. C'est ce qui explique que ces hybrides présentent surtout une mosaïque de caractères parentaux affaiblis, résultat prévisible dans ces cas, parfois complexes, de polyhybridisme.

Laboratoire de Zoologie du Pr. O. TUZET
Faculté des Sciences Montpellier

BIBLIOGRAPHIE

- BARTHE (E.), 1909. — Tableaux analytiques des Coléoptères de la faune franco-rhénane. Fam. II. Carabidae. *Miscell. Entomol.* vol. XVI-XXVI.
- BREUNING (St.), 1932-1937. — Monographie der Gattung *Carabus* L. *Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren*. Troppau, p. 1034-1058, 1443-1487.
- COUSIN (G.), 1941. — Étude expérimentale et quantitative de l'hérédité interspécifique. Transmission de la forme et de ses potentialités évolutives. Croisement *Gryllus campestris* L. × *Gr. bimaculatus* de Geer. *Mém. Acad. Sc. T.* 64, 1940, p. 1-213.
- CUÉNOT (L.), 1936. — L'Espèce. *Encyclop. Scientif.* G. Doin et C^{ie} Paris, p. 10-310.
- FRADOIS (H.), 1943. — Contribution à l'étude des hybrides d'élevage du genre *Carabus* L. *Miscell. Entomol.*, vol. XL, p. 86-88.
- FRADOIS (H.), 1944. — Contribution à l'étude des hybrides d'élevage du genre *Carabus*. *Bull. Soc. Ent. Fr.* n° 10, p. 127-130.

- GALIBERT (H.), 1932. — Dix-huit années de chasse aux Coléoptères dans le Bassin de l'Agout (Tarn). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, T. 63, p. 34-62.
- GUYÉNOT (E.), 1948. — L'Hérédité. *Encyclop. Scientif.* G. Doin et C^{ie} Paris, p. 9-720.
- GUYÉNOT (E.), 1950. — La variation. *Encyclop. Scientif.* G. Doin et C^{ie} Paris, p. 5-630.
- JEANNEL (D^r R.), 1942. — Faune de France. 39 et 40. Coléoptères Carabiques. Paris, *Paul Lechevallier*, p. 146-162.
- DE LAPOUGE (G. Vacher), 1913-1927. — Carabes nouveaux ou mal connus. *Miscell. Entomol.*, vol. XXI-XXXIII, p. 6-7
- LE MOULT (E.), 1944. — Les *Chrysocarabus* cités par JEANNEL, *Miscell. Entomol.* vol. XLI, p. 77-89.
- MAYET (Valéry), 1898. — Sur un hybride de *Carabus rutilans* Dej. et *C. hispanus* F. *Bull. Soc. Ent. France*, p. 136.
- OBERTHÜR (R.), 1898. — Note sur un prétendu hybride de *Carabus rutilans* Dej. et de *C. hispanus* F. *Bull. Soc. Ent. France*, p. 242.
- OLIER (J.), 1943. — Les Coléoptères Carabiques de JEANNEL. *Miscell. Entomol.*, vol. XL, p. 61-66.
- OLIER (J.), 1945. — Les Carabes de la Montagne Noire. *Miscell. Entomol.*, Vol. XLII, p. 16-19.
- RAYNAUD (P.), 1936-1938. — Hybrides d'élevage de *Carabus* L. *Miscell. Entomol.*, Vol. XXXVII, n^{os} 5 et 12, et vol XXXIX n^o 1, p. 1-34.
- RAYNAUD (P.), 1943. — Carabes nouveaux. *Miscell. Entomol.*, Vol. XL, p. 88-89.

Reçu le 27 janvier 1957

UNE OPHIURE NOUVELLE DE MÉDITERRANÉE :

AMPHIURA APICULA nov. sp.

par Gustave CHERBONNIER

Lors de mon séjour au Laboratoire Arago de Banyuls, en juillet et août 1956, je me suis consacré à la récolte et à l'étude des Echinodermes de la région. C'est ainsi qu'il m'a été donné de draguer, au Cap l'Abeille et au Cap Oullestreil, six exemplaires d'une Ophiure nouvelle pour la science : *Amphiura apicula* nov. sp., que je décris ci-dessous.

AMPHIURA APICULA nov. sp.

(fig. 1, 2, 3 A, B, C, D, E)

Banyuls, Cap l'Abeille, le 16 août 1956, dragage, fonds coralligènes, prof. 30-35 mètres, 1 holotype; Cap Oullestreil, le 25 août 1956, dragage, fonds d'algues, prof. 15 mètres, cinq syntypes.

L'holotype, de couleur marron très clair, est de petite taille puisque son disque ne mesure que trois millimètres de diamètre. Les bras atteignent 20 à 25 mm de longueur; ils sont fins, délicats, et s'amincissent progressivement pour devenir très fins à leur extrémité.

La face dorsale du disque est couverte de plaques très imbriquées, les unes grandes, les autres bien plus petites; on distingue parmi elles une petite centro-dorsale (fig. 1). Les boucliers radiaux dépassent la moitié du rayon du disque; ils sont subrectangulaires, quatre fois plus longs que larges, et sont séparés sur la totalité de leur longueur, ou simplement sur les trois-quarts ou les sept-huitièmes de celle-ci, par de grandes plaques allongées. La première plaque brachiale dorsale est ovoïde, plus longue que large; les suivantes s'élargissent progressivement, leur bord proximal devient triangulaire, leur bord distal restant arrondi; puis, les plaques

tendent à devenir vaguement hexagonales (fig. 3, D); toutes restent contiguës sur une partie de la longueur des bras, mais elles se séparent brusquement à partir du trentième article (fig. 3, E); une bordure finement denticulée marque leurs faces latérales et leur bord distal.

La face ventrale du disque (fig. 2) est couverte de plaques imbriquées bien plus petites que celles de la face dorsale. La papille buccale externe triangulaire ou carrée, paraît souvent armée de très petits spinules. Les boucliers buccaux sont losangiques, à angles arrondis, un peu plus larges que longs. Les plaques adorales, très élargies distalement, ne se touchent pas proximalelement. Les fentes génitales, bien visibles, restent pourtant très étroites. Les plaques brachiales ventrales ont leurs côtés concaves et leur bord distal fortement échancré, sauf à partir du trente-deuxième article où il devient presque droit. L'unique écaille tentaculaire, très grande, recouvre complètement le pore tentaculaire.

Les premières plaques brachiales latérales portent cinq piquants dont le premier ventral dépasse un peu la longueur de l'article; les deux suivants sont presque deux fois plus courts, le quatrième égale l'article et le cinquième redevient de la taille des deuxième et troisième piquants. Les bords de ces piquants sont très finement denticulés et leur sommet, à part celui du cinquième piquant qui est triangulaire, se termine par deux ou trois petites pointes aiguës.

Les cinq échantillons du Cap Oullestreil sont de couleur marron foncé; le disque du plus petit mesure 2,5 mm de diamètre, celui du plus grand 3,5 mm; la longueur des bras varie de 18 à 25 mm. L'ornementation

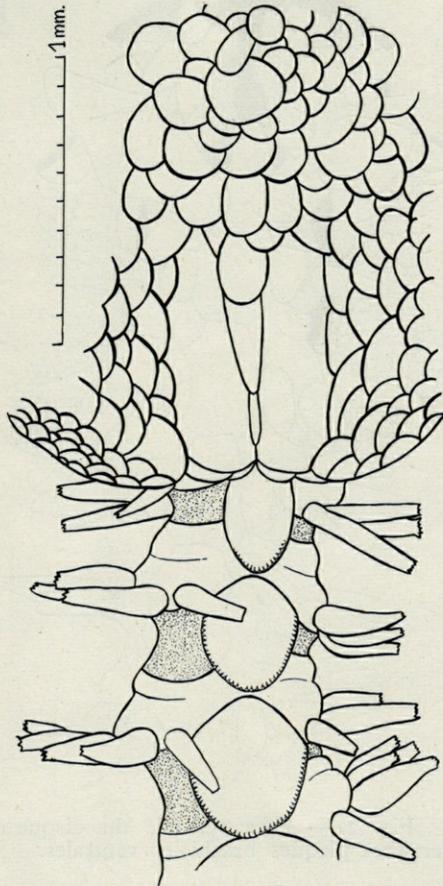


Fig. 1. — Face dorsale du disque et premières plaques brachiales dorsales.

dorsale du disque est identique à celle de l'holotype; sur tous, on distingue une très nette centro-dorsale et les boucliers radiaires présentent, suivant les radius considérés, les mêmes variations de contiguïté. La régression du nombre de piquants brachiaux et la séparation des plaques brachiales

dorsales se produisent plus rapidement chez les petits exemplaires que chez les autres syntypes où l'on retrouve les mêmes caractères que ceux constatés chez l'holotype.

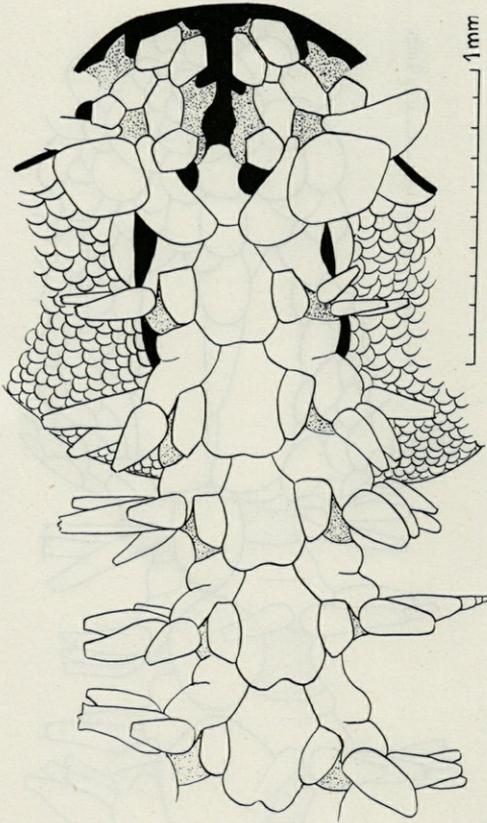


Fig. 2. — Face ventrale du disque et premières plaques brachiales ventrales.

Rapports et différences.

Trois espèces d'*Amphiura* habitent la méditerranée : *A. chiajei* Forbes, dont les bras portent cinq piquants et deux écailles tentaculaires; *A. filiformis* O. F. Müller et sa variété *adriatica* Kolosvary, qui sont totalement dépourvues d'écaille tentaculaire; *A. mediterranea* Lyman, à bras armés de sept à huit piquants et dont les pores tentaculaires sont fermés par deux écailles. Notre *Amphiura* de Banyuls ne saurait être assimilée à aucune d'elles.

Depuis les Côtes de Norvège jusqu'à celles de l'Angola, seulement quatre espèces d'*Amphiura* possèdent une seule écaille tentaculaire : *A. grandisquama* Lyman et sa variété *guineensis* Mortensen, dont le premier piquant brachial est très long et recourbé en lame de sabre; *A. capensis* Ljungman, à bras armés de six à huit piquants aplatis; *A. iris* Lyman, a quatre piquants brachiaux et *A. josephinae* Ljungman, qui en possède cinq. C'est de cette dernière espèce, draguée par 288 mètres de profondeur sur Josephina Bank, que se rapproche le plus *Amphiura apicula*. Mais elle s'en éloigne par la forme de ses boucliers buccaux, de

ses plaques brachiales dorsales et ventrales et par l'ornementation dorsale de son disque. On ne peut tabler sur les différences de profondeur, car il n'est pas certain qu'on ne trouvera pas un jour *A. apicula* bien au-dessous de 35 mètres.

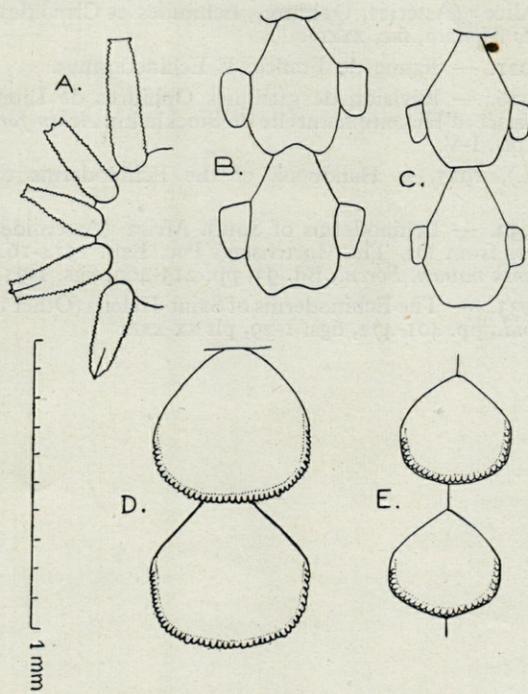


Fig. 3. — A, piquants des premières plaques latérales, le plus long étant le 1^{er} piquant ventral; B, 15^e et 16^e plaques brachiales ventrales; C, 32^e et 33^e plaques brachiales ventrales; D, 13^e et 14^e plaques brachiales dorsales; E, 30^e et 31^e plaques brachiales dorsales.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- CLARK (A.-M.), 1955. — Echinodermata of the Gold Coast. *Journ. West African Sc. Assoc.*, I, 2, pp. 16-56, figs. 1-23, pl. II.
- KOLOSARY (G. von), 1937. — Die Echinodermen des Adriatischen Meeres. *Festschrift für Embrik Strand*, II, pp. 433-473, pls. XXIX-XXXVII.
- CLARK (H.-L.), 1915. — Catalogue of recent Ophiurans : based on the collection of the Museum of Comparative Zoölogy. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, XXV, 4, pp. 165-376, pls. 1-20.

- KOEHLER (R.). 1898. — Echinides et Ophiures provenant des Campagnes du Yacht l'Hirondelle (Golfe de Gascogne, Açores, Terre-Neuve). *Res. Camp. Scient. Prince Monaco*, fasc. xxxiv.
- 1906. — Ophiures. *Exp. Scient. « Travailleur » et « Talisman »* pendant les années 1880-1883, pp. 245-311, pls. xviii-xxi.
- 1909. — Echinodermes provenant des Campagnes du Yacht « Princesse-Alice » (Astéries, Ophiures, Echinides et Crinoïdes). *Res. Camp. Scient. Prince Monaco*, fac. xxxiv.
- 1921. — Faune de France. I. Echinodermes.
- 1926. — Révision de quelques Ophiures de Ljungman appartenant au Musée d'Histoire naturelle de Stockholm. *Arkiv för Zoologi*, xix, 2, pp. 1-29, pls. I-V.
- MORTENSEN (Th.), 1927. — Handbook of the Echinoderms of the British Isles.
- 1933. — Echinoderms of South Africa (Asteroidea and Ophiuroidea). Papers from Dr. Th. Mortensen's Pac. Exp. 1914-16. LXV. *Vidensk Med. fra Dansk naturh. Foren.*, Bd. 93, pp. 215-400, figs. 1-91, pls. viii-xix.
- 1933. — The Echinoderms of Saint-Helena (Other than Crinoids) *Ibid.* LXVI. *Ibid.*, pp. 401-472, figs. 1-29, pls xx-xxii.

COMPLÉMENTS A LA CONNAISSANCE
DU GENRE *VAGHIA* OUDEMANS.

VAGHIA SIMPLEX n. sp. (ACARIENS ORIBATES)

par J. TRAVÉ

Deux espèces du genre *Vaghia* Oudemans sont connues : *Vaghia stupendus* (Berlese 1916) type du genre proposé par OUDEMANS en 1917 et *Vaghia carinata* (TRAVÉ) décrit sous le nom de *Galumna carinata* (2, p. 537 à 550). Récemment F. GRANDJEAN a redécrit *V. stupendus* (BERLÈSE) (1, p. 173) et donné une diagnose du genre dans lequel il place *Galumna carinata*. Il cite une troisième espèce (1, p. 273) que j'avais citée (2, p. 549), et que je décris à présent sous le nom de *Vaghia simplex* n. sp.

Matériel étudié — Stations — Répartition.

Le matériel est varié, ceci grâce à l'amabilité de M. F. GRANDJEAN qui a bien voulu m'envoyer ses récoltes :

— Silleda (Espagne, Pontevedra) juin 1927; 7 exemplaires, (5 mâles, 2 femelles) provenant de 3 récoltes mélangées. Une de 5 exemplaires dans des mousses sur des pierres et du bois pourri dans un endroit humide; une de 1 exemplaire dans des mousses au bord d'un ruisseau; une de 1 exemplaire dans des mousses à terre, endroit sec.

— Dax (Landes) décembre 1932; Humus et feuilles pourries, à terre, au pied d'un arbre. (6 mâles, 4 femelles).

— Amélie-les-Bains (Pyrénées-Orientales), mai 1935; lichens et humus épais, sur un rocher au pied d'une falaise. Flanc du ravin Mondoni, altitude 400 m. (11 mâles, 8 femelles).

— Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), mai 1935; mousses avec un peu de lichens et des débris végétaux divers, sur un rocher très déclive, exposé au Nord (2 mâles, 1 femelle).

— Comme ces deux dernières mes propres récoltes sont limitées aux Pyrénées-Orientales.

— Corsavy (Pyrénées-Orientales) 16 août 1954; Mousses humides au sol à la lisière de la hêtraie. (1000 m. environ) (2 mâles 1 femelle).

— Corsavy (Pyrénées-Orientales), 27 février 1955 : Mousses humides au sol dans les chataigniers (750 m.) (1 mâle, 1 femelle).

— Corsavy (Pyrénées-Orientales), 14 juillet 1955; macrophytes, mousses, litière de feuilles dans la hêtraie (1.000 m) très humide (1 femelle).

— Corsavy (Pyrénées-Orientales), 24 juin 1956, sur un rocher nu, fissuré, dans la hêtraie (1.100 m) 4 mâles, 10 femelles).

— Banyuls-sur-Mer, (Pyrénées-Orientales), 17 juillet 1956; Hêtraie de la Massane, 650 m environ; sur un rocher, avec quelques mousses sèches (1 mâle, 1 femelle).

Dans toutes ces récoltes il n'a pas été trouvé de stases immatures ce qui est évidemment regrettable.

Ces récoltes nous montrent que *Vaghia simplex* vit de préférence dans les mousses mais qu'il peut se rencontrer également sur les rochers tout comme *Vaghia carinata*. Il n'est, jusqu'à présent, connu que de la région pyrénéenne, ou de régions peu éloignées comme la bordure Ouest des monts Cantabriques (Silleda) ou les Landes (Dax).

Le genre *Vaghia* est donc représenté par deux espèces pyrénéennes, *carinata* et *simplex*, et une espèce des Alpes méridionales Italiennes, *stupendus*.

Taille, couleur, téguments.

La longueur moyenne est de 750 μ pour les mâles et de 780 μ pour les femelles. Les populations sont d'ailleurs assez homogènes. Le plus petit mâle (695 μ) et la plus petite femelle (740 μ) se trouvaient dans la récolte sur rocher à Corsavy. Par contre les exemplaires de Silleda sont très grands, 900 μ pour un mâle et 1030 μ pour une femelle. Pour une récolte donnée les femelles sont toujours plus grandes que les mâles, ce qui est fréquent chez les *Galummidae*.

Forme habituelle des *Galummidae*, couleur variant suivant les individus et les populations du jaune orangé au brun rouge. Le propodosoma est toujours plus clair. Les aires poreuses et la porosité additionnelle des mâles sont nettement visibles au faible grossissement sur les exemplaires non éclaircis, ce qui permet de séparer les sexes.

La surface du corps est brillante en lumière réfléchie, et on y distingue une microsculpture bien définie. A l'examen microscopique cette microsculpture est nette quand la surface est vue obliquement, sur le notogaster et la face ventrale. Elle consiste en de petites dépressions séparées par des intervalles de diamètre égal. Cette microsculpture manque sur le prodorsum. Une mince couche de cerotégument couvre la région pleurale comprise entre la base de l'aile et les acetabula.

La ponctuation de porosité générale est nette sur le notogaster, la face ventrale et latérale, effacée sur le prodorsum.

Prodorsum (fig. 1 A, 1 B, 1 C)

Les poils *in*, *la*, et *ro* sont comme chez *V. carinata*. *In* est assez épais et barbelé, *la* et *ro* fins et faiblement barbelés. Le sensillus est recourbé vers l'arrière, terminé par un fuseau pointu et peu épais recouvert de barbules espacées.

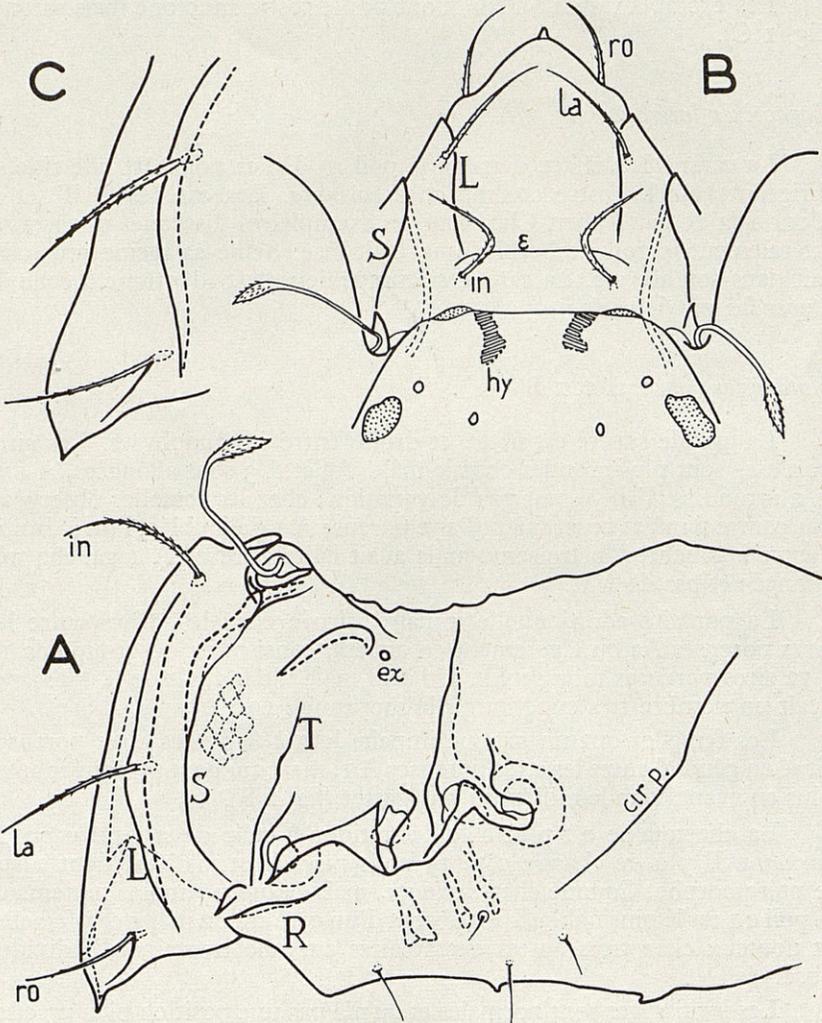


Fig. 1. — *Vaghia simplex* n. sp. — A, vue latérale sans les pattes, le notogaster et les pteromorphes ($\times 185$). — B, Prodorsum vu dorsalement, ($\times 145$). — C, Vue latérale du rostre d'un exemplaire de *Silleda*, ($\times 185$).

Les aires poreuses dorsosejugales et bothridiques sont bien visibles et se présentent comme chez *stupendus* ou *carinata*.

La carène L est accentuée. Elle n'atteint pas le poil *in* et n'est jamais bifurquée comme chez *stupendus*. La ligne ϵ existe. Le rostre est nettement mucroné et le mucron est toujours visible, quand il existe, dans l'orientation dorsale (fig. 1 B).

Les exemplaires de Silleda n'ont pas le rostre mucroné mais arrondi (fig. 1 C).

Caractères latéraux (fig. 1 A.)

La carène L s'efface derrière le poil *ro*. De ce poil part une ride se dirigeant vers le rostre comme chez *carinata*. Les carènes S, T, et R n'ont rien de particulier. Chez tous les exemplaires disséqués et observés latéralement le poil exobothridique était rasé. Seule sa racine apparaissait dans son alvéole. La carène circumpédieuse est identique à celle de *stupendus* ou de *carinata*.

Notogaster (fig. 2 A et 2 B)

La grande suture est nette, et droite entre les apophyses. Les aires poreuses sont plus grandes chez le mâle. Aa et A 3 sont allongées, A 1 et A 2 arrondies. Il n'y avait pas de variations chez les femelles observées, par contre 2 mâles possédaient l'aire poreuse A 1 dédoublée, l'un à droite, l'autre à gauche. Un troisième mâle avait l'aire poreuse A 1 gauche très allongée et pas de A 2.

La porosité additionnelle impaire, située chez les mâles entre les aires poreuses Aa ou légèrement en arrière, consiste en un groupe de 10 à 12 aires poreuses minuscules. Un seul mâle, de la forêt de la Massane, avait un nombre très supérieur à la moyenne : 29.

Les femelles ont un groupe impair de 2 à 8 petites aires poreuses situé en général entre les aires poreuses A 1, mais qui peut se trouver aussi plus en avant, vers le milieu du notogaster (fig. 2 B).

La chaetotaxie est tout à fait identique à celle de *stupendus* ou de *carinata*. Il y a de chaque côté 15 poils rasés bien visibles, dont 2 sur le ptéromorphe. Comme chez *carinata*, mais beaucoup moins nettement, le poil c 1 est le plus faible. Il est absent d'un côté chez 2 mâles et 1 femelle, et douteux chez trois autres exemplaires sur une trentaine d'individus observés.

Les lyrifissures sont normales et *im* n'a pas une position bien précise. L'ouverture de la glande latéro abdominale est placée près de A 1 et de *im*. Les ptéromorphes ne présentent rien de particulier, et les 2 poils rasés sont voisins l'un de l'autre et placés comme chez les 2 autres espèces

du genre. Il n'y a pas de côtes au notogaster comme chez *stupendus* ni de carènes postérieures comme chez *stupendus* et *carinata*. On peut seulement voir chez certains exemplaires un léger sillon entre les aires poreuses A 3, mais ce n'est pas le cas général. Ce caractère permet donc de distinguer très facilement les 3 espèces.

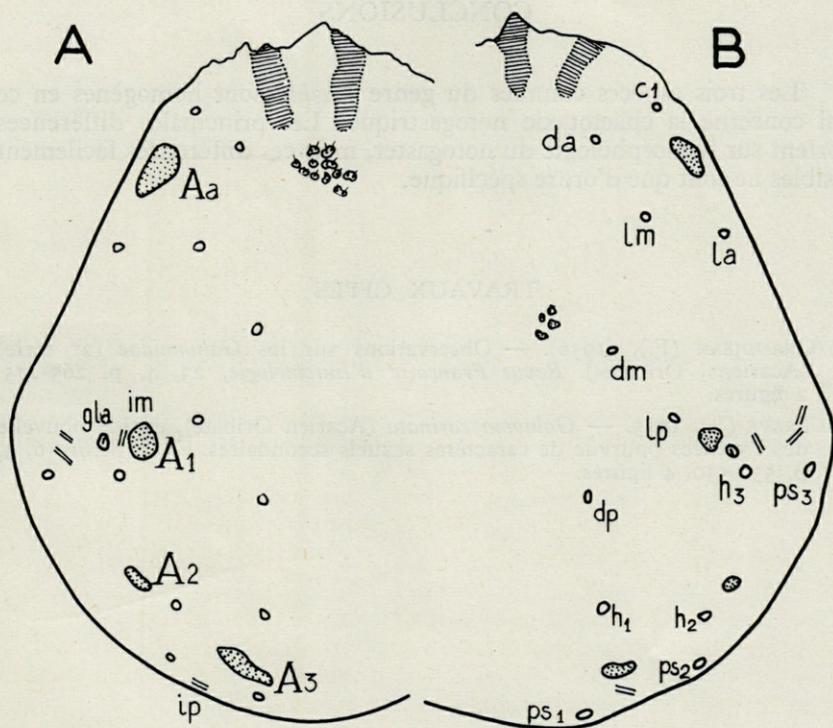


Fig. 2. — *Vaghia simplex* n. sp. — Notogasters séparés par dissection, vus dorsalement ($\times 145$). — A, mâle. — B, femelle.

Région Ventrale de l'*Hysterosoma* — *Gnathosoma* — Pattes

La région épimerique, de chaque côté, a les 4 poils habituels aux *Galumnidae*.

Les 6 poils génitaux sur chaque volet génital sont disposés comme chez *carinata* et *stupendus*, seuls les 2 poils antérieurs étant en ligne transversale. L'aire poreuse postanale est comme chez *carinata*. Sa longueur est assez variable. Elle est en général égale à la moitié de la largeur

du trou anal mais peut presque atteindre la largeur de ce trou chez certains exemplaires. Ventralement les 3 espèces sont donc pratiquement identiques. Il en est de même pour le gnathosoma. Les pattes n'ont rien de particulier. Le solenidion III est de longueur égale au solenidion IV.

CONCLUSIONS

Les trois espèces connues du genre *Vaghia* sont homogènes en ce qui concerne la chaetotaxie notogastrique. Les principales différences portent sur la morphologie du notogaster, mais ces différences facilement visibles ne sont que d'ordre spécifique.

TRAVAUX CITÉS

- (1) GRANDJEAN (F.), (1956). — Observations sur les *Galumnidae* (2^e série) (Acariens, Oribates). *Revue Française d'Entomologie*, 23, 4, p. 265-275, 2 figures.
- (2) TRAVÉ (J.), 1955. — *Galumna carinata* (Acarien Oribate), espèce nouvelle des Pyrénées pourvue de caractères sexuels secondaires. *Vie et Milieu* 6, 4, p. 537-550, 4 figures.

DESCRIPTION D'UNE ESPÈCE NOUVELLE
DE *TEGENARIA* ET REMARQUES SUR
TEGENARIA SAEVA BLACK
ET *ATRICA* C. KOCH
(ARANEAE, AGELENIDAE)

par Ed. DRESCO

Grottes visitées. — Au cours d'un voyage biospéologique, au mois d'août 1955, avec mes collègues et amis L. DEROUET et J. NÈGRE, nous avons visité quelques grottes dans les Pyrénées-Orientales. La grotte Cova Bastera, à Villefranche de Conflent, publiée par ailleurs par JEANNEL (9, p. 335), se trouve simplement séparée de la ville par la route; elle est fermée et visitée sur demande; très anciennement connue, nous pensons que c'est là la grotte citée par SIMON sous le nom de Grotte de Villefranche (15). Une autre grotte voisine, la Grotte des Chauve-Souris (Grotte de l'Ours) a été découverte plus récemment et n'est pas encore publiée; elle est située à flanc de montagne, et son entrée est voisine d'un regard de la Cova Bastera sur l'extérieur. Cette grotte a une entrée et une sortie, situées sur le même versant, et était peuplée, lors de notre visite, de nombreux essaims de Chauves-Souris.

Nous avons également visité la Grotte de Pouade (comm. de Banyuls sur Mer, cant. d'Argelès sur Mer).

Nous avons capturé des araignées dans ces trois grottes et ce sont les espèces du genre *Tegenaria* qui font l'objet de la présente note; nous donnons ci-après la description de *Tegenaria deroueti* sp. nov., des remarques ou précisions concernant *T. antrorum* Sim., *T. saeva* Black et *T. atrica* C. Koch. Un tableau résume les caractéristiques du matériel capturé.

Remarques sur Tegenaria antrorum SIM.

SIMON, en 1916 (15), décrit en quelques lignes *Tegenaria antrorum* (♀); il la place dans le groupe *T. armigera* SIM. et la signale voisine de *T. racovitzai* Sim. FAGE, en 1931 (8), figure l'épiguine, l'indique également du groupe *T. armigera*, et cite du même groupe une autre espèce non cavernicole *T. oribata* SIM.

SIMON, en 1875 (14), avait publié les espèces françaises du genre *Tegenaria* et les avait séparées en groupes; le tableau des groupes n'avait pas été donné, mais chacun d'eux était précédé des caractères propres au dit groupe; en 1937, SIMON maintient la division en groupes mais l'ordre en est changé (16).

Le premier groupe renferme trois espèces :

armigera, de Corse (16) et de Sardaigne (13), *oribata*, des Pyrénées Orientales, et *antrorum*, de la Grotte de Villefranche (P. O.).

Le ♂ *T. antrorum* n'est pas connu; dans les différents caractères donnés pour caractériser cette espèce, le nombre des dents à la marge inférieure des chélicères n'est indiqué dans aucun des travaux cités. La station type de cette espèce, la Grotte de Villefranche que nous identifions avec Cova Bastera, était donc, jusqu'à ce jour, la seule station connue de *T. antrorum* SIM. et seulement par la ♀; nous avons capturé, dans cette grotte, un ♂ adulte que nous pensions devoir rattacher à l'espèce; il n'en est rien : ce ♂ est effectivement une espèce nouvelle, *Tegenaria deroueti*, que nous décrivons plus loin.

T. antrorum ♀ a été pris par nous dans la Grotte des Chauves-Souris (voir plus haut); c'est une nouvelle station, mais de peu d'intérêt biogéographique car, comme nous venons de le signaler, cette grotte est très voisine de Cova Bastera, s'ouvre sur le même versant, et fait partie du même massif; il se peut d'ailleurs que ces deux grottes soient en communication par des failles : un relevé topographique de ces deux cavités permettrait peut-être d'en trouver la liaison.

Les mensurations de cette araignée figurent dans notre tableau; nous avons également figuré la marge inférieure des chélicères (armées de cinq ou six dents, sensiblement égales et sensiblement équidistantes).

Tegenaria deroueti sp. nov.

Matériel. — 1 ♂, capturé le 7 août 1955, dans la grotte Cova Bastera, comm. et cant. de Villefranche de Conflent, dép. des Pyr. Orient., (capt. DEROUET, DRESKO et NÈGRE).

Description. — Céphalothorax, sternum et appendices fauve rouge; chélicères brun rouge, abdomen grisâtre, avec des chevrons noirs. — Yeux égaux, les M. P. légèrement plus petits, les P. écartés entre eux d'une distance égale à environ le diamètre des L.; les A. écartés d'un demi-diamètre;

distance des A. aux P. égale à environ un demi-diamètre. Les A. vus en avant, en ligne procurvée, la base des M. à la hauteur de la ligne des centres des L.; les P. vus en-dessus, en ligne procurvée, la base des M. à la hauteur de la ligne des centres des L. — Hauteur du bandeau égale à la longueur de l'aire oculaire. — Chélicères convexes à la base, garnies de nombreux et robustes crins fauves; leur marge inférieure armée, sur toute la longueur, d'une rangée de 9 dents équidistantes, les apicales égales, les trois basales plus petites, plus rapprochées et de taille croissante vers l'apex; la marge supérieure armée de 3 dents proximales, la médiane plus

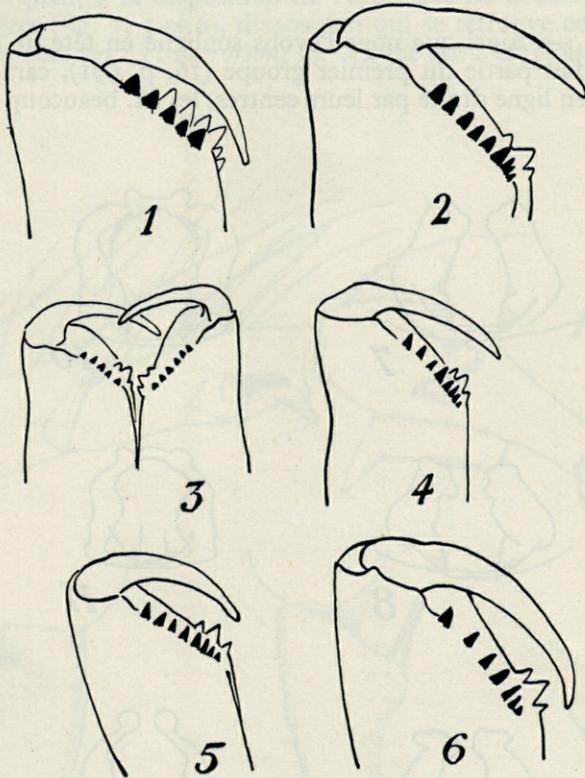


Fig. 1. — *T. sp.*, ♂ subad., Cova Bastera, marge inf. de chélicère, × 40.
Fig. 2. — *T. deroueti* sp. nov., ♂, Cova Bastera, d^o.
Fig. 3. — *T. antrorum* Sim., ♀, Grotte des Chauves-Souris, d^o.
Fig. 4. — *T. sp.*, ♂ subad., Grotte de Pouade, d^o.
Fig. 5. — *T. atrica* C. K., ♂, Carr. Mont Avrelot, d^o.
Fig. 6. — *T. saeva* Black., ♂, Recloses, d^o.

grande (fig. 2). — Pattes très longues: Fémur I, long. 12,3 mm; pattes IV presque trois fois plus longues que le corps, Tibia beaucoup plus long que le céphalothorax. — Filières supérieures grisâtres; article terminal (1,32 mm) une fois et demie plus long que le basal (0,9), cylindrique, acuminé à l'apex, plus étroit (0,27) à la base que ce dernier (0,36). — Patte-mâchoire fauve rougeâtre; tous les articles garnis d'épines longues et sinuées et de longs crins sinués; tibia muni d'une apophyse externe portée par une protubérance de l'article, et d'une apophyse apicale externe lamelleuse.

♀. — Inconnue.

Affinités. — Ainsi que nous l'avons souligné en tête de cette note, *T. antrorum* fait partie du premier groupe (16, p. 991), caractérisé par « les yeux A. en ligne droite par leurs centres, les M. beaucoup plus petits

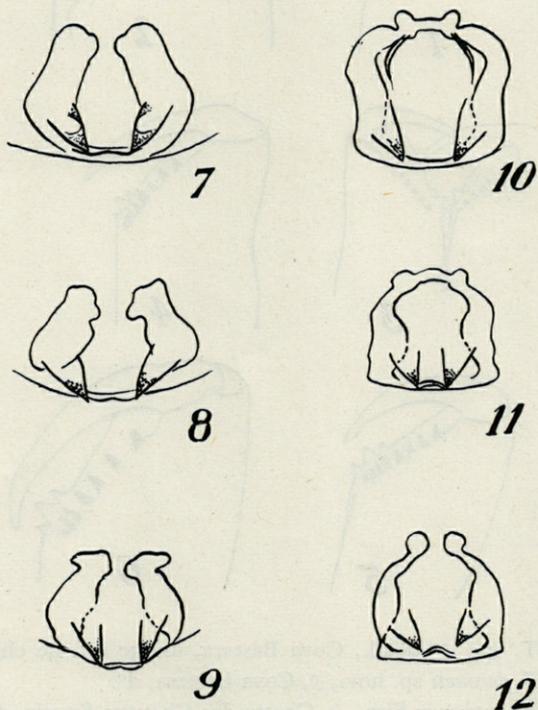


Fig. 7, 8 et 9. — *T. saeva* Black., ♀, vulva, P. M. n° 167, 166, 173.

Fig. 10, 11 et 12. — *T. atrica* C. K., ♀, vulva, P. M. n° 177, 160, 163.

que les L.; les yeux P. vus en dessus en ligne légèrement récurvée (rarement droite); les filières blanc testacé, article apical des supérieures un peu plus court que le basal; patella de la patte-mâchoire du mâle mutique ».

Tegenaria deroueti est différent par son groupe oculaire, par ses filières dont l'article apical est plus long que le basal, et l'étude de la patte-mâchoire nous incite à le faire figurer dans le sixième groupe, comprenant *T. atrica* et *T. saeva*. Il y a lieu de remarquer également l'homogénéité du groupe quant à la disposition de l'armature de la marge supérieure des chélicères (fig. 2, 5 et 6), disposition qui se retrouve cependant dans d'autres espèces (ex. *T. antrorum*, fig. 3), ou qui s'en éloigne nettement (fig. 1).

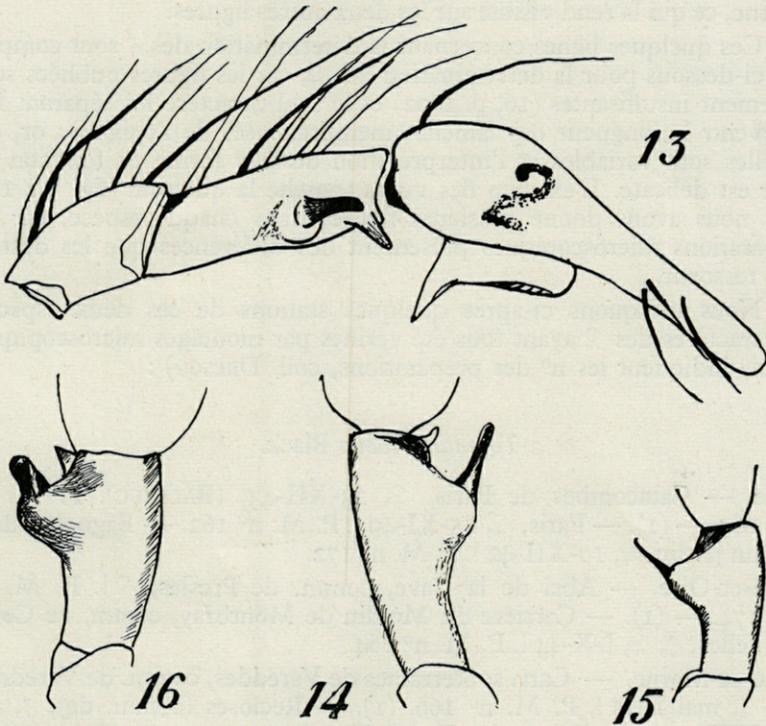


Fig. 13. — *T. deroueti* sp. nov., ♂, p. m., vue ext.

Fig. 14. — d^o, tibia p. m., vue par dessus.

Fig. 15. — *T. atrica* C. K. ♂ tibia p. m., d^o.

Fig. 16. — *T. saeva* Black., ♂, tibia p. m., d^o.

Remarque sur T. saeva Black. et T. atrica C. Koch.

Les tibias des pattes-mâchoires de ces deux espèces et de *T. deroueti* sont remarquablement voisins et nous avons cru bon de compléter par des dessins *vus par-dessus* les dessins de tibias publiés par SIMON (16, p. 1002) donnant les tibias *vus de profil*, car, si la figure de *T. saeva* montre bien la troncature apicale en biseau, la figure de *T. atrica* ne montre pas du tout le très petit crochet signalé dans le texte.

MULLER et SCHENKEL (II, taf. XIII), de LESSERT (10, p. 458), ont figuré parfaitement ce petit crochet, leur description est celle de *T. larva*, synonyme de *T. atrica* ; dans la figure de de LESSERT, vue légèrement de côté, on aperçoit l'apophyse lamelleuse apicale. Dans notre figure, l'article étant vu perpendiculairement, cette apophyse n'apparaît pas, parce que sa direction est tangentielle au bord externe latéral de l'article ; dans les deux autres espèces, cette apophyse a une direction légèrement externe, ce qui la rend visible sur les deux autres figures.

Ces quelques lignes concernant la détermination des ♂ sont complétées ci-dessous pour la détermination des ♀, car les figures publiées sont nettement insuffisantes (16, p. 1002) et le seul caractère les séparant fait intervenir la longueur des lamelles membraneuses de l'épigyne ; or, ces lamelles sont variables et l'interprétation de leur forme en fonction du texte est délicate. L'examen des vulva tranche la question (fig. 7 à 12) ; mais nous avons donné plusieurs figures dans chaque espèce, car les préparations microscopiques présentent des différences que les dessins font ressortir.

Nous indiquons ci-après quelques stations de ces deux espèces, les caractères des ♀ ayant tous été vérifiés par montages microscopiques (les n° indiquent les n° des préparations, coll. DRESKO) :

Tegenaria saeva Black.

Seine. — Catacombes de Paris, ♀, 23-XII-43, (BALAZUC). P. M. n° 167. — (1). — Paris, ♀, 15-XI-49 !. P. M. n° 162. — Bagnolet, dans un jardin, ♀, 10-XII-42 !. P. M. n° 172.

Seine-et-Oise. — Abri de la Cave, comm. de Presles, ♀ !. P. M. n° 174. — (1). — Carrière du Moulin de Montbray, comm. de Courcelles, ♂, ♀, I-X-44 !. P. M. n° 164.

Seine-et-Marne. — Carr. souterraines de Varedes, comm. de Varedes, ♀, mai 1945 !. P. M. n° 166. (1). — Recloses (comm. de), ♂, 28-VIII-55 !. — Grotte des Deux Chambres, comm. de Recloses, ♀, 17-I-49 !. P. M. n° 161. — Cuvier, forêt de Fontainebleau, ♀, 29-VI-41 !. P. M. n° 165. — Sablière de Bourron, ♀, 4-III-50 !. P. M. n° 173.

TABLEAU DES CARACTÉRISTIQUES DES TEGENARIA CAPTURÉES DANS LES GROTTES
CITÉES DES PYRÉNÉES-ORIENTALES.

| Age | Cavité | long. fém. | Céphalo. | | dents marge inf. | Conclusions | Fig. |
|----------|------------------------|---------------|----------|-------|------------------------|---------------------|------------|
| | | | larg. | long. | | | |
| ♀ | Gr. des Chauves Souris | 4,23 | 2,46 | 3,61 | 6 | = antrorum Sim. | 3 |
| ♂ | Cova Bastera | 12,3 | 4,85 | 7 | 9 | = deroueti sp. nov. | 2,13 14 |
| ♂ subad. | — | 12,3 | 4,77 | 6,7 | 5 | ? | 1 |
| non ad. | — | 9,61 | 4,61 | 7 | 4 | ? | |
| ♂ subad. | — | 3,27 | 1,92 | 2,7 | 4 | = antrorum ? | |
| juv. | — | 3,7 | 2,3 | 3,1 | — | — | |
| — | — | 3,3 | 2,0 | 2,7 | — | — | |
| — | — | 2,7 | 1,7 | 2,3 | — | — | |
| — | — | 1,8 | 1,2 | 1,7 | — | — | |
| — | — | 3,1 | 1,9 | 2,7 | — | — | |
| — | — | 2,5 | 1,5 | 2,1 | — | — | |
| — | — | 1,8 | 1,2 | 1,7 | — | — | |
| ♂ subad. | Pouade | 6,5 | 3,3 | 4,6 | 8 | ? | |
| non ad. | — | 6,5 | 4 | 5,5 | 8 | ? | 4 |

Tegenaria atrica C. K.

- Yonne. — Carrière du Mont Avrelot, comm. de Saint-Florentin, ♂, 6 ♀, II-XI-49 !. P. M. n° 163. (7).
- Côte d'Or. — Grotte de Bèze, comm. de Bèze, cant. de Mirebeau, ♀, 14-III-54 !. P. M. n° 171.
- Ariège. — Grotte de Calamès, comm. de Bédéilhac, cant. de Tarascon, ♀, 12-VI-51, (THÉODORIDÈS). P. M. n° 170.
- Ardèche. — Grotte de Voidon, comm. de Grospierres, cant. de Joyeuse, ♀, 3-VIII-51, (BALAZUC). P. M. n° 168. (2).
- Pyrénées-Orientales. — Gorges de Caranca, près de Thuès-entre-Vals, cant. d'Olette, ♂, ♀, 7-VIII-55 !. P. M. n° 160. — Grotte d'Ultrera, comm. de Sorède, cant. d'Argelès-sur-Mer, ♀, 1 non ad., 8-XII-56, (DANOY et TRAVÉ). P. M. n° 177. — Grotte du Coral de la Cabra, comm. de Céret, cant. d'Argelès-sur-Mer, ♀, 26-XI-55, (TRAVÉ). P. M. n° 176.
- Suisse. — Grotte de Vugelles, comm. de Vugelles, cant. de Vaud, ♀, 8-XI-53, (STRINATI). P. M. n° 169.

Remarques sur les Tegenaria des trois grottes visitées

Le tableau et les figures publiés nous donnent un aperçu des caractéristiques des *Tegenaria* capturées. Elles font partie de plusieurs groupes, et elles se différencient par le nombre des dents à la marge inférieure des chélicères, par la disposition et le nombre des dents à la marge supérieure, par les mensurations des fémurs et des céphalo thorax.

Malgré la présence d'animaux non adultes, nous pouvons tirer quelques conclusions qui serviront de directives dans les recherches ultérieures sur le terrain; nous avons donc, concernant chaque grotte :

Grotte Cova Bastera. — Constitue la station type de *T. antrorum* SIM., ♂ inconnu, à rechercher. — Il en est de même pour *T. deroueti*, ♀ inconnue, à rechercher.

Parmi les *Tegenaria* non adultes capturées dans cette grotte, nous trouvons :

a) 1 ♂ subad. et 1 non ad., que nous ne pouvons identifier, et que nous ne pouvons rattacher au groupe « *atrica-saeva-deroueti* » à cause de la disposition des dents de la marge supérieure des chélicères et du nombre de dents à la marge inférieure (fig. 1); les fémurs sont sensiblement de même longueur et l'ensemble des mensurations est remarquablement voisin de *T. deroueti*.

b) 8 individus non adultes, dont 1 ♂ subad. L'armature des marges inf. et sup. des chélicères, les mensurations, font penser à *T. antrorum*.

Des captures ultérieures d'individus adultes permettront de nommer ces deux dernières espèces.

Grotte des Chauves-Souris. — Nous y avons capturé *T. antrorum*, et les mêmes directives conviennent à ces deux grottes; elles sont voisines, dans le même massif, et il est fort possible qu'elles communiquent.

Grotte de Pouade. — 1 ♂ subad. et 1 non ad. ont été capturés; ils se rattachent à la même espèce, mais il est probable qu'ils font partie d'une espèce non citée ici; la taille du fémur 1, moyenne, l'éloigne de *T. deroueti* et des autres espèces citées; par contre, le nombre des dents à la marge inférieure fait penser au groupe « *atrica-saeva-deroueti* ».

Le genre Tegenaria dans les Pyrénées Orientales.

Le laboratoire Arago, de Banyuls-sur-Mer, possède un fichier de la faune du département; la partie « Araignées » a été établie par J. DENIS, lequel a beaucoup chassé dans les Pyrénées-Orientales (3, 4, 5 etc...); ce fichier nous donne les références suivantes, auxquelles nous avons ajouté les espèces signalées ou non dans la présente note.

T. ferruginea (Panzer). — Puig d'Olon. — Route de Montlouis aux Bouillouses, 1950 m, sous un rocher.

T. silvestris (L. Koch). — Amélie-les-Bains.

T. derhami (Scopl.) (= *T. domestica* (Cl.)). — Grotte A de las Palmes, comm. de Saint-Laurent de Cerdans. — Les Bouillouses, 2015 m, dans le chalet.

T. agresti (Walck.). — Amélie-les-Bains. — Prats de Mollo.

T. pallidula Sim. (= *T. corsica* Brems-Wolf). — Vernet-les-Bains. — Banyuls. — Amélie-les-Bains. — Montbolo. — Arles-sur-Tech. — Roc Saint-Sauveur. — Saint-Laurent-de-Cerdans. — Coustouges. — Prats de Mollo. — Forêt de la Massane.

Nous avons capturé cette espèce dans une carrière d'Onyx, Bois d'Eyne, comm. d'Eyne, cant. de Saillagouse, 6-VIII-55.

T. atrica C. Koch. — Massif du Canigou. — Vallée d'Eynes. — Vernet. — Banyuls. — Amélie-les-Bains. — Montbolo. — Arles-sur-Tech. — Roc Saint-Sauveur. — Saint-Laurent-de-Cerdans. — Puig Ferréol. — Can Pey. — Gorges de Caranca. — Grottes d'Ultrera et Grotte du Coral de la Cabra.

T. saeva Black. — Amélie-les-Bains.

T. antrorum Sim. — Grottes de Villefranche (Cova Bastera et Grotte des Chauves-Souris).

T. oribata Sim. — Canigou. — Banyuls. — Forêt de Sorède. — Forêt de Céret. — Amélie-les-Bains. — Arles-sur-Tech. — Prats-de-Mollo. La Preste.

T. picta Sim. — Vernet-les-Bains. — Amélie-les-Bains. — Palalda. — Arles-sur-Tech.

T. deroueti Dresco. — Grotte Cova Bastera.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) BALAZUC (J.), DRESCO (E.), HENROT (H.) et NÈGRE (J.) — Biologie des carrières souterraines de la région parisienne. *Vie et Milieu*, 11, 3., 1951.
- (2) BALAZUC (J.) et DRESCO (E.). — Araignées et Opilions des Grottes de l'Ardèche. *Notes biosp.*, VII., 1952.
- (3) DENIS (J.). — Araignées de quelques grottes des Pyrénées-Orientales. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*. LXIV, 11, 1932.
- (4) DENIS (J.). — Chasses Arachnologiques dans les Pyr. Orient. (Région de Banyuls-sur-Mer et Vallespir). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 78, 2^e trim, 1943.
- (5) DENIS (J.). — Araignées du Massif du Carlit (Pyr. Or.). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 87, 1/2., 1952.
- (6) DRESCO (E.). — Nouvelles observations sur les Araignées des grottes de Recloses. *Bull. Ass. Nat. Vall. du Loing.*, 1943.
- (7) DRESCO (E.). — Araignées capturées à Saint-Florentin (Yonne). — *L'entomologiste* VI, 6., 1950.
- (8) FAGE (L.). — Araneae, 5^e série., Biosp. LV. — *Arch. Zool. expér.*, 71, p. 210., 1931.
- (9) JEANNEL (R.) et RACOVITZA (E.-G.). — Énumération des grottes visitées (seconde série), Biosp. VI. — *Arch. Zool. expér.*, VI sér., VIII., 1908.
- (10) LESSERT (R. de). — Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Fasc. 3, Araignées. — *Mus. Hist. Nat. Genève*, 1910.
- (11) MULLER (Fr.) et SCHENKEL (E.). — Verzeichnis der Spinnen von Basel und Umgegend. *Verh. naturf. Ges. Basel*, 10, 1895.
- (12) ROEWER (C. Fr.). — Katalog der Araneae (supplém.), p. 25.
- (13) ROEWER (C. Fr.). — Cavernicole Arachniden aus Sardinien. — *Notes biosp.*, VIII, 1, 1953.
- (14) SIMON (E.). — Les Arachnides de France, II, 1875.
- (15) SIMON (E.). — Description de plusieurs espèces d'arachnides récemment découvertes en France (3^e note). *Bull. Soc. Ent. Fr.* (13), p. 211., 1916.
- (16) SIMON (E.). — Les Arachnides de France, VI, 5^e part. 1937.

GAUSS
OPALLE
GALLIARD
— IMPRIMERIE —
KONIGLICH

CAUSSE
GRAILLE
CASTELNAU
— IMPRIMEURS —
MONTPELLIER

Suppléments à Vie et Milieu :

- N° 1. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux, 360 p., 1951prix : 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 « P^r Lacaze-Duthiers ». I. Algérie 1952, 209 p., 1954prix : 1.500 fr.
- N° 4. — Jean THÉODORIDÈS. — Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres, 310 p., 47 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 « P^r Lacaze-Duthiers ». II.

CAUSSE
GRAILLE
CASTELNAU
— IMPRIMEURS —
MONTPELLIER

Gérant : DELAMARE DEBOUTTEVILLE.

Dépôt légal : N° 467 — Date de parution : Septembre 1957 — N° d'impression : 19573