

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXII

ANNÉE 1971

FASCICULE 1-C

SOMMAIRE

Giorgio MARCUZZI e Anna Maria LORENZONI. Osservazioni ecologico-faunistiche sul popolamento animale di alcune acque carsiche dei dintorni di Trieste (I nota)	1
Jean-Paul HENRY. Contribution à l'étude du genre <i>Proasellus</i> (Crustacea Isopoda Asellidae) : le groupe <i>cavaticus</i>	33
J. TRAVÉ et F. DURAN. Développement et comportement en laboratoire de <i>Neoribates gracilis</i> Travé (Acarien Oribate)	79
M. GUILLAUMIN. Etude de la variabilité morphologique et biométrique des populations naturelles de <i>Pyrgus malvae</i> L. et <i>P. malvoides</i> Elw. et Edw. dans leur zone de contact (Lep. Hesperiiidae)	91
J. GÉRY. Une sous-famille nouvelle de Poissons characoïdes sud-américains : les Geisleriinae	153
Bernard THIÉBAUT. La transition climatique dans le massif de l'Agoût	167

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

Publication bimestrielle

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS — BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel comprenant six fascicules, contient environ 1200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries :

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

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

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

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

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

Série B : Océanographie

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

Série C : Biologie terrestre

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

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

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

France et zone franc (Pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) 100,00 FF
Règlement par chèque bancaire ou chèque postal (C.C.P. 599, Paris) ou mandat.

Autres pays 118,00 FF

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

Prix du fascicule séparé 20,00 FF

Changement d'adresse 0,50 FF

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXII

ANNÉE 1971

FASCICULE 1-C

SOMMAIRE

Giorgio MARCUZZI e Anna Maria LORENZONI. Osservazioni ecologico-faunistiche sul popolamento animale di alcune acque carsiche dei dintorni di Trieste (I nota)	1
Jean-Paul HENRY. Contribution à l'étude du genre <i>Proasellus</i> (Crustacea Isopoda Asellidae): le groupe <i>cavaticus</i>	33
J. TRAVÉ et F. DURAN. Développement et comportement en laboratoire de <i>Neoribates gracilis</i> Travé (Acarien Oribate)	79
M. GUILLAUMIN. Etude de la variabilité morphologique et biométrique des populations naturelles de <i>Pyrgus malvae</i> L. et <i>P. malvoides</i> Elw. et Edw. dans leur zone de contact (Lep. Hesperiiidae)	91
J. GÉRY. Une sous-famille nouvelle de Poissons characoïdes sud-américains: les Geisleriinae	153
Bernard THIÉBAUT. La transition climatique dans le massif de l'Agoût	167

MASSON & Cie

120, Bd St-Germain, Paris-VI

Publication bimestrielle

**OSSERVAZIONI ECOLOGICO-FAUNISTICHE
SUL POPOLAMENTO ANIMALE
DI ALCUNE ACQUE CARSICHE DEI DINTORNI
DI TRIESTE (I NOTA)**

Giorgio MARCUZZI e Anna Maria LORENZONI
*Istituto di Zoologia, Anatomia comparata e Genetica
dell'Università di Padova*

INTRODUZIONE

Come abbiamo già osservato a proposito della palude carsica di Pietra Rossa (in corso di stampa) alcuni microambienti sono sfuggiti all'attenzione degli studiosi, parte per la loro rarità, parte perchè forse non facevano parte del quadro generale delle ricerche limnologiche. Tra questi ricordiamo particolarmente le acque carsiche epigee e in particolar modo le acque astatiche, nonchè le torbiere.

I bacini astatici hanno ricevuto scarsa attenzione dagli studiosi anche all'estero: solamente negli ultimi anni sono state illustrate le loro caratteristiche biologiche, anche se la loro esistenza era messa in giusto rilievo già da vecchi trattatisti quali LENZ, BREHM, THIENEMANN ecc.

Per questi motivi sembrò opportuno un esame del materiale zoologico raccolto vari anni orsono da uno di noi (G.M.) in alcune acque carsiche dei dintorni di Trieste, e precisamente lo stagno di Monrupino e alcune pozze scavate nel calcare nei pressi di Opicina. L'esame del materiale raccolto ha un interesse del tutto particolare, in quanto lo stagno di Za Vrh è praticamente scomparso in seguito a prosciugamento e successivo sfruttamento del fondo per l'utilizzazione della terra rossa. Le pozze di calcare sono rimaste invece inalterate.

I materiali smistati da uno di noi (A.M.L.) e su cui sono stati effettuati i conteggi, sono stati già in parte classificati, e precisamente Copepodi, (Prof. KIEFER, Konstanz-Staad), Cladoceri (Prof. CANNICCI, Roma) e Ostracodi (Prof. LÖFFLER, Vienna), parte sono in corso di studio, dimo-

dochè abbiamo potuto utilizzare per il nostro lavoro i dati inerenti Cladoceri, Copepodi e Ostracodi.

Ci proponiamo di completare il quadro della vita animale di tali microambienti quando saremo in possesso di tutti i dati.

I. — STAGNO CARSICO DI ZA VRH, PRESSO MONRUPINO

La raccolta d'acqua ha un interesse particolare considerando l'ambiente geologico e geografico cui appartiene. Infatti, pur essendo ascrivibile alle piccole acque, ed essendo situata in piena regione carsica, presenta tuttavia una certa inerzia di regime, che le permette di conservare un volume totale quasi costante e di sottostare al fenomeno di prosciugamento solo in periodi di eccezionale siccità.

Si deve notare fin d'ora che tale stagno non si può considerare un bacino carsico, causa la sua indubbia indipendenza da acqua sotterranea, che quivi non giocano un ruolo nel determinare le condizioni di regime, come avviene invece nelle altre raccolte d'acqua della regione. Naturalmente queste caratteristiche si ripercuoteranno sulle condizioni di vita del limnobia, nel senso che saranno escluse immigrazioni di faune sotterranee, e nello stesso tempo mancano quelle variazioni delle condizioni ambientali che permettono l'insediamento nelle acque carsiche di specie euritope.

Di qui l'interesse dello studio di questo stagno che presenta una localizzazione di elementi che necessariamente mancano, o sono rari, o comunque non fanno mai parte, tutti assieme, dello stesso cenobio, in altre acque della regione carsica.

In questo senso il confronto dei nostri dati con quelli di altri autori (STEUER, PARENZAN, PIROCCHI, etc.) non è sempre facile.

Notiamo nello stesso tempo che questo studio è il primo che si compie in ambienti carsici in cui si tengano presenti le condizioni biologiche riferite a quelle fisicochimiche dell'ambiente: finora infatti per la regione carsica si avevano solo dati faunistici di valore al massimo orientativo, come quelli di CLAUS (1893), STEUER (1897), FORTI (1901), LARGAIOLLI (1904), CAR (1906), BREHM (1908), BREHM e RUTTNER (1911) (1). Lo stesso si può dire per i lavori di PARENZAN. Del tutto a parte va considerato il lavoro della PIROCCHI, nel quale vengono esaminate coi più moderni metodi sistematici e genetici le caratteristiche di alcune entità sistematiche di Cladoceri e Copepodi di piccole acque del Carso. Tale lavoro porta un notevole contributo allo studio delle specie limnicole e pone le basi di una analisi biometrica delle popolazioni rinvenute nelle singole raccolte d'acqua, analisi che porta all'individuazione dei biotipi, rendendo quindi chiaro il rapporto tra organismo e biotopo, colla messa in evidenza della differenziazione di biotipi in funzione delle condizioni ambientali geografiche e fisico-chimiche.

(1) Questi due ultimi AA si sono occupati solo di raccolte d'acqua molto più meridionali delle nostre (dalla Dalmazia in giù).

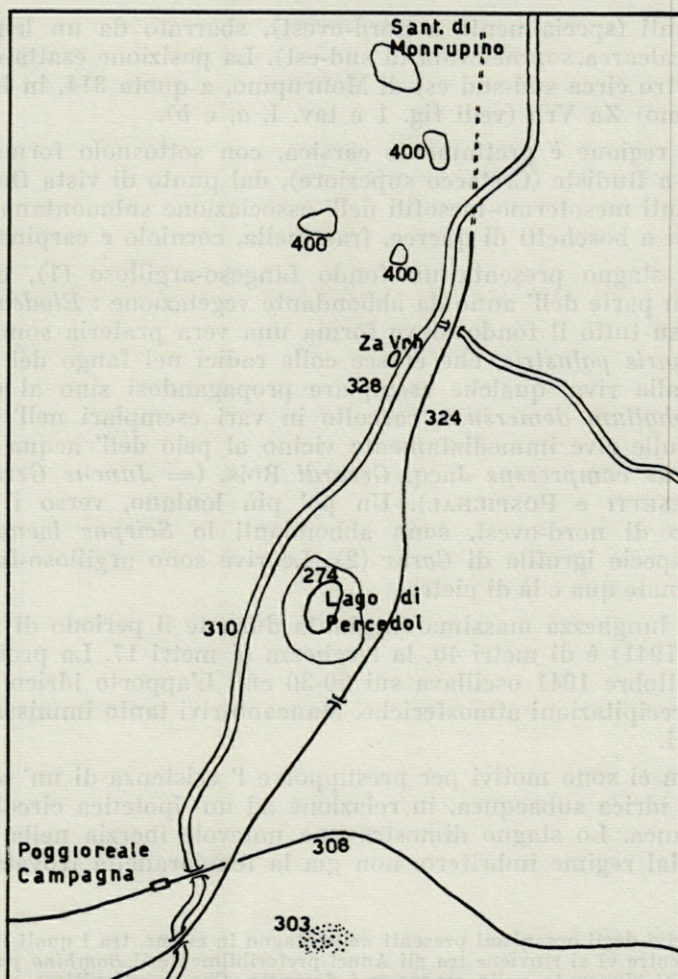


FIG. 1. — Ubicazione dello stagno di Za Vrh e regione dove sono situate le pozze di calcare.

DESCRIZIONE DELL' AMBIENTE.

Si tratta di una raccolta d'acqua certamente di origine naturale (1), formata dal deposito di terra rossa proveniente dalle colline

(1) Da non confondersi coi comuni abbeveratoi di origine artificiale, frequenti in tutta la regione carsica, a fondo di argilla o cemento o più spesso di ciottoli, e a contorno relativamente regolare. Tali abbeveratoi sono costante-

circostanti (specialmente a nord-ovest), sbarrato da un lembo di roccia calcarea sopraelevata (a sud-est). La posizione esatta è a un chilometro circa sud-sud est di Monrupino, a quota 314, in località (toponimo) Za Vrh (vedi fig. 1 e tav. I, a, e b).

La regione è prettamente carsica, con sottosuolo formato da calcare a Rudiste (Cretaceo superiore), dal punto di vista floristico a elementi mesotermo-mesofili dell' associazione submontana (prati alternati a boschetti di querce, frassinella, corniolo e carpinella).

Lo stagno presenta un fondo fangoso-argilloso (1), coperto per gran parte dell' anno da abbondante vegetazione : *Elodea canadensis* su tutto il fondo, dove forma una vera prateria sommersa, *Heleocharis palustris*, che cresce colle radici nel fango del fondo, vicino alla riva, qualche esemplare propagandosi sino al centro, *Ceratophyllum demersum*, raccolto in vari esemplari nell' agosto 1941. Sulle rive immediatamente vicino al pelo dell' acqua cresce lo *Juncus compressus* Jacq. *Gerardi* Rois. (= *Juncus Gerardi* s. MARCHESETTI e POSPICHAL). Un po' più lontano, verso il dosso calcareo di nord-ovest, sono abbondanti lo *Scirpus lacuster* L. e una specie igrofila di *Carex* (2). Le rive sono argilloso-fangose, disseminate qua e là di pietre.

La lunghezza massima raggiunta durante il periodo di ricerca (estate 1941) è di metri 40, la larghezza di metri 17. La profondità all' 8 ottobre 1941 oscillava sui 20-30 cm. L'apporto idrico è dato dalle precipitazioni atmosferiche. Mancano rivi tanto immissari che emissari.

Non ci sono motivi per presupporre l' esistenza di un' alimentazione idrica subacquea, in relazione ad un' ipotetica circolazione sotterranea. Lo stagno dimostra una notevole inerzia nella dipendenza dal regime imbrifero, non già la temporaneità trovata dalla

mente privi degli organismi presenti nello stagno in esame, tra i quali il genere *Rana*, mentre vi si rinviene tra gli Anuri preferibilmente il *Bombina pachypus*, specie mai rinvenuta nello stagno qui descritto. Che quest' ultimo sia certamente di origine naturale lo denotano la sua scarsa profondità, l'abbondante vegetazione (tanto sommersa che emersa) e ancora la presenza di terra rossa, oltrechè sul fondo, anche sulle rive, fino al dosso calcareo che sovrasta lo stagno nella direzione di nord-ovest a 30-40 metri di distanza.

(1) L'analisi di due campioni di suolo prelevati nell' estate del '67, allorchè lo stagno era completamente prosciugato, ha dato i seguenti risultati : 1) terra rossa : argilla 51,1 %, limo 20,4 %, sabbia 23,8 %; Ca CO₃ assente; C 0,51 %, N 0,15 %, rapporto C/N pari a 3,4; sostanza organica 0,88 %; pH 8,12; 2) terra color ocre : argilla 43,55 %; limo 13,95 %; sabbia 28,88 %; CaCO₃ 10,6 %; C 0,13 %; N 0,11 %; rapporto C/N pari a 1,18; sostanza organica 0,22 %; pH 8,59. Ringraziamo sentitamente il Dr. Giuseppe Sala della Stazione di Economia Montana delle Tre Venezie, San Vito di Cadore, appartenente alla Università di Padova, che ha compiuto le analisi.

(2) Per la determinazione di tali specie di Fanerogame si ricorse alle seguenti opere : FIORI A. e PAOLETTI G., Flora Italiana Illustrata, Padova, 1895-99, vol. I; POSPICHAL E., Flora des Oesterreich, Küstenlandes, Leipzig, 1897, vol. I; MARCHESETTI C., Flora di Trieste, Trieste, 1896-97.

PIROCCHI nei bacini da lei studiati, e ancor meno caratteri di periodicità dipendenti dalla natura del sottosuolo (calcareo), periodicità che la PIRCOCCHI ascrive invece a tutte le raccolte d'acqua carsiche. Così lo stagno in esame presenta un regime idrico che denota un apporto esclusivamente imbrifero e superficiale, essendo l'acqua certamente separata dalla roccia sottostante per mezzo di uno strato di terra rossa che ne riveste il fondo, argilla che ha anche la funzione — sotto forma di sospensione o di sospensione colloidale — di permeare e occludere i minimi pori della roccia calcarea, attraverso i quali, in condizioni normali, passa l'acqua piovana che da superficiale diventa sotterranea, disperdendosi in un « intrico di veli d'acqua o in veri e propri alvei fluviali sotterranei », per usare le parole della PIRCOCCHI.

L'ambiente è solo parzialmente soggetto a variazioni di regime, che dipendono in linea di massima dall'avvicinarsi delle stagioni. Quindi gli organismi non sono necessariamente euritopi, nè il volume totale dell'acqua va soggetto (come in altri bacini idrici del Carso) a forti oscillazioni con conseguente variazione della concentrazione di sali disciolti e succedersi alterno di affollamento di organismi. Il fatto che l'ambiente non ha operato una severa selezione sugli organismi abitatori è dimostrato dalla ricchezza di forme viventi nello stagno. Non si tratta quindi necessariamente di elementi euritopi o eurieci; esiste bensì una notevole variabilità della temperatura dell'acqua, causa la scarsissima profondità dello stagno e la mancanza di comunicazione con sistemi idrici sotterranei, le quali, come si sa, mantengono una temperatura quasi uguale a quella media annua per la regione.

Da qui la probabile presenza di elementi euritermi, essendovi dei grandi sbalzi di temperatura tra l'estate e l'inverno, come pure tra il giorno e la notte: a ciò contribuisce anche l'ampia superficie irradiante dello stagno, che assorbe con facilità calore come altrettanto facilmente lo disperde. Ciò è dimostrato dall'esame dei dati termometrici raccolti nelle diverse pescate, che ci mostrano come la temperatura dell'acqua risente del tutto di quella dell'aria, presentando soltanto la solita inerzia dovuta alla capacità calorica.

La termica dello stagno deve necessariamente essere influenzata dall'irradiazione degli strati di roccia circostanti e dal sottosuolo. La reazione è decisamente alcalina (pH 9). La fauna già a un esame superficiale appare molto ricca: Protozoi di vari gruppi, Rotiferi, Anellidi (Oligocheti e Irudinei), Molluschi, Crostacei (Fillopodi, tanto Branchiopodi che Cladoceri, Copepodi, Ostracodi, Malacostraci etc.), Insetti (Rincoti, Coleotteri, Ditteri, Odonati, Neurotteri, etc. tanto adulti che stadi preimaginali), Anfibi (Anuri e Urodeli) e Rettili (Ofidi).

La flora non è certamente meno rappresentata: oltre alle fanerogame già elencate, vi si trova una microflora abbondantissima (specie quantitativamente), costituita da Clorococchi di tipo *Pediastrum* e da Coniugate (*Spirogyra*, *Closterium*, etc.).

Da notare l'impovertimento della fauna e della flora primaverile, la siccità estiva e il congelamento in superficie d'inverno.

Confrontando i risultati di altri autori che studiarono stagni, pozze, ecc., si conclude che codesto stagno presenta una certa analogia colle pozze d'alpeggio descritte dal BALDI, avendo con queste in comune « la piccola area, la scarsa profondità... e soprattutto le due condizioni dell'essere ampiamente esposti alle irradiazioni solari e dell'accogliere, direttamente o indirettamente, l'afflusso della sostanza organica che è legato alla presenza del bestiame ». Quest'ultima condizione sarà poi importante nel regolare il ciclo dell'azoto organico, e nel conferire allo stagno stesso eutrofia e saprobiosi.

Inoltre questa raccolta d'acqua può offrire, rispetto agli altri bacini della regione, molto rari del resto, la possibilità di « estendere al di fuori degli areali consueti l'habitat di una certa specie, in grazia delle condizioni che esso le può offrire », analogamente ancora a quanto pensa il BALDI a proposito delle pozze d'alpeggio.

Nella divisione dei bacini lacustri in oligotrofici ed eutrofici, il nostro stagno appartiene certamente alla seconda categoria, essendo ricco di vegetazione (la quale, come si sa, serve all'ossigenazione dell'acqua e alla produzione di materiale vivente), ed essendo ancora il fondo dello stesso limoso (di tipo ton-gyttja, secondo la denominazione degli AA. tedeschi).

DESCRIZIONE DELLE VISITE.

7 settembre 1941. Livello dell'acqua piuttosto basso, rive fangose scoperte per un buon tratto. La temperatura dell'acqua vicino alla riva è di 24 °C (verso il mezzogiorno), quella dell'aria da 24 °C a 21 °C. Fu raccolto un saggio di materiale macroscopico vicino alla riva. Sulla superficie dell'acqua e alla riva si librano numerosi Odonati; in acqua non c'erano tracce di Anfibi nè di Pesci. Alla riva fu catturato un esemplare di *Tropidonotus natrix*. Vegetazione emersa già completamente sfiorita.

8 ottobre 1941. Siccità notevole, non piove da parecchi giorni. La superficie dello stagno è ridotta a circa la metà della volta precedente. Temperatura dell'aria 15 °C, dell'acqua, alle ore 18, 18 °C. Acqua profonda e poco limpida; il fondo fangoso è coperto di *Elodea*. Fu raccolto un saggio col retino da plancton verso il centro della pozza, tra l'*Elodea*, in acqua profonda 20-30 cm. Alla riva fu catturato un esemplare di *Tropidonotus natrix*.

7 novembre 1941. Regime di massima piena, dimensioni circa come al 7 settembre. C'è dell'acqua pure in alcune pozze di argilla (con vegetazione a *Scirpus* e *Juncus*) alquanto distanti dallo stagno, dove non si rinvennero però i *Branchypus* trovati durante l'estate (purtroppo non conservati). Le presenti condizioni rispecchiano forse la massima capacità idrica della stagno in esame.

La temperatura dell'aria è di circa 13 °C (verso le ore 17-17,45), quella dell'acqua di 8 °C (seconda giornata di tempo sereno dopo una settimana di pioggia).

Fauna ricca, tanto la micro- che la macroscopica: numerosissimi i Cladoceri e i Copepodi; Rincoti (*Corixa* e *Naucoris cimicoides*), Coleotteri (*Agabus* e *Hydroporus*), Ditteri (larve di Culicidi, Stratiomiidi e di altri gruppi). Fu raccolto pure un esemplare maschio adulto di *Rana dalmatina*.

Sulla superficie dell'acqua fu catturato un esemplare di Odonato, appartenente al genere *Sympetrum*.

Vegetazione sommersa normale, *Juncus* ancora verdi, senza ormai le infiorescenze. Alghe di tipo *Spirogyra* numerose: ne sono state raccolte un gruppo per catturare gli organismi planctonici che vi si annidano.

29 novembre 1941. Giornata a carattere invernale; la posizione però è relativamente riparata dalla bora che imperversa su tutta la regione. Temperatura dell'aria oscillante sui 0 °C, quella dell'acqua in superficie è di 0 °C, sul fondo varia da 2 a 3 °C. La superficie dello stagno è completamente gelata, lo spessore del ghiaccio formatosi essendo di circa 2 centimetri.

L'acqua sottostante alla crosta di ghiaccio è molto limpida, l'*Elodea* è molto abbondante e rigogliosa, la fauna planctonica ricca: Cladoceri e Insetti (larve di Efemeridi, Tricotteri, Tendipedidi, Rincoti, etc.).

Alla riva non fu osservato alcun animale.

Le pescate furono fatte, dopo aver praticato due buchi nel ghiaccio di circa un metro quadrato, in due punti diversi: uno al centro della stagno, l'altro vicino alla riva.

8 aprile 1942. Cielo coperto, piove da parecchi giorni, temperatura dell'aria, alle ore 15, di 14 °C. L'acqua è parecchio diminuita dall'ultima volta, gli organismi sono pure molto più scarsi.

L'*Elodea*, che sinora era sempre molto rigogliosa ed aveva invaso tutto lo stagno, è quasi totalmente morta, essendo le piante rimaste marcescenti e in via di disfacimento. Temperatura dell'acqua 14 °C.

Microfauna rarissima, numerosi invece gli Insetti (Coleotteri, Rincoti, Ditteri), i *Tubifex*, gli Irudinei, e il *Triton vulgaris meridionalis* (= *taeniatus*). Nelle pozze adiacenti, quasi prive di acqua, furono raccolti solo dei Coleotteri, e non i *Branchypus* trovati l'anno precedente. Sulle rive fu catturato un esemplare di *Rana dalmatina* (Colorazione scura, macchie, specie delle zampe posteriori, molto nette, nere; inferiormente bianca: macchia bianca sopralabiale non raggiungente l'apice del muso. I testicoli sono allungati sub-cilindrici, di colore bianco leggermente gialliccio). Nell'acqua numerose uova di *Rana* (probabilmente della specie *dalmatina*) in gran parte già sviluppate, essendone usciti i girini.

2 giugno 1942. Cielo sereno, leggero vento (bora), non piove da un giorno, dopo quasi una settimana di pioggia. Temperatura dell'aria 22 °C alle ore 16; 17 °C alle ore 17,30. Temperatura dell'acqua 22 °C.

Lo stagno si presenta nel suo aspetto più rigoglioso: il fondo è in gran parte coperto dall'*Elodea*, verso le rive dall'*Heleocharis palustris*. Sulle rive ricco sviluppo di *Juncus compressus Gerardi*, più lontano, verso il dosso calcareo di nord-ovest, di *Scirpus lacustris*.

La microfauna è pure molto sviluppata: Insetti in tutti gli stadi (specialmente preimaginali), Cladoceri, Ostracodi, Copepodi (*Cyclops* e anche *Nauplius*), Rotiferi e Protozoi.

Microflora abundantissima, rappresentata specialmente da Clorococcali (*Pediastrum*) e da Coniugate (*Spirogyra*, *Cosmarium*, *Closterium*).

Fu raccolto del materiale trascinando il retino sulla superficie, tra l'*Elodea* (Insetti e Crostacei copiosissimi) (saggio n. 1); altro materiale fu raccolto alla superficie libera dall'*Elodea*, con qualche Alga filamentosa piuttosto deperita (saggio n. 2). Di Anfibi si osservarono e catturarono solo girini e qualche esemplare appena metamorfosato di Anuro. Non si notò traccia nè di Pesci nè di Ofidi.

18 giugno 1942. Cielo coperto, pioggia a intervalli, pressione barometrica bassa. Superficie dello stagno notevolmente diminuita in seguito ad un periodo di siccità che durò molto a lungo. Gran parte dello stagno è invasa dall'*Heleocharis palustris*, il fondo poi è quasi del tutto coperto dall'*Elodea*.

Acqua di un colore riferibile alla scala di Ule, poco limpida, ricchissima di vita tanto animale che vegetale (alghie!) come mai in precedenza. Sulle rive, oltre alle piante raccolte nella visita precedente, si rinvenne una specie di *Polygonum (lapathifolium?)*. Microfauna ricchissima: Protozoi, Rotiferi, Entomostraci, Insetti (di molti ordini e in tutti gli stadi di sviluppo), Irudinei. In singoli punti del fondo, liberi dall'*Elodea*, moltissimi *Tubifex*. Di Anfibi si osservano solo numerosi girini (*Rana?*). Sui vegetali emersi Lepidotteri; Imenotteri, Coleotteri (*Tropinota hirta*, *Pyrrhochroa* sp., *Cantharis livida*, *Melanotus* sp., etc.), Odonati (*Agrion* sp.), Ditteri (*Lycoria*, *Sarcophaga*).

Le pozze d'argilla tra gli *Juncus* e *Scirpus*, molto sviluppati verso il dosso calcareo di Nord-Ovest, sono quasi del tutto asciutte e prive affatto di organismi, almeno a prima vista. Temperatura dell'acqua alle ore 12,50 circa 21 °C, quella dell'aria 19 °C. Si raccolsero dei campioni d'acqua (vedi la nota a proposito delle pozze di calcare) per la determinazione del pH e dell'ossigeno disciolto. Il pH trovato denota schietta alcalinità (pH 9), l'ossigeno è molto abbondante (cc. 12,52 per litro), com'era da prevedersi a causa dell'eutrofia della pozza e della abbondanza di vegetazione sommersa (1).

Temperatura dell'acqua (ore 12,50) 19 °C; raccolto, con retino da plancton al centro dello stagno, tra l'*Elodea* (saggio n. 1): saggio torbido, con molto detrito organico, ricco di organismi come nessun

(1) Un dato così elevato di pH si può spiegare pensando al probabile alto tenore di ioni di calcio che si deve produrre in acque carsiche, ricche di carbonato.

saggio precedente, sia qualitativamente che quantitativamente. Microfauna a Entomostraci (Copepodi, Cladoceri, Ostracodi) e Insetti (Coleotteri Ditiscidi e Rincoti in tutti gli stadi, larve di tutti gli stadi di Culicidi, Tendipedidi *Tanypodini* ed Efemeridi).

Alla riva, in un punto fangoso a Tubifex e poca *Elodea* si è raccolto un altro campione (saggio n. 2). Saggio ricchissimo e torbido, come il precedente; in più larve di Odonati e una ninfa di *Tendipes*.

9 luglio 1942. Cielo sereno, leggero vento (bora); non piove da circa due settimane: di conseguenza notevole siccità. Ore 9-9,15. Lo stagno è del tutto prosciugato, eccettuate delle piccolissime buche scavate nel fango del centro dalle zampe di armenti che hanno attraversato lo stagno forse per abbeverarsi. In tali buche è radunata una notevole fauna, rappresentata dai soliti componenti della microfauna dello stagno in esame. Tali individui (dei quali furono raccolti già diversi saggi) vivono in condizione di notevole affollamento, con dell'acqua che verosimilmente presenta una concentrazione di sali maggiore del normale, e oltre a ciò inquinata dalle deiezioni degli armenti che sono passati per lo stagno (tipica condizione di saprobiosi).

L'*Elodea* è morta del tutto; l'*Heleocharis* è alquanto deperita, sebbene più diffusa verso il centro dello stagno che nella volta precedente; la temperatura dell'aria alle ore 9 è di 27,9 °C; quella dell'acqua raccolta nelle piccolissime buche già descritte 23 °C.

La fauna è rappresentata da piccoli Ciclopidi (anche femmine ovigere) e da piccoli Cladoceri; inoltre c'è un enorme sviluppo di larve di Ditteri Straziomiidi (in molti stadi di sviluppo) e Tendipedidi; numerosi Coleotteri Ditiscidi; una sanguisuga. Nemmeno traccia dei girini di *Rana* presenti la volta scorsa. Il pH è 7-7,1.

9 settembre 1942. Lo stagno è completamente asciutto (1). Vi si è praticato uno scavo per l'estrazione dell'argilla che raggiunge uno spessore abbastanza considerevole (si sono raggiunti circa 30 cm. di profondità).

8 novembre 1942. Si è trovato *Chironomus* (s. str.) spec. (femmine !), *Psectrotanypus varius* (1 es. femmina) e *Tanypus* cfr. *monilis* (1 esemplare femmina).

I risultati quantitativi ottenuti sono riassunti nelle due seguenti tabelle.

(1) Al 15 agosto lo stagno era pure completamente asciutto e col fondo scomposto in zolle compattissime: solo molto in fondo alle crepe si vedeva la terra un po' più scura.

	29-9-1941	8-10-1941	7-11-1941	8-4-1942		2-6-1942		18-6-1942		9-7-1942		
				A (fondo)	B (superf.)	tra <i>Elodea</i>	superf. libera	centro	riva	A	B	C
Rotiferi	7,18	—	1,22	10,69	59,30	15,02	—	4,68	—	—	—	—
Nematodi	—	—	1,63	5,66	8,13	0,28	—	—	0,40	4,65	—	1,56
Oligocheti	—	37,29	—	—	—	—	—	—	—	38,37	2,24	—
Irudinei	—	—	—	0,62	0,58	—	—	—	—	—	—	1,56
Tardigradi	1,19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladoceri	65,26	6,88	55,68	—	3,48	41,00	41,02	4,25	21,95	38,37	6,74	6,25
Ostracodi	—	—	—	—	—	1,68	1,70	—	1,21	—	—	—
Copepodi	19,16	6,88	22,71	74,00	26,16	39,00	55,98	80,85	71,53	15,11	73,03	82,81
Idracari	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,56
Efemeridi	1,79	9,82	—	—	—	—	0,21	5,53	1,21	—	1,12	—
Plecotteri	—	—	—	—	—	0,56	—	—	1,62	—	—	—
Odonati	—	2,94	—	—	—	1,12	—	0,42	0,40	—	—	—
Emitteri	—	12,50	1,22	—	0,58	0,56	—	—	—	—	—	1,56
Tricotteri	—	—	0,40	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Coleotteri	—	2,94	—	—	—	—	—	—	—	1,16	2,24	—
Larve di Culicidi	—	—	—	—	—	—	0,64	1,27	0,40	—	—	—
Larve di Chironomidi	4,19	11,76	14,93	8,80	1,16	0,56	—	1,70	1,21	2,32	12,35	4,68
Forme preimaginali di Ditteri (comprendenti tra il resto <i>Stratiomya</i> e <i>Corethra</i>)	—	8,02	2,02	—	0,58	0,28	0,21	1,26	—	—	2,24	—

	29-9-1941	7-11-1941	8-4-1942	2-6-1942		18-6-1942		9-7-1942		
				tra l'Elodea	superf. libera	centro	riva	A	B	C
<i>Daphnia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Simocephalus</i> sp.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. expinosus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Moina rectirostris</i>	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-
<i>Moina</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	+++	+	+	+++	+++	+	+	+	+	-
<i>Alona rectangula</i>	-	-	+	+	+++	-	+	-	-	-
<i>Macrocyclus albidus</i>	♀♀, juv.	juv.	-	-	-	♀♀	-	♂♂, ♀♀, juv.	♂♂, ♀♀, juv.	♂♂, ♀♀, juv.
<i>Eucyclops serrulatus</i>	♀♀, ♂♂, juv.	♀♀, ♂♂, juv.	-	♀♀, ♂♂, juv.	♀♀, ♂♂, juv.	♂♂, ♀♀, juv.	♂♂, ♀♀, juv.	♂♂, ♀♀, juv.	♂♂, ♀♀, juv.	♂♂, ♀♀, juv.
<i>Thermocyclops dybowskyi</i>	-	-	♂♂	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heterocypris incongruens</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Cyprinae</i> juv. (prob. <i>Heterocypris</i>)	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-

CONSIDERAZIONI ECOLOGICHE SULLE SPECIE RACCOLTE.

CLADOCERI.

Moina rectirostris (Leydig).

E' presente in due saggi, con numerosi esemplari sia maschi che femmine.

E' diffuso in Europa, Asia, Africa, New-Mexico (U.S.A.). In Italia la sua presenza è segnalata nella Venezia Giulia (PARENZAN); inoltre è stato trovato nelle pozze d'alpeggio (Malga Flavona) della Venezia Tridentina nel 1939. L'anno successivo non fu più trovato (BALDI). La PIROCCHI ne segnala la presenza, oltrechè nelle suddette pozze d'alpeggio, anche nel Veronese. Pertanto sembrerebbe limitato ai distretti nord-orientali d'Italia.

Il genere *Moina*, secondo BREHM, presenta ciclomorfofi con variazione dei prolungamenti, soprattutto dell'elmo, già messe in evidenza da WOLTERECK.

Chydorus sphaericus (O.F. Müller).

E' presente in numerosi esemplari in quasi tutti i saggi. In quelli primaverili ed estivi si trova anche con uova ed embrioni ed in forme giovanili.

E' specie cosmopolita, la più comune e diffusa in tutti i climi, in tutti i tipi di acque, a tutte le altitudini, in tutti i continenti e in gran parte delle isole (PARENZAN).

In Italia è presente in numerosi laghi e acque di tutta la penisola. In particolare ricordiamo che è stata trovata dalla STELLA nel limo di fondo del Lago superiore di Colbricon; e in pescate orizzontali, assieme ad *Alona affinis*, nel Lago inferiore di Colbricon; inoltre nei Laghi di Dobbiaco, Braies, Calaita e Federa. BALDI segnala la sua presenza in pozze d'alpeggio assieme a vari altri Cladoceri e Ciclopidi, e nel Lago di Tovel.

E' specie presente nelle acque dell'Europa centrale durante l'epoca glaciale. Viene trasportata dagli Uccelli negli attuali biotopi, e le pozze sono tanto più ricche di Chidoridi quanto più sono frequentate da Uccelli migratori (THIENEMANN, 1950).

E' la specie di *Chydorus*, e forse di Cladocero, più frequente in Germania, in tutte le acque. E' eurionico. Vive alle rive e al suolo, nonchè nel plancton (WAGLER).

E' specie caratteristica di acque stagnanti o leggermente correnti. Secondo HARNISCH (1924) è forma tipica di torbiera, assieme ad *Alonella excisa*.

Nuota spesso appoggiata alle piante. E' forma monociclica (WESENBERG-LUND). Tende però all'aciclicità (WAGLER).

Alona rectangula (Sars).

E' presente con numerosi individui, anche con efippio. In un saggio sono presenti individui di *A. rectangula*, anche efippiati caratterizzati da una fine striatura lungo il carapace.

E' diffusa in Europa centro-orientale, Americhe, Spitzbergen, Groenlandia e Islanda. In Italia è stata trovata nelle acque di Loppio, nelle acque di Pavia; nel Lago Trasimeno, nella Venezia Giulia e nel Lago di Resia (PARENZAN).

Abita acque in regioni polari, temperate e tropicali; è quindi molto euriecia. Manca in Africa e Australia. Sembra prediligere i climi freddi. E' specie comune lungo la costa dei grandi laghi, ma si può trovare anche in bacini piccoli.

THIENEMANN (1950) la ritiene propria dell'Europa centrale durante l'epoca glaciale. E' frequente in acque debolmente acide o alcaline, più raramente in acque molto alcaline, mai in quelle molto acide (WAGLER).

Simocephalus expinosus (Koch).

Individui di tale specie sono stati trovati nello stagno nel mese di settembre del 1949. Altri del genere *Simocephalus* si sono trovati anche nel mese di novembre.

Tale specie è diffusa in Europa, Africa del Nord, Nord-America, Asia, Groenlandia. Cioè è specie oloartica. In Italia era stata segnalata nelle acque dei dintorni di Trieste e nei fossati di Gervasutta (Udine). Vive soprattutto in acque piccole (WAGLER).

OSTRACODI.

Heterocypris incongruens (Ramdohr).

E' l' unica specie di Ostracode rinvenuta a Monrupino, in due saggi pescati alla superficie dello stagno libera dall'*Elodea* e alla riva, in un punto fangoso a *Tubifex* e poca *Elodea*.

Praticamente è cosmopolita.

Si tratta di una forma molto euriterma ed euriecia. Preferisce ambienti con suolo fangoso, privi di vegetazione, che si asciugano facilmente, come pozze, fossati, pozze vicino a paesi, fortemente concimate e con forti oscillazioni del livello dell'acqua. Può vivere anche in acque ricche di vegetazione, in sorgenti fredde, in fontane e in piccoli bacini di sorgenti. Sembra che il prosciugamento o il raffreddamento dell'ambiente costituisca uno stimolo per lo sviluppo delle uova (KLIE).

Tollera il prosciugamento meglio dei Cladoceri (WESENBERG-LUND).

Secondo MORONI (1967 a) è una delle componenti più stabili ed abbondanti del popolamento di Ostracodi delle risaie italiane, dove si trova tutto l'anno, pur avendo una massiccia comparsa primaverile. Sembra nuova per la Venezia Giulia.

COPEPODI.

Macrocyclus albidus (Jurine).

E' presente in numerosi saggi, con esemplari maschi, femmine e giovani.

E' specie cosmopolita. GURNEY segnala la sua presenza in tutte le Isole Britanniche e nel nord della Scozia. E' uno dei Ciclopidi più comuni nell' U.R.S.S., ove si trova ovunque, tranne che nelle isole artiche (RYLOV).

E' stato trovato da MORONI nel Lago-serbatoio di Paduli, assieme a *Cyclops strenuus*. Sarebbe interessante vedere se la specie è limitata a queste due sole località.

Spesso è associato al *M. fuscus*, in acque correnti coperte di erbe (GURNEY).

Secondo RYLOV è tipica forma di vegetazione macrofitica del littorale (e del sublittorale) dei laghi e di acque piccole, comprese le pozze e piccoli stagni. Si trova anche in acque profonde, periodicamente asciutte (bacini astatici). Solo casualmente penetra nella zona pelagica dei laghi, spintovi dal vento o dalle onde. E' euritermo ed euriecio, presentando grande adattabilità alla temperatura (abita sia le acque molto calde, sia le sorgenti fredde, sia le acque di pozzo) e alle condizioni ambientali (LOWNDESS, 1928).

E' anche eurialino ed eurionico, sopportando pH da 4,4 a 9,8. E' comune in acque neutre ed alcaline, con optimum di condizioni in acque fortemente alcaline provenienti da pozzi.

WOLF nota tre periodi di riproduzione: invernale (gennaio e febbraio), estivo (giugno) ed autunnale (ottobre); ma le femmine con uova sono state trovate in ogni mese dell' anno. Secondo ELTON, pur essendo presente tutto l'anno, è veramente abbondante solo d' estate (cfr. GURNEY).

Eucyclops serrulatus (Fischer).

E' presente in quasi tutti i saggi in cui si rinvennero Ciclopidi, con esemplari adulti maschi e femmine ed anche numerosi giovani. Spesso lo si trova associato al *M. albidus*.

E' specie cosmopolita. In Italia è stata trovata da BALDI nel Lago di Tovel e in varie pozze d' alpeggio, e dalla STELLA nei laghi di Costazza (m. 2170), Dobbiaco (m. 1259) e Calaita (m. 1505).

THIENEMANN (1950) la considera specie presente nell' Europa centrale durante l'epoca glaciale. Raggiunge i 2700 m. sul S. Bernardo e i 2200 m. sul S. Gottardo.

E' specie bentonica; abita sulla vegetazione acquatica microfitica e macrofitica, in varie acque stagnanti e correnti, ed anche in bacini astatici. E' comune sul littorale dei laghi, e talora nel sublittorale; individui isolati sono stati trovati sino a 95 m. di profondità. Vive in tutti i tipi di acque, a tutte le altitudini, ma non è mai eulimnetico (WAGLER). Euritermo, presenta grande adattabilità agli sbalzi di temperatura, anche alti. Tollera pH da 4,6 a 9,8. E' stato trovato anche in acque distrofiche con pH 4,5. Per quanto riguarda il contenuto in ossigeno, abita sia acque umoso-oligotrofiche, sia acque contenenti 4,9-5,6 cc di ossigeno. E' molto eurialino. Tale forma, secondo HARNISCH, è tipica di torbiera. Principalmente β -mesosaprobio, talora anche oligosaprobio e α -mesosaprobio (RYLOV).

Thermocyclops dybowskyi (Lande).

Esemplari maschi sono presenti in un solo saggio primaverile, pescato nel centro dello stagno.

E' diffuso in Europa, Asia, e parte dell' Africa.

Abita soprattutto il littorale dei laghi, e pure in acque poco profonde con molta vegetazione. Si trova anche in acque astatiche e alle rive dei fiumi poco correnti. E' stenotermo di acque calde, e vive solo d' estate. L' optimum di temperatura per tale specie va dai 15 ai 25 °C. Richiede forti concentrazioni di ossigeno. Nell' U.R.S.S. si trova in acque con pH da 5,2 a 8,4.

Predomina nel β -mesosaprobio.

Ha ciclicità varia.

CONSIDERAZIONI GENERALI

Secondo WESENBERG-LUND non c'è nessuna acqua dolce più difficile da classificare delle acque piccole perenni. A parte i laghi polari di alta montagna, gelati più di 300 giorni l'anno, ci sono le piccole acque eutrofiche dell' Europa centrale, coperte di piante lacustri e palustri; le acque di torbiera con *Sphagnum* etc.; le pozze vicino agli abitati, verdi per l' enorme quantità di plancton, i laghetti di dune e di brughiere dell' Europa centrale con suolo sabbioso e infine le acque tropicali con flora molto ricca. In genere le acque piccole hanno dei pH molto alti o molto bassi e si riscaldano facilmente.

In queste acque, nell' Europa centrale, si trovano Insetti acquatici ametaboli; tritoni che raggiungono la maturità sessuale e assumono la livrea nuziale, *Limnaea ovata*, *Ranatra*; *Bombinator*; *Rana esculenta*.

Lo zooplancton comprende Rotiferi dei generi *Brachionus*, *Keratella*, *Triarthra*, *Polyarthra*, *Asplanchna*, *Pedalion* (solo in torbiere); Cladoceri dei generi *Ceriodaphnia* (più specie), *Bosmina longirostris*, *Daphnia* del gruppo *longispina*; Ciclopidi soprattutto del gruppo *Cyclops strenuus*, nonché Turbellari, Gastrotrichi, Oligocheti, Irudinei, Idracari e Gasteropodi.

Più che la presenza delle medesime forme, è la mancanza di interi gruppi zoologici, o generi, o altri taxa che contraddistinguono le acque piccole.

Per KÜLHORN, acque piccole o « Kleingewässer » sono tutte le raccolte d'acqua stagnante di piccole dimensioni, con apporto d'acqua persistente o periodico. Non si possono considerare acque piccole nè le paludi, nè gli stagni. In seno alle acque piccole questo autore distingue piccole paludi, o « Kleinweiher » e pozze o « Tümpel », distinte a loro volta in pozze da esondazione, pozze d'acqua piovana, pozze formate dall'acqua del sottosuolo (falda freatica), nonché altri tipi secondari.

Questo autore inoltre parla di acque piccolissime (Kleinstgewässer), che sono dei microbiotopi limnici, distinti in acque di spazi o fessure naturali, piccoli o piccolissimi, come cavi di albero, ascelle fogliari di certe piante, etc. dove possono vivere larve di *Anopheles nigripes* e *Aedes ornatus*; acque di spazi e fessure artificiali, come barattoli di conserva vuoti, botti per l'acqua piovana, etc., dove possono vivere varie specie di Culicidi; e infine pozze o « Lachen » larghe anche pochi centimetri e profonde ancora meno, come ad esempio 15-20 cmq per 2 di profondità (il che significa 30-40 cc), come i solchi delle ruote sulle strade, dove ancora possono vivere larve di *Anopheles*.

Dalle nostre osservazioni compiute sia in campagna che sul materiale raccolto, non è facile attribuire la raccolta d'acqua ai bacini astatici: infatti lo stagno si prosciuga solo nelle estati eccezionalmente lunghe e siccitose. Potremmo quindi annoverare tale raccolta d'acqua tra le acque piccole perenni.

Secondo ELTON (p. 75), il presente stagno, la cui superficie si aggira sui 2100 m² starebbe a cavallo tra le acque piccole e le medie. Ciò sarebbe uno stagno di medie dimensioni.

*

**

Ricerche di carattere limnologico furono effettuate nella regione Giulia da STEUER. Confrontando il popolamento carcinologico dello stagno di Za Vrh con quello del vicino laghetto di Percedol e di

un pozzo presso Divaccia limitatamente a Cladoceri e Copepodi, otteniamo i risultati sintetizzati dalla seguente tabella :

	Percedol	Divaccia	Za Vrh
<i>Daphnia obtusa</i>	—	+	—
<i>D. sp.</i>	—	—	+
<i>Simocephalus vetulus</i>	+	—	—
<i>S. expinosus</i>	+	—	—
<i>S. sp.</i>	—	—	+
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	+	—	—
<i>C. sp.</i>	—	—	+
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	+	+
<i>Alona rectangula</i>	—	—	+
<i>Moina rectirostris</i>	—	—	+
<i>M. sp.</i>	—	—	+
<i>Diaptomus intermedius</i>	+	+	—
<i>Cyclops strenuus</i>	+	+	—
<i>C. bisetosus</i>	—	+	—
<i>C. bicuspidatus</i>	—	+	—
<i>Thermocyclops dybowskii</i>	+	+	+
<i>Macrocylops albidus</i>	+	+	+
<i>Eucyclops serrulatus</i>	+	+	+
<i>C. fimbriatus</i>	—	+	—

Nel Carso, prima di STEUER, furono raccolti dei Copepodi solo da CLAUS, i cui dati hanno solo valore storico. (cfr. STEUER). STEUER inoltre ha raccolto, in un abbeveratoio presso Opicina e sulla strada di Monrupino in un abbeveratoio per mucche, *Cyclops strenuus* e *Daphnia obtusa*. In un abbeveratoio presso Prosecco, sulla strada di Opicina ha trovato, *Cyclops strenuus*, *Daphnia obtusa* e *Chydorus sphaericus*. Infine, in una pozza di acqua piovana temporanea (asciutta d'estate) sulla strada tra Divaccia e S. Canziano ha trovato *Moina rectirostris* in grande quantità.

Di tutti questi elementi troviamo a Monrupino *Chydorus sphaericus* e *Moina rectirostris*. Quest'ultima secondo noi può considerarsi altamente caratteristica delle acque piccole carsiche. In epoca recente (1936) le acque carsiche sono state oggetto di ricerche da parte della PIROCCHI. Dalla seguente tabella emerge un confronto tra i risultati di questa A. e quelli da noi ottenuti — limitatamente a Cladoceri e Copepodi — per lo stagno di Za Vrh :

	Percedol	Padriciano (cisterna)	Padriciano (abbeverata)	Basovizza (cisterna)	Basovizza (abbeverata)	Villa del Nevoso	Parie	Palude di S. Margherita	Za Vrh
<i>Eudiaptomus vulg. intermedius</i>	+	+	+	+					
<i>Cyclops strenuus</i>	+	+	+	+	+		+	+	
<i>Cyclops serrulatus</i>						+			+
<i>Cyclops dybowskii</i>									+
<i>C. albidus</i>									+
<i>Daphnia pulex</i>		+	+	+	+	+	+	+	
<i>Daphnia spec.</i>									+
<i>Simocephalus vetulus</i>					+				
<i>Simocephalus spec.</i>									+
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	+		+					+
<i>Ceriodaphnia spec.</i>									+
<i>Alona rectangula</i>									+
<i>Moina rectirostris</i>									+
<i>Moina spec.</i>									+

Il numero esiguo di specie in comune da un lato e il numero relativamente elevato di Entomostraci nello stagno di Za Vrh parlano in favore di un carattere molto peculiare di quest'ultimo.

Concludendo possiamo dire che si tratta di uno stagno altamente eutrofico, solo in parte temporaneo, e questo può spiegare la sua ricchezza floristica e faunistica. Dal momento che viene utilizzato, almeno saltuariamente, per l'abbeverata del bestiame possiamo pensare che si tratti di un sistema saprobico (presenza di polluzione organica), anche se, purtroppo, le conoscenze sulla saprobietà dei singoli organismi, sia animali che vegetali, sono ancora estremamente limitate.

Notiamo che l'unica macrofita acquatica di Monrupino, l'*Elodea canadensis*, è, secondo KLEIN, una delle poche specie tolleranti verso depositi di argilla o limo.

I risultati delle nostre ricerche confermano una volta di più quanto ha asserito il D' ANCONA sull'opportunità di intraprendere ricerche sulle piccole acque italiane.

II. — POZZE CALCAREE PRESSO OPICINA

DESCRIZIONE DELL' AMBIENTE.

Nella regione immediatamente al est-sud-est della stazione di Opicina Campagna, a quota 303, nell'ambiente del *Quercetum illyricum* (con *Quercus* sp., *Ostrya carpinifolia*, *Cornus*, *Fraxinus ornus*, etc.), ci sono dei fenomeni di carsismo che hanno determinato la formazione, nel calcare del piano liburnico (vedi fig. 1), di pozze o litotelmi di varia forma e grandezza. Le dimensioni di queste vanno da circa 1 dm a 1 m scarso; la forma varia da perfettamente circolare a ovale allungato o irregolare; la profondità, che nelle più piccole raggiunge a mala pena i 3-4 cm, raggiunge, nelle più grandi, i 30-40 cm (vedi tav. II *a* e *b*) (1). Il fondo di queste pozze è costantemente rivestito di un leggero spessore di terriccio di natura organica (humus), nonchè di alghe e altri organismi.

In certi periodi dell'anno le pozze sono completamente prosciugate, e sul fondo rimane una specie di crosta formata dall'humus e dagli organismi rimasti.

Le pozze più grandi, allorchè sono piene d'acqua, presentano il fondo disseminato di numerose colonie di *Nostoc* di forma perfettamente sferica, dal diametro che va da frazioni di millimetro a circa 8 millimetri (vedi Tav. V). Nelle più piccole mancano i *Nostoc*.

L'acqua è relativamente limpida, pressochè incolore, e la cenosi è formata essenzialmente da Ostracodi, Nematodi, Copepodi, Cladoceri, larve di Ditteri Nematoceri e alghe unicellulari.

Recentemente (settembre 1967) nell'acqua di pozze molto esigue uno di noi (G.M.) ha raccolto larve di Ceratopogonidi (vedi Tav. III e IV) e Rotiferi, oltre a un notevole numero di Protozoi Ciliati. I Rotiferi appartengono alle specie *Philodina erithroptalma*, *Philodina* sp., e *Adineta vaga* (2).

Dal materiale di fondo raccolto in pozze piccolissime e pressochè asciutte, si sono osservati in laboratorio, dopo soggiorno in acqua, Protozoi e Nematodi macroscopici viventi. Molti altri animali (Tardigradi, Collemboli ed Acari) erano morti, e pertanto li si ritiene appartenenti alla fauna del suolo.

(1) Per le dimensioni corrisponderebbero alle raccolte d'acqua « molto piccole » di cui parla ELTON (p. 75).

(2) I rotiferi sono stati determinati dal dott. Parise, che ringraziamo vivamente.

Nel settembre 1967, in piccole pozze profonde 3 cm, con acqua limpida, esposte al sole, è stata rilevata una temperatura di 25,5 °C e un pH di 6,5.

RISULTATI OTTENUTI.

I risultati ottenuti da un primo esame del materiale raccolto permettono di costruire la tabella III e le figure 2 e 3.

	Pozza n. 1			Pozza n. 2		Pozza n. 4			
	7-9-41	7-11-41	2-6-42	7-11-41	2-6-42	7-11-41	9-7-42		9-9-42
							A	B	
Rotiferi	—	—	—	0,44	—	—	—	—	—
Nematodi	—	—	0,85	0,44	2,92	10,00	—	—	15,50
Cladoceri	0,84	4,91	88,88	44,84	59,64	10,00	51,70	16,74	80,00
Ostracodi	14,28	9,83	1,70	9,41	4,09	60,00	1,95	2,46	1,50
Cypris di Ostracodi	—	—	1,70	1,34	—	—	42,92	76,84	—
Forme pre-imaginali di Ditteri	84,87	85,23	6,83	43,04	33,33	20,00	4,31	3,93	3,00
Idracari	—	—	—	0,44	—	—	—	—	—
Cladoceri									
<i>Alona rectangula</i>	—	+	++	+	+	—	—	—	—
<i>Moina rectirostris</i>	—	—	—	+	+	—	+	—	+++
Ostracodi									
<i>Heterocypris incongruens</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>Darwinula stevensoni</i>	—	—	—	—	—	—	+	+	—
Cyprinae juv.	—	+	+	+	+	—	—	—	+

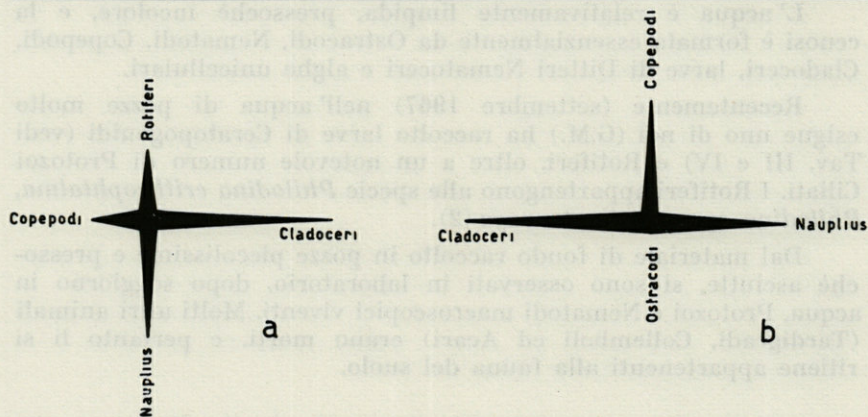


FIG. 2. — Composizione del popolamento animale dello stagno di Za Vrh :
 a) pescata tra l'*Elodea canadensis*;
 b) pescata alla superficie libera dello stagno, entrambe al 2-6-42.

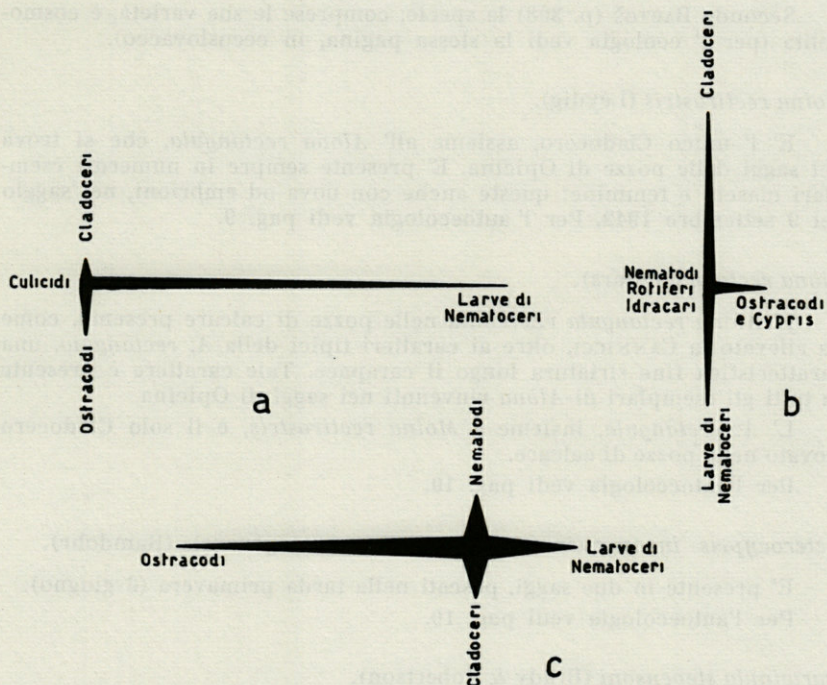


FIG. 3. — Composizione del popolamento animale delle pozze di calcare o litotelmi :

a) pozza N. 1; b) pozza N. 2; c) pozza N. 4 (pescate del 7-11-1941).

ELENCO DELLE SPECIE E LORO AUTOECOLOGIA.

Philodina erithroptalma Ehreimb.

Tale specie, secondo VOIGT (p. 110), vive tra piante acquatiche, nel detrito e sul fondo dell' acqua.

Secondo BARTOŠ (p. 186) questa specie (che secondo l'A. = *roseola* Ehreimb.) è cosmopolita.

Il genere striscia sul substrato su cui l' animale fissa alternativamente la parte anteriore e quella posteriore del corpo.

Adineta (= *Callidina*) *vaga* Davis.

Secondo VOIGT (p. 70) vive nei muschi secchi ed umidi o tra muschi sommersi. Alcune varietà vivono anche in acqua libera, su piante.

Secondo BREHM (p. 113), è stata trovata anche nella formazione a *Sphagnum* delle rive del Lago Waldai (U.R.S.S.) la qual cosa dimostra che si tratta di un animale relativamente euriecio.

Secondo BARTOŠ (p. 308) la specie, comprese le sue varietà, è cosmopolita (per l' ecologia vedi la stessa pagina, in cecoslovacco).

Moina rectirostris (Leydig).

E' l' unico Cladocero, assieme all' *Alona rectangula*, che si trova nei saggi delle pozze di Opicina. E' presente sempre in numerosi esemplari maschi e femmine; queste anche con uova od embrioni, nel saggio del 9 settembre 1942. Per l' autoecologia vedi pag. 9.

Alona rectangula (Sars).

L' *Alona rectangula* rinvenuta nelle pozze di calcare presenta, come ha rilevato la CANNICCI, oltre ai caratteri tipici della *A. rectangula*, una caratteristica fine striatura lungo il carapace. Tale carattere è presente in tutti gli esemplari di *Alona* rinvenuti nei saggi di Opicina.

L' *A. rectangula*, insieme a *Moina rectirostris*, è il solo Cladocero trovato nelle pozze di calcare.

Per l'autoecologia vedi pag. 10.

Heterocypris incongruens (= *Cyprinotus incongruens*) (Ramdohr).

E' presente in due saggi, pescati nella tarda primavera (6 giugno).

Per l'autoecologia vedi pag. 10.

Darwinula stevensoni (Brady & Robertson).

E' presente in un solo saggio, pescato nella pozza n° 4 il 9 settembre 1942.

Praticamente è cosmopolita.

Tale specie sarebbe incapace di nuotare, e vivrebbe sul fondo, anche dentro il fango e la sabbia. Individui giovani sono stati trovati anche nei muschi umidi di una palude di foresta (KLIE). Sembra esser nuova per la Venezia Giulia.

*

**

I bacini astatici sono asciutti talora per molti mesi all' anno, e nel breve tempo in cui c' è acqua, questa presenta temperature che vanno dagli 0 °C ai 28-30 °C. In certi casi gli zooplanctonti sopportano il disseccamento per vari anni.

Si conoscono larve di Eufillopodi che sono sopravissute per più di 10 anni nel fango secco. Notevole è la elevata produttività, che porta al tipico affollamento, ad esempio degli Ostracodi.

Tra lo zooplancton caratteristico delle acque piccole temporanee ricordiamo : Eufillopodi, Copepodi (soprattutto *Canthocamptus*), Turbellari, Ostracodi (soprattutto *Cypris* e *Candona*), Idracari,

Oligocheti, Rotiferi (soprattutto Filodinidi) e alcuni Gasteropodi (cfr. WESENBERG-LUND, 1939, pp. 759-767).

Secondo BODENHEIMER (1935) in Israele gli Eufillopodi si trovano solo in acque stagnanti temporanee in primavera, e vi si rinvencono talora in numero veramente grande. Anche gli Ostracodi prevalgono in acque stagnanti temporanee, ma vivono bene solo nelle piccolissime pozze nelle rocce delle colline, che durano solo poche settimane (p. 446).

Secondo la KRAMPNER, in una pozza perenne situata presso Tel Aviv, che durante la stagione secca si riduce ad una pozzanghera invasa dalla vegetazione (*Potamogeton natans*, *Chara* e *Alge*) si hanno tra il resto *Alona quadrangularis*, *Cypridopsis vidua*, *Herpetocypris telavivensis*, *Cyclops leuckarti* ed altre specie da noi assenti (p. 284).

Cypridopsis è presente solo da maggio a dicembre, *Herpetocypris* saltuariamente. La *Cypridopsis* secondo l'A. sarebbe tipica forma di « periodo secco ».

In una pozza temporanea, pure nei pressi di Tel Aviv, di circa 0,75 mq, profonda al centro 10-15 cm, alquanto fangosa, mancano Ostracodi; ci sono solo *Daphnia*, *Diaptomus*, *Cyclops* e Rotiferi.

La caratteristica essenziale delle condizioni astatiche delle raccolte d'acqua periodiche è la mancanza di continuità nella loro funzione. L'esistenza temporanea di queste acque è a volte decisiva per la composizione specifica e la dinamica numerica degli organismi. Il restauro della biocenosi che avviene ogni anno e la successione stagionale espressa da una sequenza di specie o di gruppi di specie sono i problemi più spesso studiati nelle pozze periodiche da vari autori. In genere però questi studi sono limitati ad uno o due periodi di vita di una data raccolta d'acqua (cfr. SPODNIĘWSKA *et al.*).

*

**

Questo tipo di ambiente acquatico è stato descritto dettagliatamente per la prima volta solo tre anni or sono (1965) al Congresso Internazionale di Varsavia da CHODOROWSKA e CHODOROWSKI, che l'hanno denominato « rock-pools », termine che secondo noi è improprio, essendo già stato da molto tempo adottato nel dominio della biologia marina, dove ha un significato ben preciso. Preferibile è il termine, preesistente, « litotelma ». I due summenzionati AA. hanno descritto due tipi di pozze : il primo è costituito da marmitte vere e proprie di fondo valle (« Thalweg ») in una valle carsica presso Ariège, con diametro che va da 40 a 100 cm e profondità da 8 a 10 cm, che corrispondono in parte alle nostre pozze più grandi. Il secondo è costituito da pozze (« cuvettes ») piccole, di cui

le più grandi misurano 25 per 45 cm e sono profonde 4 cm; le altre sono molto più piccole. Corrispondono dunque a quelle osservate nell'agosto 1967. Il pH va da 6,98 a 9,67.

Nelle pozze del primo tipo prevalgono larve di Chironomidi (*Ablabesmya* sp.), *Chydoridae* e *Cyclopidae* e secondariamente sono presenti *Chironomus*, *Polypedilum*, *Theobaldia*, *Culex* e anche Ostracodi.

Nelle seconde si trovano *Nostoc*, larve del Ceratopogonide *Dasyhelea* sp., il Rotifero *Philodina roseola* e una specie di Ciliato Olotrico.

Le nostre pozze sono molto simili, le più grandi corrispondendo alle marmitte (possedendo in più il *Nostoc*), le più piccole invece (esplorate nel 1967) alle seconde (essendo però prive di *Nostoc*).

Da notare che in Ungheria ci dovrebbero essere degli ambienti molto analoghi, dove sono state trovate larve del Ceratopogonide *Dasyhelea geleiana* descritta da SEBESS VON ZILAH (1931) (cfr. anche discussione del citato lavoro di CHODOROWSKA e CHODOROWSKI, p. 561) accanto a Protozoi (soprattutto Ciliati), Rotiferi (*Philodina*), Turbellari e Crostacei.

Possiamo concludere che il popolamento di questo tipo così particolare di acque, oltre ad essere pochissimo conosciuto, è tipicamente monotono, costituito da poche specie rappresentate da un grandissimo numero di esemplari. L'ambiente pertanto può essere considerato eutrofico. Gruppi caratteristici dei litotelmi sarebbero larve di Ditteri Nematoceri, Ostracodi, Cladoceri, Rotiferi e, in certi casi, Copepodi.

*
**

Le nostre osservazioni su entrambi gli ambienti studiati, lo stagno e i litotelmi, confermano in pieno le osservazioni della PIROCCHI, allorché dice (p. 208) che « la povertà faunistica delle acque carsiche, già indicata da precedenti Autori, va intesa in senso relativo. E' indubbia la povertà qualitativa: solamente poche specie entrano a costituire i limnobi dei singoli biotopi carsici. La povertà quantitativa, che può essere riscontrata nell'uno o nell'altro di tali biotopi, non rappresenta una regola generale o una condizione obbligatoria ».

E anche noi possiamo concludere con la PIROCCHI dicendo che « dal punto di vista ecologico, ci sembra quindi che queste piccole acque del Carso valgano la pena di una indagine la quale ne precisi le condizioni ambientali e quei ritmi che possano esercitare influenza sulle società che vi sono insediate ». Purtroppo però dopo le ricerche della PIROCCHI e le raccolte fatte da uno di noi (G.M.), nessuno più si è occupato o preoccupato di queste acque piccole. Da notare poi

che mentre prima della seconda guerra mondiale in territorio italiano c'era un numero notevole di raccolte d'acque carsiche, attualmente esse sono presenti in numero estremamente esiguo e sono in via di completa scomparsa.

RIASSUNTO

Vengono descritte le caratteristiche fisiche e biotiche di due microambienti della regione di Trieste (Venezia Giulia), un piccolo stagno ed alcuni litotelmi, dove sono state eseguite delle raccolte ecologiche. Viene calcolata la percentuale con cui ciascun gruppo zoologico entra nella composizione delle comunità e vengono determinati i Crostacei Entomostraci. Risultano presenti ca. 8 specie di Cladoceri, 3 di Copepodi e 2 di Ostracodi. Di ciascuna specie sono descritte l'autoecologia e la geonomia. Infine si fa un confronto tra questi particolari microambienti ed alcuni ambienti acquatici analoghi, presenti in altre parti d'Italia e d'Europa.

SUMMARY

The general physical and biotic characteristics of two karstic microenvironments of the region of Trieste (Venezia Giulia), a small pond and some lithothelms are described. The percentage with which each zoological group enters in the composition of the communities is calculated, and the Entomostraca are determined. There are nearly 8 species of Cladocera, 3 of Copepods and 2 of Ostracoda. For each species the autoecological characteristics and the geonomia are described. Lastly, a comparison is made between these environments and some present in different parts of Italy and of Europe.

RÉSUMÉ

Description des caractères physiques et biotiques de deux environnements karstiques de la région de Trieste : un petit étang et des « lithothelms » calcaires. Dans chacun d'eux, des prélèvements écologiques ont été faits, et le pourcentage de chaque groupe zoologique dans la composition de la communauté animale a été

calculé. On a déterminé les Crustacés Entomostracés dont il a été trouvé 8 espèces de Cladocères, 3 de Copépodes et 2 d'Ostracodes. Pour chaque espèce on a établi l'autécologie et la géonémie; enfin, une comparaison entre les conditions présentes dans ces micro-environnements et celles d'autres régions d'Italie et d'Europe a été établie.

BIBLIOGRAFIA

- BALDI, E., 1938. Relazione preliminare sulle ricerche del lago di Tovel. *Studi trent. Sci. Nat.*, 19 : 245.
- BALDI, E., 1940. Prime ricerche sulle pozze d'alpeggio. *Memorie Mus. Stor. nat. Venezia trident.*, 5 : 67.
- BALDI, E., 1941. Ricerche idrobiologiche sul lago di Tovel. *Memorie Mus. Stor. nat. Venezia trident.*, 6 : 208.
- BARTOS, E., 1959. Fauna CSR, 15, Virnici, Rotatoria, Praha.
- BODENHEIMER, F.S., 1935. Animal life in Palestine, Jerusalem.
- BREHM, V., 1930. Einführung in die Limnologie, Berlin.
- CHODOROWSKA, W. et A. CHODOROWSKI, 1966. Quelques observations sur les « rook-pools » dans les Pyrénées centrales. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 16 : 554.
- D'ANCONA, U., 1938. Ricerche idrobiologiche sul Padule di Fucecchio. I - Nota introduttiva. *Boll. Pesca Piscic., Idrobiol.* 14 : 141.
- ELTON, C.S., 1966. The pattern of animal communities, London & New York.
- GURNEY, R., 1932. British Fresh-water Copepoda. Vol. I, II, III. London.
- HARNISCH, O., 1929. Die Biologie der Moore, in Die Binnengewässer, Vol. VII, Stuttgart.
- KLEIN, L., 1962. River pollution II. Causes and effects, London.
- KLIE, W., 1938. Krebstiere oder Crustacea; III Ostracoda, Muschelkrebse. In Tierwelt Deutschlands, 34.
- KRAMPNER, A., 1928. Wandlungen der Kruster-und Rotatorien-Fauna eines perennierenden und eines temporalen Tümpels bei Tel Aviv, etc. *Inst. Revue ges. Hydrobiol.*, 19 : 281.
- KÜLHORN, F., 1965. Vorschlag zur Vereinheitlichung der Klassifizierung von Klein-und Kleinstgewässern im Hinblick auf die Stechmückenforschung. *Gewäss. Abwäss.*, 39-40 : 118.
- LARGAIOLLI, V., 1904. Notizie fisiche e biologiche sul lago di Cepich in Istria, Progr. Ginn. Reale e R. Ist. Sup. Pisino, Parenzo (Citato da L. Pirocchi).
- MORONI, A., 1967. Ostracodi delle risaie italiane, Parma.
- PARENZAN, P., 1928. Il lago di Vrana nell'isola di Cherso. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 4 : 12.

- PARENZAN, P., 1928. Sui Crostacei limnicoli della regione Giulia e specialmente sul gruppo dei Cladoceri. *Archo Zool. ital.*, **12** : 219.
- PARENZAN, P., 1929. Il lago d'Arsa e il suo bacino. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **5** : 818.
- PARENZAN, P., 1933. Cladocera. Sistematica e corologia dei Cladoceri limnicoli italiani ed appendice sui Cladoceri in generale. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, Supplemento n° 8.
- PIROCCHI, L., 1940. Planctonti di pozze d'alpeggio. *Memorie Mus. Stor. nat. Venezia trident.*, **5** : 99.
- PIROCCHI, L., 1942. Endemotipi di Copepodi e Cladoceri in piccole acque del Carso. *Memorie Ist. Ital. Idrobiol.*, **1** : 169.
- RYLOV, V.M., 1963. Freshwater Cyclopoida. Fauna of U.S.S.R., Jerusalem.
- SEBESS (VON), G. ZILAH, 1932. Anabiotische Dipteren. *Arch. Hydrobiol.*, **23** : 310.
- SPODNIIEWSKA, I., E. GRYGIEREK and A. HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1966. Some annual successional changes in plankton of temporal water bodies. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **16** : 585.
- STELLA, E., 1931. Intorno ad alcuni laghi alpini del Trentino, dell'Ampezzano e dell'Alto Adige. *Memorie Mus. Stor. nat. Venezia trident.*, **1** : 45.
- STEUER, A., 1897. Copepoden und Cladoceren der süßen Wasser aus der Umgebung von Triest. *Verh. Zool.-bot. Ges. Vien*, **47**.
- STEUER, A., 1910. Planktonkunde, Leipzig und Berlin.
- THIENEMANN, A., 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. In die Binnengewässer, 18, Stuttgart.
- THIENEMANN, A., 1950. Chironomus, Ibidem, 20, Stuttgart.
- VOIGT, M., 1957. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas, Berlin.
- WAGLER, E., 1937. Krebstiere, Crustacea. In Die Tierwelt Mittel Europas, II, Leipzig.
- WELCH, P.S., 1952. Limnology. New York-Toronto-London.
- WESENBERG-LUND, C., 1939. Biologie der Süßwassertiere. Wien.
- WESENBERG-LUND, C., 1943. Biologie der Süßwasserinsekten, Berlin, Wien.

Reçu le 30 avril 1969.



TAVOLA I

- a) stagno di Za Vrh guardando verso nord-ovest;
b) lo stesso ma guardando verso sud-est.

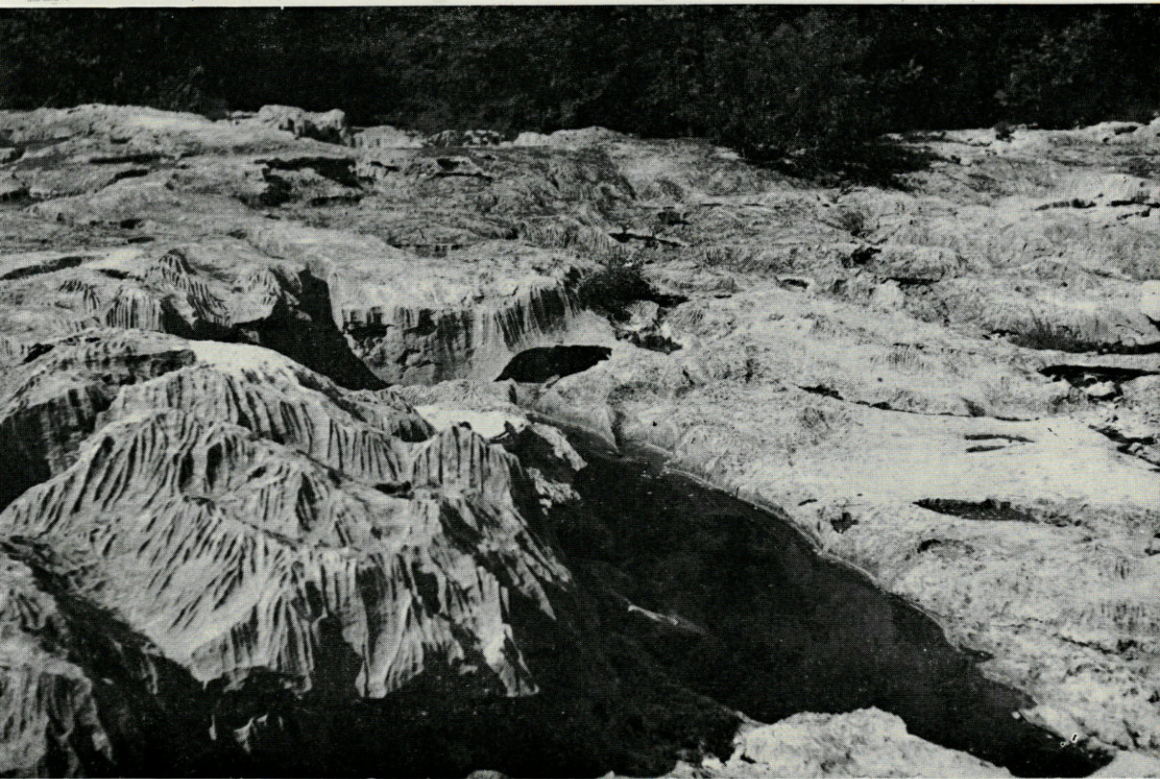
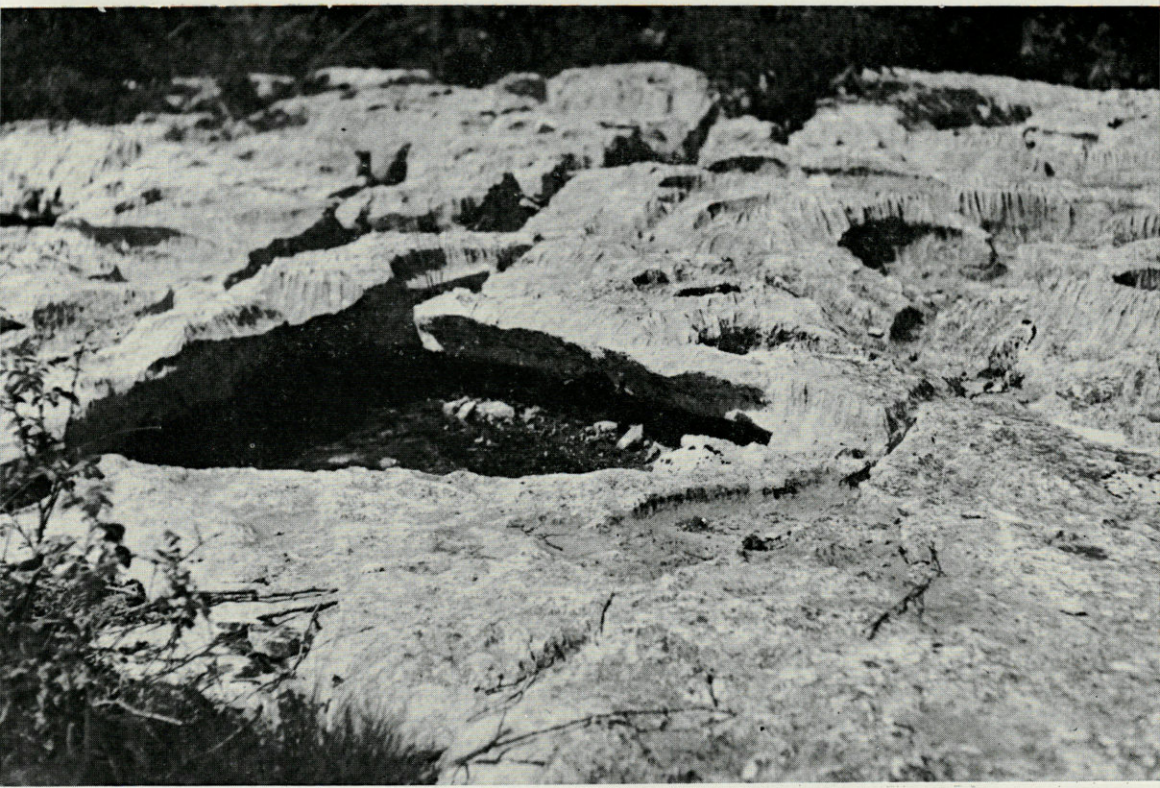


TAVOLA II

a) *pozza di calcare N. 1*; b) *lo stesso N. 2.*

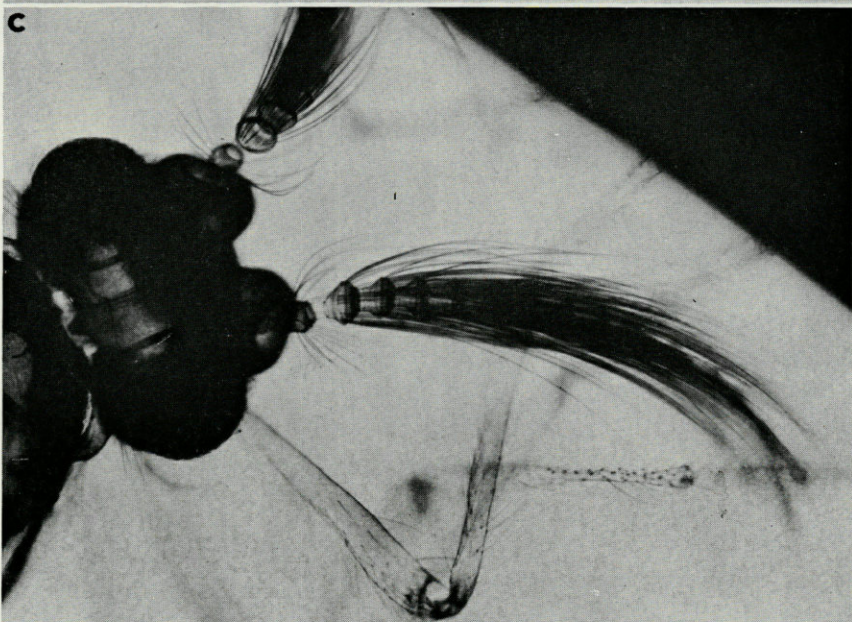
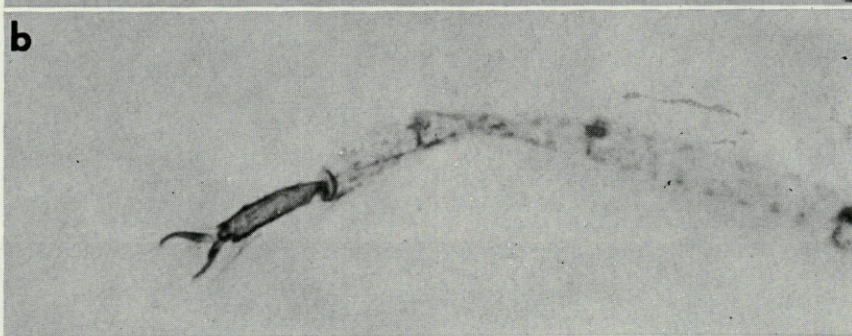
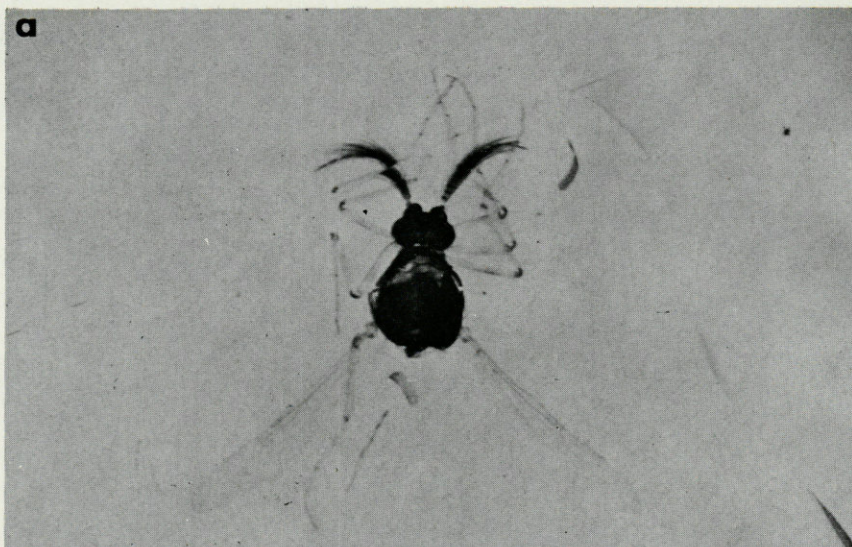


TAVOLA III

- a) *Dasyhelea* sp. gr. *versicolor*, adulto (privo dell'addome);
b) estremità dell'arto posteriore dello stesso;
c) capo e antenna dello stesso.

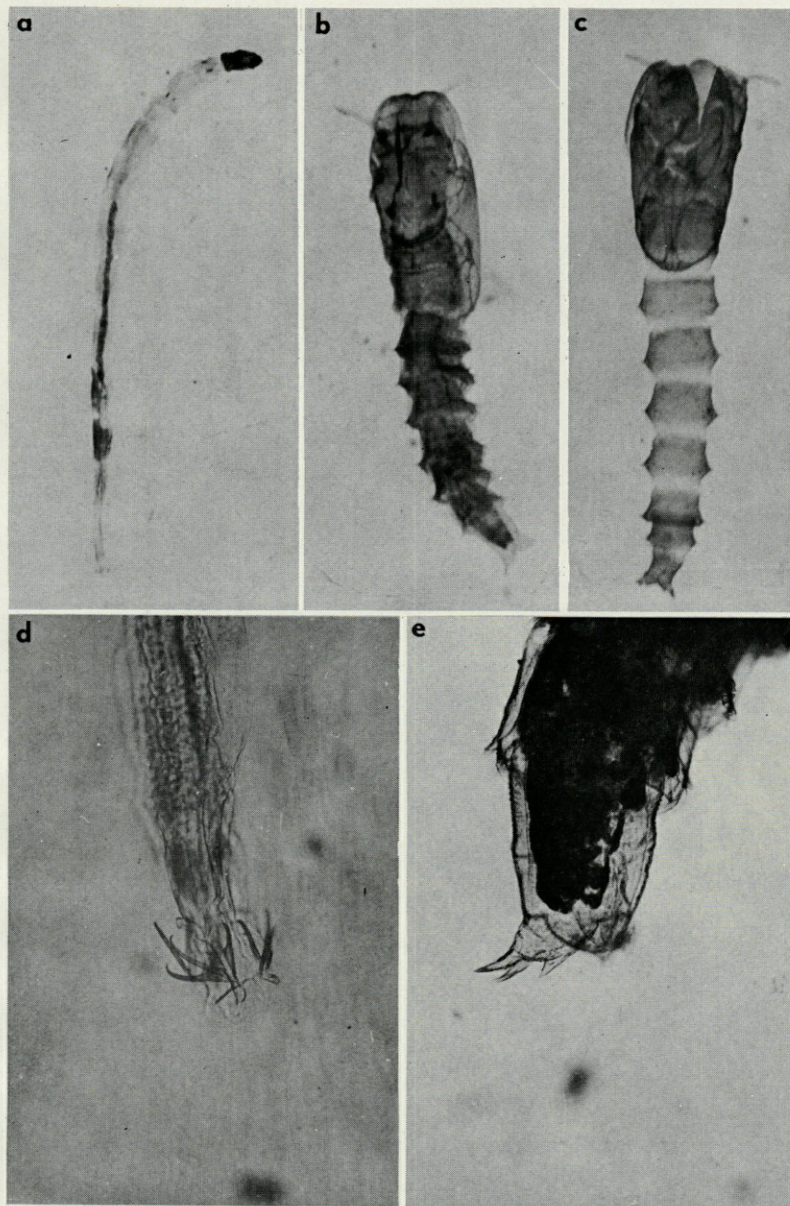


TAVOLA IV

- a) larva di *Dasyhelea* sp. gr. *versicolor*;
- b) pupa dello stesso;
- c) exuvie della stessa;
- d) estremità caudale della larva;
- e) estremità caudale della pupa.

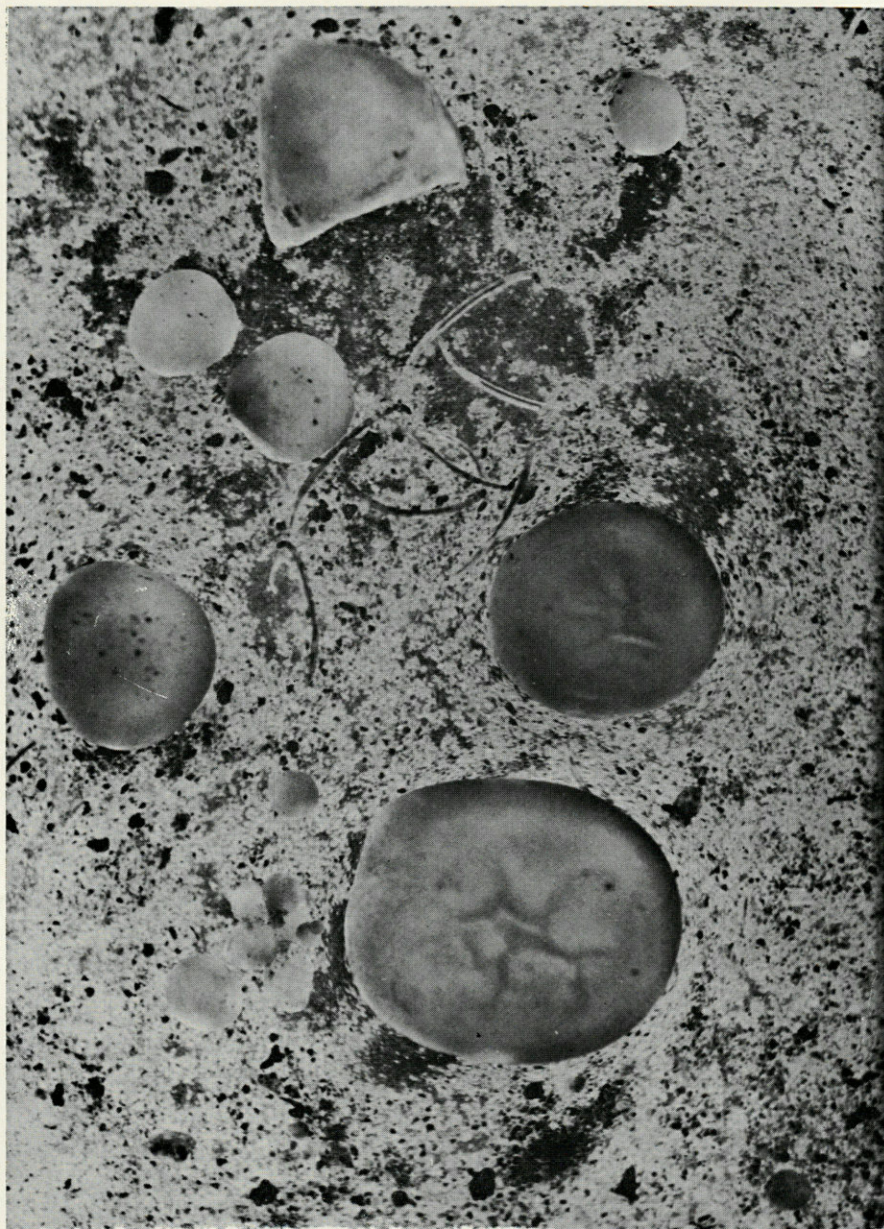


TAVOLA V

Aspetto del materiale raccolto in un litotelma: si osservano le larve di Ceratogonidae e le colonie di Nostoc.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DU GENRE *PROASELLUS*
(CRUSTACEA ISOPODA ASELLIDAE) :
LE GROUPE *CAVATICUS*

par Jean-Paul HENRY

Laboratoire de Biologie Animale et Générale, Faculté des Sciences,
21 - Dijon.

SOMMAIRE

Proasellus cavaticus (Leydig, 1871), tel qu'il est traditionnellement compris par les auteurs et notamment par CHAPPUIS, désigne une espèce hypogée très polymorphe dont les nombreuses populations sont répandues dans les divers types de milieux souterrains aquatiques d'Europe occidentale. Les particularités anatomiques présentées par les individus de certaines stations ont conduit les auteurs à reconnaître dans cet ensemble plusieurs sous-espèces distinctes. Mais les critères purement morphologiques utilisés pour les distinguer sont très variables selon les auteurs et la valeur taxonomique attribuée à ces formes doit être remise en cause. J'ai donc tenté de reconnaître la véritable catégorie taxonomique dans laquelle il convient de ranger chacune de ces formes en faisant appel à plusieurs méthodes de la systématique moderne. C'est ainsi, qu'en plus des caractères morphologiques classiques, j'ai étudié les caractéristiques écologiques et la biogéographie; enfin j'ai été conduit à rechercher s'il existait ou non des possibilités d'hybridation entre ces différentes formes car on a déjà montré la grande importance du critère mixiologique chez les Isopodes.

Les résultats de ces observations conduisent à une nouvelle conception de *P. cavaticus*. Certaines sous-espèces décrites ne sont que de simples formes locales alors que d'autres, au contraire, représentent des espèces indépendantes.

La nouvelle nomenclature s'établit comme suit :

P. cavaticus (Leydig), *P. walteri* (Chappuis), *P. valdensis* (Chappuis), *P. s. strouhali* (Karaman) et *P. s. puteanus* (Henry).

P. cavaticus est l'espèce la plus répandue; elle est confinée dans les eaux souterraines des massifs karstiques, mais elle colonise également le sous-écoulement de certains réseaux hydrographiques.

P. walteri est une espèce typiquement interstitielle dont l'aire de répartition s'étend sur les bassins hydrographiques du Rhône et de la Saône.

P. valdensis est une espèce strictement cavernicole qui semble endémique des massifs karstiques du Jura et des Alpes dauphinoises.

P. s. strouhali et *P. s. puteanus* sont respectivement des formes des nappes phréatiques et alluviales du bassin du Danube et du bassin de la Saône.

Ces cinq formes constituent avec *P. franciscocoli* (Chappuis) et *P. synaselloides* (Henry) le groupe *cavaticus* qui est une des lignées évolutives du genre *Proasellus*.

La description détaillée de l'espèce *P. cavaticus* telle qu'il faut la comprendre maintenant et les diagnoses des autres espèces du groupe terminent ce travail.

GÉNÉRALITÉS

Le genre *Proasellus* Dudich 1925 car. emend. Henry et Magniez 1968 regroupe les nombreuses espèces d'Aselles, le plus souvent anophtalmes, qui ont colonisé toute l'Europe, au sud d'une ligne qui joint la Mer Noire à la Grande-Bretagne, ainsi que le Moyen-Orient méditerranéen et l'Afrique du Nord. Cet ensemble d'Asellides paléarctiques semble constitué de plusieurs lignées qui occupent chacune une aire de répartition géographique assez distincte. En Europe occidentale, deux espèces à vaste répartition sont les représentants les plus connus du genre. La première, *Proasellus meridianus* (Racovitza) est une espèce oculée et généralement épigée qui présente une grande homogénéité morphologique. La seconde, au contraire, *Proasellus cavaticus* (Leydig), hypogée et anophtalme, fut considérée pendant longtemps comme une espèce monotypique, représentant à elle seule une lignée évolutive des *Proasellus* (Chappuis 1949) alors qu'il s'agit en réalité d'un ensemble très polymorphe. Cette conception de l'espèce *cavaticus* est due au fait qu'il n'existait aucune diagnose précise, fondée sur les critères taxonomiques fondamentaux modernes définis par RACOVITZA, pour caractériser cette forme. En effet, par suite de son histoire complexe dont les différents événements ont été rapportés par CHAPPUIS (1948) et HENRY (1966), cet Aselle est resté mal défini malgré plusieurs descriptions détaillées dont il a fait l'objet. Cependant pour tenir compte de différences morphologiques plus ou moins nettes présentées par certaines populations, les systématiciens ont été obligés de définir plusieurs sous-espèces. Mais

ces coupures infra-spécifiques, effectuées sans définition précise et sans étude de la variabilité de l'espèce, sont de valeurs très inégales selon les critères retenus. C'est ainsi que certaines sous-espèces ne diffèrent de la forme typique que par quelques petits détails anatomiques, alors que d'autres, au contraire, s'en écartent beaucoup par des caractères morphologiques importants. Malgré ce déséquilibre systématique, les auteurs continuèrent à penser que *P. cavaticus* était une forme monospécifique dont la vaste répartition géographique expliquait la grande variabilité. Or, comme les découvertes toujours plus nombreuses de nouvelles populations montraient que chacune d'elles avait ses caractères propres, toute définition précise de l'espèce devenait de plus en plus difficile. On pouvait alors se demander quels étaient les caractères spécifiques de *P. cavaticus* et si chaque forme reconnue correspondait à une sous-espèce ou à une espèce distincte. CHAPPUIS prit conscience de ce problème et a écrit en 1949 que « seul un examen d'un grand nombre d'individus provenant d'un grand nombre de localités pourrait éclaircir la question de l'*A. cavaticus* ». Ce problème est resté sans solution. Aussi, ayant entrepris des recherches expérimentales sur ces Isopodes, poursuivant et développant celles de HUSSON et DAUM (1955) qui ont réalisé les premiers élevages de *P. cavaticus*, j'ai été amené à essayer de le résoudre. En effet, il s'est avéré très rapidement indispensable pour la compréhension de mes observations biologiques de connaître parfaitement la systématique des individus étudiés. Grâce à l'examen d'un abondant matériel et à la découverte récente de nombreuses stations, j'ai pu étendre cette étude sur l'ensemble des formes décrites, et c'est finalement la révision complète de la lignée *cavaticus* que je me suis proposé de faire. J'ai mené celle-ci en abordant le problème sous plusieurs aspects. Réalisant les conditions définies par CHAPPUIS, une comparaison morphologique précise des différentes sous-espèces m'a permis d'en étudier la variabilité, d'en définir les traits caractéristiques et d'en préciser exactement la valeur systématique dans le cadre de la lignée *cavaticus* et du genre *Proasellus*. A ces données morphologiques, j'ai pu ajouter le résultat de croisements expérimentaux effectués entre ces formes, ce qui m'a permis d'étudier leurs affinités sous un aspect biologique dont l'importance en systématique ne doit pas être négligée. Enfin, les précisions écologiques et biogéographiques que je peux apporter pour toutes ces formes contribuent également à améliorer la connaissance taxonomique de cette lignée.

LE GROUPE *CAVATICUS*

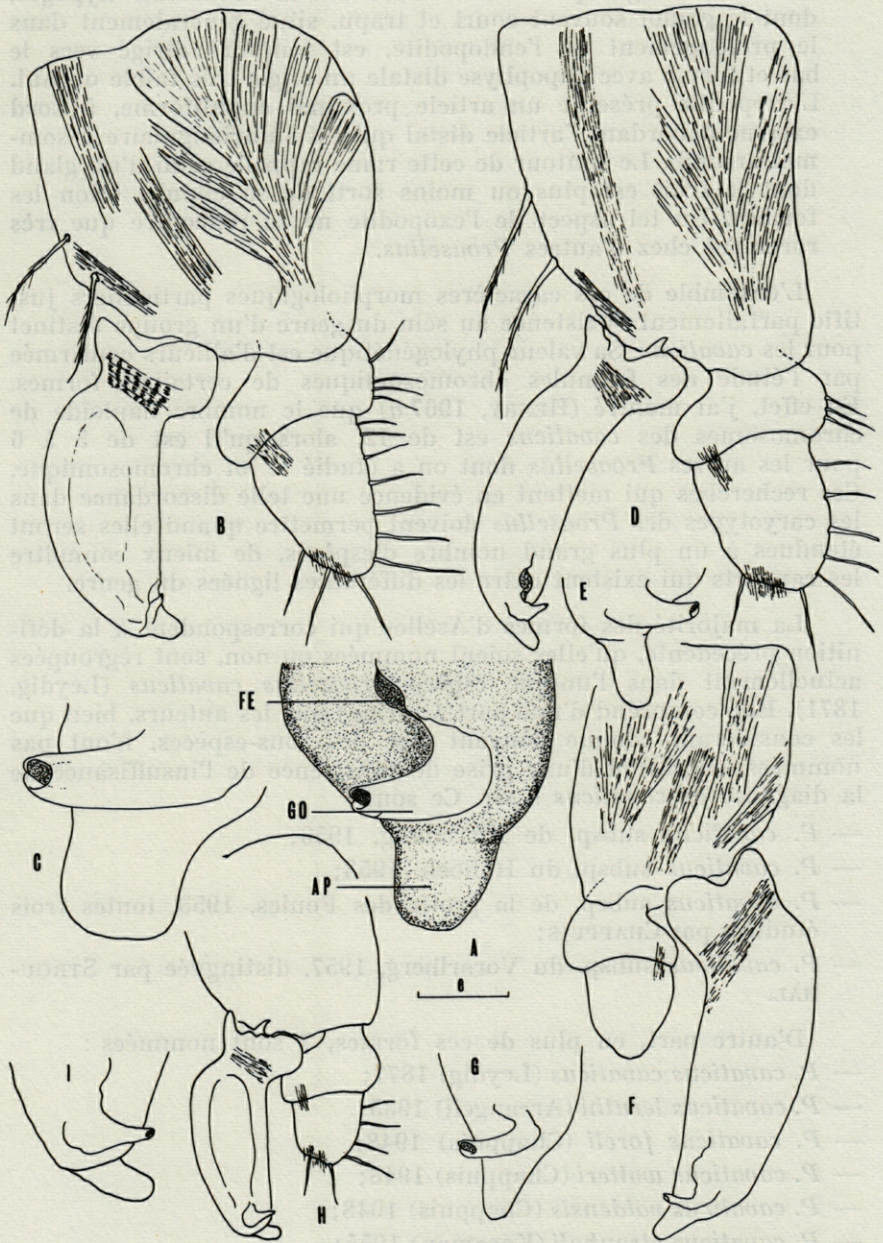
Si la connaissance des *cavaticus* au niveau spécifique est restée si imprécise, leur individualité au sein des *Proasellus* a été très nettement et très tôt reconnue. RACOVITZA (1922) considère qu'ils appartiennent à la grande souche de *P. meridianus*, qui sera, en 1925, utilisée par DUDICH comme espèce-type des *Proasellus*, mais

qu'ils y occupent une position isolée dont on ne pouvait encore établir les rapports avec les autres formes. Une étude morphologique détaillée basée sur les caractères des pléopodes mâles a permis à CHAPPUIS (1949) de montrer que les espèces de *Proasellus* se disposent en quatre lignées évolutives. L'une d'elles comprend les différents *cavaticus* qui forment un groupe bien distinct et homogène; les trois autres, assez voisines l'une de l'autre, comprennent toutes les autres formes de *Proasellus* alors connues. KARAMAN (1955), pour mettre en évidence la situation particulière des *cavaticus*, créa même un sous-genre nouveau, *Cavasellus*, qui est resté mal défini. Cette nouvelle entité regroupait d'ailleurs d'autres *Proasellus* dont les affinités systématiques avec les *cavaticus* sont très discutables. Aussi il convient, avant d'envisager le cas particulier de la lignée, de bien la définir par rapport à l'ensemble des *Proasellus*. Les caractères qui nous paraissent les plus importants pour définir ce groupe sont les suivants :

- Biotope hypogé;
- Yeux absents; aucun *Proasellus* oculé connu ne semble proche parent des *cavaticus*;
- Périopodes IV du mâle identiques à ceux de la femelle. Il n'y a donc pas, chez le mâle, de différenciation de cet appendice en crochet nuptial comme c'est le cas chez les mâles de certains *Proasellus* hypogés;
- Pléopodes II du mâle avec endopodite toujours terminé par une apophyse tergale généralement forte et légèrement recourbée vers le côté externe. Le goulot, fin et assez allongé, à l'extrémité duquel s'ouvre l'orifice de la vésicule interne, est incliné dès sa naissance vers l'exopodite et forme avec l'axe de l'endopodite un angle important. Une telle conformation (fig. 1 A), dont la structure détaillée varie selon les formes, permet de séparer

FIG. 1.

- A. — Structure typique, en vue sternale, de l'extrémité de l'organe copulateur (endopodite du pléopode II ♂) de *Proasellus* du groupe *cavaticus*; AP : apophyse tergale, FE : fente sternale qui forme l'orifice afférent de la vésicule interne, GO : goulot qui porte à son extrémité l'orifice efférent de la vésicule interne.
- B. — Pléopode II ♂ gauche, face sternale, de *P. cavaticus* (de la mine de Moutiers), $e = 140 \mu$.
- C. — Extrémité de l'endopodite du pléopode II ♂ droit de *P. cavaticus*, $e = 28 \mu$.
- D. — Pléopode II ♂ gauche, face sternale, de *P. valdensis*, $e = 90 \mu$.
- E. — Extrémité de l'endopodite de l'appendice précédent, $e = 36 \mu$.
- F. — Pléopode II ♂ droit, face sternale, de *P. walteri*, $e = 25 \mu$.
- G. — Extrémité de l'endopodite de l'appendice précédent, $e = 10 \mu$.
- H. — Pléopode II ♂ gauche, face sternale, de *P. strouhali puteanus*, $e = 70 \mu$.
- I. — Extrémité de l'endopodite de l'appendice précédent, $e = 25 \mu$.



nettement le groupe *cavaticus* des autres *Proasellus* hypogés, dont le goulot souvent court et trapu, situé généralement dans le prolongement de l'endopodite, est toujours dirigé vers le bas et forme avec l'apophyse distale un angle très faible ou nul. L'exopodite présente un article proximal cupuliforme, à bord externe débordant l'article distal qui est subtriangulaire à sommet arrondi. Le contour de cette rame rappelle celui d'un gland dont le fruit est plus ou moins sorti de sa cupule, selon les formes. Un tel aspect de l'exopodite ne se rencontre que très rarement chez d'autres *Proasellus*.

L'ensemble de ces caractères morphologiques particuliers justifie parfaitement l'existence au sein du genre d'un groupe distinct pour les *cavaticus*. Sa valeur phylogénétique est d'ailleurs confirmée par l'étude des formules chromosomiques de certaines formes. En effet, j'ai montré (HENRY, 1967 a) que le nombre haploïde de chromosomes des *cavaticus* est de 12, alors qu'il est de 5 à 6 pour les autres *Proasellus* dont on a étudié le lot chromosomique. Ces recherches qui mettent en évidence une telle discordance dans les caryotypes des *Proasellus* doivent permettre quand elles seront étendues à un plus grand nombre d'espèces, de mieux connaître les rapports qui existent entre les différentes lignées du genre.

La majorité des formes d'Aselles qui correspondent à la définition précédente, qu'elles soient nommées ou non, sont regroupées actuellement dans l'unique espèce *Proasellus cavaticus* (Leydig, 1871). Elle comprend d'une part 4 formes que les auteurs, bien que les considérant comme pouvant être des sous-espèces, n'ont pas nommées, en raison d'une prise de conscience de l'insuffisance de la diagnose de *cavaticus* s. str. Ce sont :

- *P. cavaticus* subsp. de Küssaberg, 1953;
- *P. cavaticus* subsp. du Hölloch, 1953;
- *P. cavaticus* subsp. de la grotte des Foules, 1953, toutes trois étudiées par CHAPPUIS;
- *P. cavaticus* subsp. du Vorarlberg, 1957, distinguée par STROUHAL.

D'autre part, en plus de ces formes, 7 sont nommées :

- *P. cavaticus cavaticus* (Leydig) 1871;
- *P. cavaticus leruthi* (Arcangeli) 1935;
- *P. cavaticus foreli* (Chappuis) 1948;
- *P. cavaticus walteri* (Chappuis) 1948;
- *P. cavaticus valdensis* (Chappuis) 1948;
- *P. cavaticus strouhali* (Karaman) 1955;
- *P. cavaticus puteanus* (Henry) 1966.

P. c. cavaticus présente une aire de répartition très vaste qui s'étend sur une grande partie de l'Europe occidentale (Angleterre, Allemagne, Belgique, Suisse, Autriche) tandis que chacune des autres formes occupe des aires beaucoup plus délimitées. L'ensemble correspond au groupe *cavaticus* tel que le comprenait CHAPPUIS, puisqu'il s'agissait alors d'une lignée monospécifique. J'ai également rangé dans ce groupe (HENRY, 1963) une espèce phréatique et anophtalme du Sud-Est de la France, *Proasellus synaselloides* (Henry) 1963, dont les caractères morphologiques particuliers permettent de la considérer comme une forme indépendante (fig. 2 A). Nous devons également y inclure une seconde espèce hypogée d'Italie du Nord, *Proasellus franciscoi* (Chappuis) 1956, dont l'originalité de certains caractères n'a pas permis à l'auteur de déceler ses affinités systématiques, alors qu'indiscutablement elle appartient au groupe *cavaticus* tel qu'il vient d'être défini (fig. 2 C).

LE PROBLÈME DE L'ESPÈCE *CAVATICUS* ET DE SES SOUS-ESPÈCES

Le problème qui se pose est celui de savoir si chacune des sous-espèces correspond en réalité à une entité systématique valable. On pourra alors se demander pour les formes dont l'indépendance taxonomique aura été reconnue si le statut de sous-espèce qui leur a été attribué traduit suffisamment les différences observées, compte tenu de ce qui est admis pour les autres lignées de *Proasellus*. Pour y répondre, il convient donc d'utiliser tant les données morphologiques classiques que celles qui ont pu être récemment précisées dans les domaines biologique, écologique et biogéographique.

1. — DONNÉES MORPHOLOGIQUES.

Avant d'entreprendre une comparaison de ces différentes formes, il faut déjà définir avec précision ce que l'on entend par *P. c. cavaticus* et en donner une diagnose moderne et concise. Celle-ci doit tenir compte des caractères taxonomiques fondamentaux des Asellides, en particulier de la conformation du pléopode II ♂ qui fournit le meilleur critère spécifique, notamment par l'étude de la forme et de la structure de son endopodite. STROUHAL (1957) avait déjà suggéré que les futures recherches systématiques sur *cavaticus* soient fondées sur une étude détaillée de l'extrémité

distale de l'organe copulateur des mâles. C'est dans ce sens que lors de mes premières recherches (HENRY, 1966), j'ai pris comme type des individus de deux stations lorraines (grotte de Sainte-Reine et mine de Moutiers) dont les caractères correspondent au mieux à ceux des vrais *cavaticus* tels que les renseignements contenus dans les descriptions les plus complètes qui existaient jusqu'alors nous permettent de les définir (TATTERSALL 1930, STAMMER 1932, WÄCHTLER 1937, KARAMAN 1955 et STROUHAL 1957).

A partir de ces travaux et de mes observations personnelles effectuées sur de nombreux individus d'origines diverses, j'ai pu établir une diagnose assez précise de *P. c. cavaticus* dont le détail sera exposé plus loin. Dès maintenant, il suffit de mentionner les caractères des pléopodes II ♂ : protopodite aussi long que large, endopodite et exopodite généralement subégaux (fig. 1 B). L'endopodite (organe copulateur) assez arqué, très élargi en son milieu, se termine par une forte apophyse tergale dirigée vers l'exopodite (fig. 1 C); le goulot, assez large, forme un angle presque droit avec l'apophyse. Les formes dont le pléopode II ♂ différera de façon notable de celui de *P. c. cavaticus*, soit par son aspect général, soit par la structure de son endopodite et en particulier de la région distale de celui-ci, devront dans un premier temps être considérées comme spécifiquement indépendantes, quelle que soit par ailleurs l'identité des autres caractères morphologiques. Corrélativement, les sous-espèces qui se différencieront du type par des caractères ne concernant pas ces critères ne devront pas conserver leur autonomie ou tout au moins ne pas être placées sur le même rang que les précédentes. Si dans le premier cas, les différences observées ont une valeur taxonomique certaine, elles ne correspondent dans le second qu'à des variations individuelles sans importance. L'application de ces critères dans l'étude critique des descriptions de chacune des sous-espèces permet une première mise en ordre.

Les trois sous-espèces (Küssaberg, Hölloch et grotte des Foules) que CHAPPUIS distingue de la forme-type n'ont pas été décrites dans le détail. L'auteur, qui montrait alors l'existence d'une structure commune de l'organe copulateur au sein d'une même lignée, n'en donne que les schémas des extrémités distales des endopodites des pléopodes II ♂. Mais la valeur systématique du caractère mis en évidence permet de situer ces trois formes par rapport à l'espèce *cavaticus* et à ses sous-espèces. C'est ainsi que la sous-espèce de Küssaberg rappelle à cet égard *P.c. strouhali* et *P.c. puteanus*; ces trois formes présentent un goulot assez fin et une apophyse très inclinée vers l'exopodite, ce qui réduit l'angle ainsi formé à 30° environ. STROUHAL (1957) note également la similitude de ce caractère chez *strouhali* et la subsp. de Küssaberg. La sous-espèce du Hölloch ne diffère pas de façon notable des *cavaticus* typiques en

ce qui concerne ce caractère; aussi, en l'absence d'autres données, tout permet de croire qu'il ne s'agit pas d'une forme distincte. Quant à la sous-espèce de la grotte des Foules, la structure de la partie terminale de son endopodite II est identique à celle de *P.c. valdensis*; on peut donc, à ce titre, la considérer comme très proche de cette sous-espèce. Quoiqu'il en soit, si les descriptions très succinctes de ces trois formes ne permettent pas d'établir plus précisément leurs affinités systématiques, l'importance du caractère morphologique étudié laisse penser qu'elles ne représentent vraisemblablement chacune qu'une population de formes précédemment connues.

La quatrième sous-espèce (Vorarlberg) distinguée par STROUHAL (1957) a été par contre suffisamment décrite pour qu'on puisse se rendre compte qu'elle possède les caractères typiques de *P. cavaticus* s. str. L'aspect et la structure des pléopodes II ♂ correspondent en particulier parfaitement à ceux qui viennent d'être énoncés dans la diagnose de l'espèce. STROUHAL signale d'ailleurs la grande ressemblance, en ce qui concerne la structure distale des endopodites II ♂, entre cette forme autrichienne et la subsp. du Hölloch qui est identique au type. Les critères retenus pour la différencier n'ont pas de valeur taxonomique et ne peuvent justifier sa séparation.

La sous-espèce *leruthi*, qui désigne les *cavaticus* de Belgique, n'est déjà plus considérée comme une sous-espèce séparée (BIRSTEIN 1951, HENRY 1967 b) parce qu'elle ne diffère des autres *cavaticus* que par de très petites différences, sans valeur spécifique, alors qu'elle est identique au type en ce qui concerne le pléopode II ♂.

La sous-espèce *foreli*, des lacs alpins, décrite à l'origine comme espèce indépendante, est considérée par CHAPPUIS (1948) comme sous-espèce de *cavaticus* en raison de la constitution identique des organes copulateurs. Cet auteur écrit notamment à son sujet : « fente sternale et crochet sternal (goulot) comme chez les autres *cavaticus* ». Elle ne s'en sépare en fait que par une légère différence de chétotaxie. Ce caractère n'impose pas cette coupure systématique et son maintien qui semble donc très discutable au point de vue morphologique ne pourrait être justifié que par son biotope particulier.

La sous-espèce *walteri* présente des caractères morphologiques qui la séparent incontestablement de tous les autres *cavaticus*. C'est une petite forme interstitielle à corps très grêle et filiforme dont les plus grands individus dépassent rarement 2 mm, taille nettement inférieure à celle des plus petits individus adultes connus de *cavaticus*, soit 4 mm environ en moyenne. Son caractère le plus remarquable est la forme de son pléopode II ♂ dont l'aspect

particulier avait été noté dans la description : « aucun *cavaticus* n'a un endopodite du pléopode II ♂ aussi long en comparaison avec son exopodite qu' *A. cavaticus walteri* » (fig. 1 F). Des différences morphologiques aussi considérables, séparant très nettement cette forme des autres sous-espèces, permettent de la considérer comme une espèce distincte.

La sous-espèce *valdensis* se distingue de *P.c. cavaticus* essentiellement par les proportions différentes du pléopode I ♂ et surtout par celles de l'endopodite du pléopode II ♂ (fig. 1 D). Chez cette sous-espèce, l'organe copulateur très allongé (4 fois plus long que large) est prolongé par une longue apophyse alors que chez la forme-type l'endopodite plus trapu (2 fois plus long que large) se termine par une apophyse beaucoup plus large et plus courte (fig. 1 E). Le goulot de la vésicule interne a également une constitution différente. L'importance systématique de ces caractères montre le bien fondé de l'individualisation de *valdensis* au sein des *cavaticus*.

La sous-espèce *strouhali* est une forme autrichienne qui s'écarte des *cavaticus* typiques également par la constitution de ses pléopodes sexuels; en particulier l'apophyse assez longue et très recourbée vers l'exopodite de son organe copulateur est perpendiculaire à l'axe de cet article et forme avec le goulot assez fin un angle de 30°, soit le tiers environ de celui présenté par les *cavaticus* typiques. La valeur que l'on doit attribuer à cet ensemble de caractères montre qu'il s'agit bien d'une entité systématique valable et conduit à la séparer des autres formes du groupe.

La sous-espèce *puteanus* présente des caractères morphologiques qui nous obligent à la rapprocher des *strouhali* et non pas des *cavaticus* (fig. 1 H). Elle ne se distingue à la vérité de la forme autrichienne que par quelques détails de phanérotaxie des pléopodes, mais nous la maintiendrons comme sous-espèce particulière pour tenir compte de la grande distance séparant les aires de ces deux formes.

Cette étude comparative des sous-espèces de *cavaticus* nous montre que, du point de vue strictement morphologique, elles peuvent se répartir en trois catégories. La première, avec les sous-espèces du Hölloch et du Vorarlberg, *P.c. leruthi* et *P.c. foreli*, ne représente pas des entités systématiques distinctes de l'espèce-type, mais plutôt des variétés ou formes locales dont les différences anatomiques n'affectent que des caractères instables sans valeur taxonomique. Nous étudierons plus loin l'opportunité de leur conserver une appellation propre. La seconde catégorie est constituée par une seule forme, *P.c. walteri*, dont l'originalité de la morphologie générale et plus particulièrement celle des pléopodes sexuels

démontrent qu'il s'agit indiscutablement d'une espèce distincte. Enfin, la dernière regroupe toutes les autres dont les caractères fondamentaux s'écartent trop de ceux de *P.c. cavaticus* pour que l'on puisse en faire de simples subdivisions de cette espèce. Mais les caractères distinctifs relevés peuvent ne pas paraître suffisants pour décider s'il s'agit d'espèces ou de sous-espèces, d'autant plus que la morphologie générale de ces formes présente une certaine homogénéité. C'est ce qui empêchait nos prédécesseurs de savoir à priori quel statut taxonomique exact leur attribuer. Il convient donc pour connaître les affinités réelles entre ces « sous-espèces » et *P. cavaticus* d'envisager leur répartition géographique et leur écologie et d'entreprendre entre elles, quand cela est possible, des croisements expérimentaux.

2. — DONNÉES BIOGÉOGRAPHIQUES.

Rappelons qu'à l'origine toute colonie qui différait plus ou moins du type était considérée comme pouvant être une sous-espèce nouvelle; son aire de répartition était très restreinte, toujours limitée à une ou deux stations seulement. C'est le cas très typique des trois « sous-espèces » de CHAPPUIS (Hölloch, Küssaberg et Foules) qui n'étaient connues chacune que de la seule localité qui les désigne. *P. cavaticus* est donc un agrégat de populations plus ou moins séparées les unes des autres et dont certaines étaient nommées ou présumées être des sous-espèces. Mais les recherches de nouvelles stations entreprises récemment, ainsi que l'analyse de toutes les données bibliographiques, me montrèrent que plusieurs « sous-espèces », celles qui étaient justement morphologiquement bien reconnaissables et placées précédemment dans les catégories 2 et 3, n'étaient pas aussi localisées qu'on ne l'avait cru. Bien au contraire, elles occupaient souvent une aire relativement étendue où elles présentaient d'ailleurs une remarquable stabilité morphologique. C'est ainsi que *walteri*, *valdensis*, *puteanus* et *strouhali* se sont révélées être des formes biogéographiquement plus importantes que de simples variétés locales d'intérêt purement systématique. A la lumière de ces données sur la répartition des « sous-espèces » de *cavaticus*, on pourra tenter de préciser les rapports systématiques entre chacune d'elles.

La forme *walteri* considérée par CHAPPUIS comme une sous-espèce localisée, aux caractères dégénérés, présente au contraire une extension très importante. Elle s'étend des environs de Bâle, dans la vallée du Rhin jusqu'au Sud du bassin du Rhône. Elle vient d'être découverte très récemment (HENRY et MAGNIEZ 1970 b), vers le Nord, dans le bassin de la Saône où elle peuple le sous-

écoulement et les nappes phréatiques de plusieurs affluents de ce fleuve et y cohabite parfois avec la forme *puteanus* ou avec l'espèce *cavaticus* elle-même. L'importance de sa distribution géographique et sa cohabitation sans hybridation avec deux autres « sous-espèces » sont déjà des indices sérieux de l'indépendance spécifique de cette forme.

La forme *valdensis*, décrite de la source de l'Orbe dans le Jura vaudois, se rencontre en France en de nombreuses stations du Jura et des Alpes dauphinoises. Nous l'avons même considérée comme une forme endémique limitée à ces deux massifs (HENRY 1970). Mais, à l'intérieur même de son aire, on connaît également des stations de *P.c. cavaticus* : citons par exemple la grotte de Corveissiat (Ain), où les individus présentent les caractères de l'espèce-type et ne peuvent en aucun cas être considérés comme des représentants d'une forme intermédiaire. Ces observations montrent que l'aire de *P.c. cavaticus* s'étend sur celle de la « sous-espèce » *valdensis*. Une telle imbrication des aires de répartition de deux sous-espèces n'est pas conforme à la définition que l'on donne normalement de ce taxon puisque l'on admet par principe que deux sous-espèces ne se superposent pas. Pour tenir compte de ces conditions, on doit donc admettre que les deux formes en présence représentent en réalité chacune une espèce distincte. Il faut alors élever *valdensis* au rang spécifique, ce qui est d'ailleurs tout à fait compatible avec ce qu'apportent les données morphologiques précédentes. Quant à la « sous-espèce » de la grotte des Foules, que nous avons assimilée à *valdensis*, il est à noter qu'elle se situe dans le Jura, c'est-à-dire au sein même de l'aire de cette forme.

On peut faire les mêmes remarques à propos de la forme *puteanus* qui fut créée pour désigner une population particulière du Beaujolais. Par la suite, on a pu mettre en évidence une aire de répartition assez vaste qui s'étend actuellement du Beaujolais jusqu'au nord dans le réseau hydrographique de la Saône. Or, *P.c. cavaticus* vit dans une mine de plomb voisine de la station-type de *puteanus* au Pérréon (Rhône) et récemment deux populations ont été découvertes au sein de l'aire, à la grotte d'Azé (Saône-et-Loire) et à la grotte de Bèze (Côte-d'Or). Là aussi il y a donc une superposition très nette des deux aires de répartition qui tend à confirmer les données morphologiques, à savoir que *puteanus* et *cavaticus* appartiennent à deux formes spécifiquement séparées.

C'est au même résultat que l'on aboutit quand on étudie la répartition de la forme *strouhali*. Cet Aselle autrichien qui ne désignait d'abord que des exemplaires phréatiques du bassin de Vienne, est connu actuellement de nouvelles stations (STROUHAL 1957, FRIESEL-DICHTL 1959) dans le bassin de Salzbourg. Ceci

constitue une aire de répartition assez vaste qui empiète à l'ouest sur celle de *P.c. cavaticus* dont on connaît un certain nombre de stations dans cette partie des Alpes, au sud de l'Inn. Ce chevauchement ne s'explique que si l'on considère ces deux formes comme appartenant à deux espèces différentes. La « sous-espèce » de Küssaberg, très proche de *strouhali* morphologiquement, se situe parfaitement dans l'aire de distribution de cette forme.

3. DONNÉES BIOLOGIQUES.

Ayant en élevage des populations de ces diverses formes, j'ai pensé qu'il serait intéressant de réaliser entre elles des croisements expérimentaux d'autant plus que de telles expériences déjà pratiquées sur d'autres Asellides, se sont révélées très significatives sur la spécificité des formes étudiées. En 1926, HAEMMERLI-BOVERI essaya de croiser *Asellus aquaticus* et *P. cavaticus*, et VANDEL tenta des fécondations croisées entre les trois espèces épigées françaises, *A. aquaticus*, *P. meridianus* et *P. coxalis*; plus récemment WILLIAMS (1962) reprit les essais de croisements entre *A. aquaticus* et *P. meridianus*. Dans tous les cas, ces auteurs obtinrent des résultats négatifs qui semblent donc prouver l'impossibilité de croiser entre elles ces différentes espèces d'Aselles. C'est à une telle conclusion que devait également aboutir VANDEL chez les Isopodes terrestres : les croisements effectués entre des espèces morphologiquement très voisines et vivant dans des biotopes identiques ne donnèrent aucun résultat. L'auteur en avait conclu que chez les Isopodes, seules, les formes infraspécifiques pouvaient se croiser entre elles. On peut donc penser, qu'au moins en ce qui concerne ces Crustacés, le croisement constitue un critère spécifique valable. Son application aux différentes formes de *P. cavaticus* devrait donc permettre de résoudre définitivement le problème qu'elles posent. Certains auteurs peuvent, en effet, continuer à penser que la grande variabilité des caractères morphologiques de ces Aselles est un obstacle à une définition précise de l'espèce basée sur ceux-ci et que la valeur taxonomique exacte reste incertaine.

Les expériences ont porté sur 7 populations différentes qui appartiennent à l'une ou à l'autre des trois formes : *cavaticus*, *puteanus* et *valdensis*. Les *cavaticus* sont représentés par trois colonies choisies en raison des variations de taille et de forme du corps qui caractérisent les individus de chacune d'elles, alors que les caractères anatomiques fondamentaux sont identiques. Ces colonies proviennent de la mine de Moutiers (Meurthe-et-Moselle), la grotte de Sainte-Reine (Meurthe-et-Moselle) et la grotte de Corveissiat (Ain) que nous désignons en abrégé par MOU, SR et COR. Les individus des deux premières stations diffèrent de façon

très notable par la taille, ceux de Moutiers dépassent 8 mm, alors que les plus grands de Sainte-Reine atteignent rarement 5,5 mm (HENRY 1965). A cet égard, les deux populations pourraient être considérées comme deux races géographiques. Quant aux exemplaires de la grotte jurassienne, ils sont également de petite taille (4,5 mm en moyenne) mais se différencient très nettement des Aselles lorrains de Sainte-Reine par la forme élargie de leur corps. Les *puteanus* sont représentés par deux populations, celle du Beaujolais et une de Bourgogne, dont les individus, malgré cet éloignement géographique, sont morphologiquement très semblables. Nous les désignerons par les sigles BEAU et BOUR. Les représentants de *valdensis* proviennent de la résurgence du Bief Noir (Jura) d'une part et de la grotte de la Doria, dans les Alpes dauphinoises, d'autre part (sigles utilisés BFN et DOR); il n'existe aucune variation morphologique notable entre ces individus.

Nos essais de croisements ont duré au minimum 10 mois et se sont poursuivis dans la majorité des cas au-delà d'un an. Au cours d'une telle période, on est assuré que chez la plupart des femelles en expérience la maturation des ovocytes s'effectuera et que celles-ci deviendront ovigères. J'ai montré en effet que chez *P. cavaticus* les pontes peuvent intervenir pendant toute l'année et que très souvent le cycle génital de la femelle comprend deux pontes annuelles (HENRY 1965). Les femelles ont été choisies parmi celles maintenues en élevage sans mâle depuis plusieurs mois. J'ai entrepris deux séries d'expériences : la première consiste à réaliser des croisements entre des individus d'origine différente mais appartenant à la même « sous-espèce » ; la seconde en des croisements entre « sous-espèces » différentes.

a) *Croisements entre individus de la même « sous-espèce » mais d'origine différente.*

Ce premier type d'expériences permet de savoir si des croisements féconds sont réalisables entre des populations isolées géographiquement mais que les critères actuels font considérer comme appartenant à la même forme. Dans l'analyse des résultats, nous entendrons par résultat positif (+) l'obtention dans la cavité incubatrice de la femelle d'œufs qui se développeront. En effet, en l'absence de mâle, une femelle peut devenir ovigère sans qu'il y ait développement ultérieur des œufs qui n'ont pas été fécondés. Un tel résultat dans nos expériences sera évidemment exprimé comme négatif (O).

— cas de *cavaticus* :

Dans ces croisements, il faut, afin de supprimer toute incompatibilité mécanique éventuelle qui se produirait lors de l'accou-

plement, choisir des individus de taille très voisine. En effet, les Aselles de Moutiers peuvent atteindre 8 mm, alors que ceux des autres populations utilisées ne dépassent pas 5 mm environ. Aussi les individus de Moutiers mis en expérience mesuraient entre 4 et 6 mm, ce qui correspond à des tailles de jeunes adultes, la maturité sexuelle intervenant dès la fin de la première année. Les six combinaisons possibles ont été réalisées et ont toutes donné des résultats positifs :

♂	MOU	×	♀	SR	→	+
♂	MOU	×	♀	COR	→	+
♂	COR	×	♀	SR	→	+
♂	COR	×	♀	MOU	→	+
♂	SR	×	♀	MOU	→	+
♂	SR	×	♀	COR	→	+

— cas de *valdensis* :

Les individus des deux stations étant de même taille, il n'y a aucune condition particulière à la réalisation de ce croisement. Les deux combinaisons possibles ont donné des résultats positifs :

♂	DOR	×	♀	BFN	→	+
♂	BFN	×	♀	DOR	→	+

— cas de *puteanus* :

Les récoltes de cette forme dans la station beaujolaise ne comprenant pas de mâles mis en élevage, seules des femelles ont été croisées avec des mâles de la population bourguignonne. L'accouplement a été obtenu facilement et le croisement s'est révélé fécond :

♂	BOUR	×	♀	BEAU	→	+
---	------	---	---	------	---	---

Le pourcentage des femelles devenues ovigères et ayant donné des jeunes dans chacun de ces croisements est comparable à celui qu'on obtient dans des élevages effectués à partir d'individus de même origine; le développement des œufs, puis des embryons s'effectue normalement pendant une durée de 2 mois 1/2 en moyenne, ce qui correspond à la durée d'incubation des femelles.

On peut en conclure que pour chaque forme considérée, les croisements entre des individus de différentes populations sont possibles, malgré leur isolement géographique ou leurs petites particularités morphologiques propres. Ces individus de première génération sont féconds; les croisements effectués entre eux ou avec des individus de chacune des deux populations des parents donnent toujours des individus féconds. Ainsi se trouve confirmé le fait que pour chacune des trois formes les différentes populations appartiennent bien à la même espèce.

b) Croisements entre individus de « sous-espèces » différentes :

Dans ces divers croisements, il y a lieu d'observer les mêmes conditions de taille que précédemment. Cette condition est particulièrement importante dans le cas des expériences où interviennent, soit des représentants de *valdensis*, soit des *cavaticus* de Moutiers, qui peuvent les uns et les autres atteindre une plus grande taille.

— croisements entre *cavaticus* et *puteanus* :

Des mâles et des femelles de chacune des trois stations précédentes de *cavaticus* ont été respectivement croisés avec des individus des deux sexes de *puteanus* provenant de Bourgogne. Dans le cas du croisement ♂ *cavaticus* × ♀ *puteanus*, j'ai réalisé 5 lots de croisements représentant au total 25 femelles en expérience; comme il est normal, certaines de celles-ci sont devenues ovigères mais aucune n'a conservé sa ponte. Dans le croisement ♀ *cavaticus* × ♂ *puteanus*, un même nombre de femelles a été utilisé et aucune d'entre elles n'a été fécondée. Le détail des croisements se décompose ainsi :

<i>cavaticus</i>			<i>puteanus</i>	
10 ♂	MOU	×	10 ♀	BOUR → O
5 ♂	COR	×	5 ♀	BOUR → O
10 ♂	SR	×	10 ♀	BOUR → O
10 ♀	MOU	×	10 ♂	BOUR → O
10 ♀	COR	×	10 ♂	BOUR → O
5 ♀	SR	×	5 ♂	BOUR → O

— croisements entre *cavaticus* et *valdensis* :

Les *cavaticus* proviennent de la mine de Moutiers et les *valdensis* de la résurgence du Bief Noir; ils sont de même taille à âge égal. Les essais d'hybridation entre ces deux formes se sont poursuivis pendant 18 mois et aucune fécondation croisée n'a pu être obtenue. Certaines femelles ont pondu mais n'ont jamais conservé leurs œufs. Les différents croisements réalisés étaient les suivants :

<i>cavaticus</i>			<i>valdensis</i>	
10 ♂	MOU	×	5 ♀	BFN → O
5 ♂	MOU	×	10 ♀	BFN → O
5 ♀	MOU	×	5 ♂	BFN → O
10 ♀	MOU (*)	×	10 ♂	BFN → O

(*) Il faut noter qu'une de ces 10 femelles remise par la suite en élevage avec des mâles de la même population de *cavaticus* a donné à deux reprises une portée de jeunes.

— croisements entre *puteanus* et *valdensis* :

Ces croisements, dans lesquels j'ai tenu compte des différences de taille des individus, n'ont pas davantage permis d'obtenir des hybrides. Les différents essais tentés sont les suivants :

<i>puteanus</i>			<i>valdensis</i>	
5 ♂	BOUR	×	5 ♀	BFN → O
10 ♂	BOUR	×	10 ♀	DOR → O
5 ♀	BOUR	×	5 ♂	BFN → O
5 ♀	BOUR	×	5 ♂	DOR → O

c) *Cas de la forme walteri.*

Comme nous l'avons souligné précédemment, l'adaptation de cet Aselle au milieu interstitiel a profondément modifié sa morphologie générale. Sa très petite taille est en particulier très caractéristique; la longueur du corps des adultes varie en effet entre 1,5 mm et 2 mm. A taille égale, les individus des autres formes étudiées sont âgés de 1 à 2 mois 1/2 et n'ont subi que deux ou trois mues post-natales; les jeunes mâles sont à l'étape 2 ou 3 de différenciation de leur appareil génital externe, ce qui correspond à des stades précoces où l'appareil génital n'est pas encore fonctionnel (HENRY 1969). Il serait donc vain dans ces conditions de tenter des croisements entre ces individus immatures et des *walteri* adultes. Cette incompatibilité naturelle confirme l'indépendance spécifique de cet Aselle interstitiel. On peut encore en trouver la preuve dans la nature où la cohabitation de *walteri* et de populations hyporhéiques de *cavaticus* ou de *puteanus* a pu être mise en évidence sans trace d'hybridation.

Il s'avère donc qu'il y a impossibilité de croiser expérimentalement les quatre « sous-espèces » présumées de *cavaticus* entre elles. Il convient de bien insister sur ce résultat négatif qui n'est pas dû à un obstacle mécanique en ce qui concerne les trois formes mises en expérience. En effet, outre le fait que les individus utilisés étaient de taille très voisine, il faut noter que les organes copulateurs des mâles ont un type de structure très semblable, ce qui explique leur rattachement à une seule espèce, et que les femelles ont des caractères morphologiques presque identiques; il serait parfois bien difficile de les distinguer les unes des autres tant elles sont voisines. Ces résultats rejoignent ceux de VANDEL (1926); l'auteur montre que la différence de conformation de l'appareil génital ne constitue pas un obstacle qui s'oppose au croisement entre espèces différentes d'Isopodes. Il pense au contraire que la séparation des espèces est due à un phénomène psychique, l'attraction spécifique des mâles vers les femelles.

L'isolement géographique ne peut pas être davantage retenu pour expliquer cet échec, puisque nous avons vu que différentes populations d'une même forme se croisaient très facilement, bien que très éloignées les unes des autres géographiquement. Il reste donc, pour rendre compte de cette impossibilité de fécondation croisée, à envisager l'isolement spécifique. Nous avons dit précédemment que l'interfécondité n'est généralement pas possible entre les différentes espèces d'Isopodes et qu'elle peut être considérée pour ces Arthropodes comme un excellent critère spécifique. Nous avons affaire ici à des espèces indépendantes, ce qui est tout à fait compatible avec les autres données que nous avons exposées sur chacune d'elles.

Parmi les autres résultats d'ordre biologique susceptibles d'apporter de nouveaux arguments en faveur de l'indépendance spécifique de ces formes il faut mentionner l'étude des surfaces respiratoires et des zones d'échange d'ions de ces Aselles. On sait que chez les Asellides, la respiration est assurée par les trois dernières paires de pléopodes. Les régions respiratoires de ces appendices peuvent être mises en évidence par l'action du nitrate d'argent (FRANZL 1940) ou par l'utilisation de colorants vitaux (REMY 1925). LAGOUTTE (1966) a appliqué, sur nos conseils, ces techniques à un certain nombre d'espèces d'Aselles, en particulier aux trois formes du groupe *cavaticus* : *cavaticus* s. str., *puteanus* et *valdensis*. Outre les zones d'hématose localisées sur les endopodites et les exopodites des pléopodes III, IV et V, on note la présence chez les Aselles d'une aire à fonction respiratoire sur la face sternale du pléotelson. La forme de cette plage varie suivant les espèces et apparaît comme caractéristique d'une espèce donnée; l'auteur la considère comme un caractère systématique utile pour séparer différentes formes assez voisines morphologiquement. Or, *cavaticus*, *puteanus* et *valdensis*, qui sont dans ce cas, possèdent justement chacune une aire bien définie sur le pléotelson, ce qui témoigne à nouveau de leur indépendance. La mise en évidence de ces surfaces d'échange qui ne peut être obtenue que sur le vivant, montre l'intérêt d'étudier en systématique des organismes vivants chaque fois que cela est possible.

4. — DONNÉES ÉCOLOGIQUES.

La recherche de ces Asellides dans les divers types de milieux hypogés aquatiques montre que *P.c. cavaticus* peuple aussi bien les eaux souterraines d'origine karstique que celles des nappes phréatiques (Grundwasser des auteurs allemands). Par contre, dans l'état actuel des prospections, il semble que chacune des autres

formes ne colonise qu'un seul type de milieu. Elles pourraient donc se définir également par leurs caractères écologiques.

La forme *walteri* est sans conteste la plus adaptée à son milieu de vie, le domaine interstitiel; elle n'a jamais été rencontrée dans un autre biotope hypogé. Sa petite taille lui permet de vivre dans les interstices les plus fins. Découverte à l'origine dans des nappes phréatiques, l'utilisation récente du procédé de tubage mis au point par BOU et ROUCH (1967) a permis de confirmer son existence dans le milieu interstitiel, qu'il soit phréatique ou hyporhéique. En effet, les sondages effectués dans les nappes phréatiques, dans les nappes alluviales ou sous-fluviales des rivières ont permis d'y déceler d'importantes populations. On peut désormais affirmer que *walteri* est une espèce de *Proasellus* strictement psammique dont la répartition géographique assez vaste est liée à des vallées fluviales où elle colonise abondamment les nappes alluviales et le sous-écoulement des cours d'eau.

La forme *puteanus*, comme la précédente, n'a été récoltée que dans le domaine interstitiel. Mise en évidence, à l'origine, dans des puits qui constituent un moyen d'accès à la nappe phréatique, elle a été ensuite capturée par la méthode des trous CHAPPUIS-KARAMAN dans une source alimentée par une nappe phréatique locale; elle vient enfin grâce au procédé de tubage d'être découverte par nous dans le milieu hyporhéique. Il est à noter que la répartition actuelle de cette forme reste étroitement liée à des massifs calcaires sans que sa présence dans ces réseaux aquifères ait pu être mise en évidence. Les conditions de vie de *puteanus* sont à rapprocher de celles de la forme *strouhali* qui n'est connue jusqu'à présent en Autriche que dans les puits; son étude écologique détaillée, en particulier sa recherche dans les divers types de milieu interstitiel devrait permettre de confirmer le caractère phréatique de cette forme.

La forme *valdensis*, au contraire des précédentes, vit dans les différents types de biotopes qu'offrent les eaux souterraines des massifs calcaires; elle y affectionne plus particulièrement les cours d'eau à fort débit et à basse température et montre une tendance très nette à la rhéophilie. Elle n'a pas été, à ce jour, récoltée dans le milieu interstitiel, bien que des recherches dans ce domaine aient déjà été entreprises au voisinage des régions karstiques qui l'abritent. Ce serait donc une espèce strictement cavernicole confinée dans les cavités du Jura et des Alpes dauphinoises.

La forme *cavaticus* présente une grande variété de biotopes. Elle a été généralement considérée comme une forme cavernicole ancienne confinée dans les eaux souterraines des massifs calcaires où elle se serait retirée à la suite de conditions climatiques défavo-

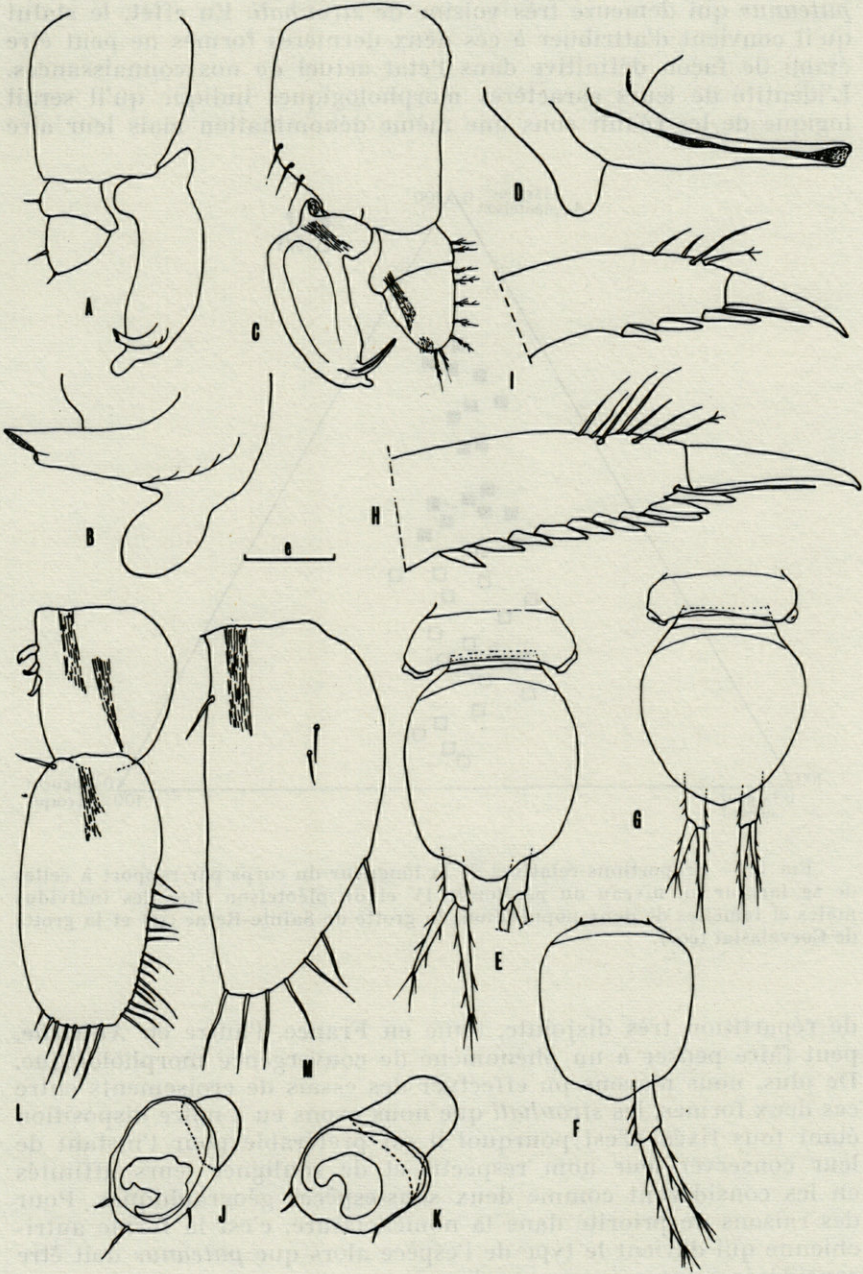
rables au cours des glaciations quaternaires. La majorité des stations connues sont effectivement des cavités karstiques (grottes, galeries artificielles, résurgences) situées dans les massifs calcaires de l'Europe occidentale. Mais elle est aussi signalée dans le domaine phréatique où elle semble exister, indépendamment de sa présence dans les eaux libres karstiques. C'est ainsi qu'elle vit dans les alluvions quaternaires de la plaine du Rhin ou au fond des grands lacs alpins. Nous venons enfin de la découvrir, très récemment, dans le milieu hyporhéique où elle y constitue d'abondantes populations. A la lumière de toutes ces données, on ne peut plus considérer la forme *cavaticus* comme un *Aselle* cavernicole typique lié aux eaux karstiques mais comme une espèce hypogée capable d'envahir également le milieu phréatique.

CONCLUSIONS

Au terme de ces observations, il est donc fondé de scinder définitivement l'espèce polymorphe *Proasellus cavaticus*, que nous considérons depuis longtemps comme une espèce collective (HENRY 1966) en plusieurs entités spécifiques distinctes. En effet, les résultats convergents fournis par les critères morphologiques, les études biogéographiques et écologiques, ainsi que l'impossibilité de réaliser des croisements, indiquent que les formes étudiées constituent des espèces indépendantes; chaque nouvelle espèce ainsi créée correspond à une des prétendues sous-espèces, à l'exception de

FIG. 2.

- A. — Pléopode II ♂ droit, face sternale, de *P. synaselloides*, $e = 100 \mu$.
- B. — Extrémité de l'endopodite de l'appendice précédent, $e = 15 \mu$.
- C. — Pléopode II ♂ gauche, face sternale, de *P. franciscoi*, $e = 140 \mu$.
- D. — Extrémité de l'endopodite de l'appendice précédent, $e = 28 \mu$.
- E. — Pléotelson en vue dorsale de *P. cavaticus* de la grotte de Sainte-Reine, $e = 575 \mu$.
- F. — Pléotelson en vue dorsale de *P. cavaticus* de la Loue, $e = 575 \mu$.
- G. — Pléotelson de vue dorsale de *P. cavaticus* de la grotte de Corveissiat, $e = 575 \mu$.
- H. — Dactylopodite du périopode I droit d'un mâle de *P. cavaticus* de la grotte de Sainte-Reine, $e = 60 \mu$.
- I. — Dactylopodite du périopode I droit d'un mâle de *P. cavaticus* de la Loue, $e = 60 \mu$.
- J. — Oostégite rudimentaire d'une femelle de *P. cavaticus*, $e = 300 \mu$.
- K. — Oostégite rudimentaire plus développé d'une femelle de *P. cavaticus*, $e = 300 \mu$.
- L. — Pléopode I ♂ gauche, face sternale, de *P. cavaticus*, $e = 140 \mu$.
- M. — Pléopode II ♀ gauche, face sternale, de *P. cavaticus*, $e = 140 \mu$.



puteanus qui demeure très voisine de *strouhali*. En effet, le statut qu'il convient d'attribuer à ces deux dernières formes ne peut être établi de façon définitive dans l'état actuel de nos connaissances. L'identité de leurs caractères morphologiques indique qu'il serait logique de les réunir sous une même dénomination mais leur aire

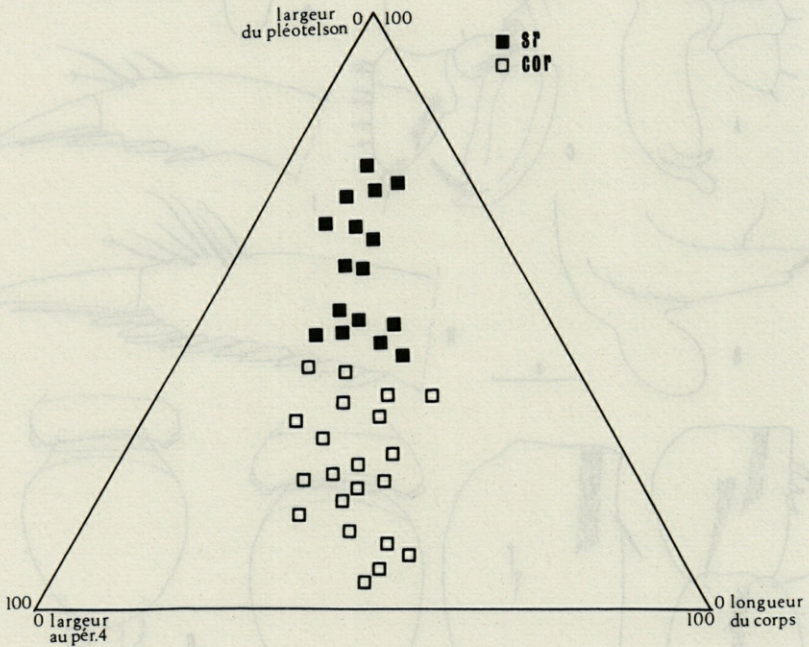


FIG. 3. — Proportions relatives de la longueur du corps par rapport à celles de sa largeur au niveau du périonite IV et du pléotelson chez des individus mâles et femelles de deux populations, la grotte de Sainte-Reine (sr) et la grotte de Corveissiat (cor).

de répartition très disjointe, l'une en France, l'autre en Autriche, peut faire penser à un phénomène de convergence morphologique. De plus, nous n'avons pu effectuer des essais de croisements entre ces deux formes, les *strouhali* que nous avons eu à notre disposition étant tous fixés. C'est pourquoi il est préférable pour l'instant de leur conserver leur nom respectif et de souligner leurs affinités en les considérant comme deux sous-espèces géographiques. Pour des raisons de priorité dans la nomenclature, c'est la forme autrichienne qui devient le type de l'espèce alors que *puteanus* doit être considérée comme sa sous-espèce.

L'ancienne espèce *P. cavaticus* s'articule donc de la manière suivante :

Proasellus cavaticus (Leydig, 1871).

Proasellus walteri (Chappuis, 1948).

Proasellus valdensis (Chappuis, 1948).

Proasellus strouhali strouhali (Karaman, 1955).

Proasellus strouhali puteanus (Henry, 1966).

Le résultat fondamental de cette étude est de reconnaître dans *P. cavaticus* plusieurs espèces distinctes. Mais cette reconnaissance de l'autonomie spécifique à certaines anciennes sous-espèces repose le problème des autres sous-espèces, c'est-à-dire *foreli*, *leruthi* et les quatre non nommées. Doivent-elles être considérées à nouveau comme des sous-espèces particulières ou disparaître et être confondues avec la forme spécifique la plus proche ? Il faut alors se rappeler que les différences qui ont été utilisées pour les séparer de l'espèce-type sont très minimes et qu'elles se rapportent essentiellement à des caractères de phanérotaxie sujets à grande variation. Dans ces conditions considérer comme sous-espèces des formes très proches de l'espèce-type entraîne à créer des sous-espèces nouvelles pour toutes les populations qui se distinguent les unes des autres par de très petites différences seulement. Nous devrions par exemple pour les trois colonies de *cavaticus* dont il a été question précédemment (MOU, SR et COR) définir trois sous-espèces particulières puisqu'elles sont différentes entre elles et que chacune se distingue suffisamment des autres populations connues. Aussi sommes-nous entièrement d'accord avec CHAPPUIS (1949) quand il conseille de ne pas nommer les différentes populations de *cavaticus* qui constituent, à cause de leurs variations morphologiques inévitables dans une aire de répartition aussi vaste, autant de variétés reconnaissables. Cependant, il est bien entendu que ces différences observées n'affectent pas les caractères fondamentaux des pléopodes; en effet, sans l'application de cette condition, aucune systématique cohérente ne pourrait être établie. Le démantèlement de *P. cavaticus* nécessite une nouvelle définition de l'espèce et en particulier une étude des nouvelles limites de sa variabilité morphologique. La description qui va être donnée permet de mettre en évidence l'unité anatomique incontestable de cette espèce, malgré les nombreuses variations qui l'affectent. La stabilité des caractères spécifiques sera traduite dans une diagnose courte et précise. Une diagnose analogue sera faite pour chacune des autres espèces du groupe.

DESCRIPTION DE *PROASELLUS CAVATICUS* (LEYDIG, 1871)

Asellus sieboldii de Rougemont 1876, *Bull. Soc. neuchatel, Sci. nat.*, p. 152.

Asellus foreli Blanc 1879, *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, p. 377.

Asellus cavaticus subsp. *foreli* Chappuis 1948, *Revue suisse Zool.*, p. 558.

Asellus cavaticus subsp. *leruthi* Arcangeli 1935, *Bull. Mus. Hist. nat. Belg.*, p. 2.

Asellus cavaticus subsp. *Hölloch* Chappuis 1953, *Notes biospéol.*, p. 73.

Asellus cavaticus subsp. *Vorarlberg* Strouhal 1957, *Annln naturh. Mus. Wien*, p. 274.

Taille : elle présente un remarquable dimorphisme. En effet, l'observation de nombreuses populations et les données bibliographiques (MIETHE 1899, TATTERSALL 1930, STAMMER 1932, ARCANGELI 1935, REMY 1948) montrent que la taille des individus varie autour de deux valeurs suivant les stations. Ces deux dimensions moyennes de la longueur du corps sont de 4,5 et 7,5 mm environ. J'avais déjà souligné qu'il pouvait exister une grande différence de taille entre les individus de différentes stations, en particulier pour ceux de la grotte de Sainte-Reine et de la mine de Moutiers (HENRY 1965). L'importance des récoltes effectuées à ce jour dans ces deux stations confirme très nettement ces premières observations. La taille moyenne des 182 individus adultes capturés à la grotte de Sainte-Reine est de 4,3 mm, le plus grand observé, une femelle, atteignait exceptionnellement 6 mm, alors que les 185 exemplaires pêchés à la mine de Moutiers mesurent en moyenne 7,4 mm, le plus grand d'entre eux, un mâle, mesurait 8,4 mm et le plus petit 6,4 mm. Il s'avère donc, comme je l'avais envisagé par l'étude des Aselles de ces deux stations, que *P. cavaticus* est constitué par deux races qui se distinguent l'une de l'autre par une différence de taille d'au moins 3 mm. Une station, la mine de Faulx (Meurthe-et-Moselle), découverte par HUSSON (REMY 1948) démontre particulièrement bien l'existence de ces deux races. Il y a été récolté, en effet, des grands et des petits individus, tous adultes, qui appartiennent à deux colonies différentes nettement séparées l'une de l'autre. La première, à 500 m de l'entrée, comprenait 26 individus dont les plus grands atteignaient 8 mm alors que la seconde, située à 1 km de l'entrée était formée de 56 individus de petite taille, le plus grand mesurant 5 mm. Husson avait observé des différences de taille dans d'autres stations; d'après une communication orale de l'auteur, les *cavaticus* récoltés dans une source à Crévéchamps, dans les mines de fer du Val de fer à Maron et de Sainte-Anne à Sexey-aux-Forges, trois stations en Meurthe-et-Moselle, appartiennent à la petite race, alors que

ceux récoltés dans le nord du département dans les mines de fer de Saint-Paul à Moyeuivre et de Moutiers sont de la grande race. Le même dimorphisme s'observe dans les populations de Grande-Bretagne où les individus du Pays de Galles atteignent 8 mm et ceux du Somerset, plus au sud mesurent au maximum 5 mm en moyenne. Il arrive que certaines stations fournissent des Aselles dont la taille moyenne ne corresponde, ni à l'une, ni à l'autre des deux races. Ces valeurs moyennes de la taille des diverses populations peuvent en effet être faussées, soit par le prélèvement répété des plus grands individus, soit par la récolte exclusive des plus jeunes individus par suite des méthodes de capture utilisées. La taille moyenne qui pourra être évaluée dans ces conditions sera inférieure à ce qu'elle est en réalité. C'est ainsi que GRÜNER (1965) estime à 6 mm la longueur moyenne des individus de *P. cavaticus* appartenant à des populations dont les plus grands atteignent 8 mm. Il s'agit là d'une taille intermédiaire et ces Aselles appartiennent sans aucun doute à la grande race. De même une récente station découverte par JUBERTHIE et ROUCH, la résurgence des Cent-Fons (Hérault) a fourni de nombreux individus de très petite taille, nettement inférieure à 4 mm. Leur étude montre qu'il s'agit de très jeunes individus qui ne sont pas encore parvenus à leur taille adulte; celle-ci doit se situer approximativement autour de 4,5 mm et la population peut être considérée comme appartenant à la petite race.

Forme du corps : allongé et à bords latéraux subparallèles, le corps est généralement 4,5 fois plus long que large. Mais ce coefficient peut être plus faible pour certaines populations. C'est le cas par exemple pour les individus de la grotte de Corveissiat (Ain) ou ceux de la grotte d'Azé (Saône-et-Loire) dont la longueur du corps n'est que 3,8 fois sa largeur, ce qui leur confère un aspect trapu caractéristique. Si l'on porte sur un graphique à trois dimensions la taille, la largeur du corps au péréonite IV et celle au milieu du pléotelson d'individus originaires de deux populations différentes par leur coefficient d'allongement, comme celles de Sainte-Reine et de Corveissiat, on obtient deux nuages bien homogènes qui représentent chacun une des deux populations (fig. 3). Le pléotelson participe à cette variation générale de la forme du corps; normalement plus long que large, il est aussi long que large dans le cas des individus élargis. Il peut en outre présenter une certaine variation de forme d'une station à l'autre. C'est ainsi qu'il est généralement à bords subparallèles dans la plupart des stations, mais il présente parfois un aspect triangulaire, sa largeur au tiers postérieur étant alors 1/5 fois plus petite qu'au tiers antérieur (fig. 2 E, F, G).

Antennules : la hampe est composée de 4 articles et non de 3 comme on l'admet généralement; RACOVITZA (1950) avait montré que le quatrième article de l'antennule des Asellides faisait partie de la hampe. J'ai vérifié sur *P. cavaticus* le bien-fondé de cette étude; la musculature de la hampe s'étend sur 4 articles alors que les articles suivants qui en sont dépourvus constituent le fouet. Celui-ci est plus long que la hampe et ne montre jamais plus de 8 articles. Chaque article du fouet, sauf le premier et le dernier, porte sur son bord distal 1 lame olfactive de 130 μ environ; le nombre maximal observé de ces organes sensoriels est de 6 chez les mâles dont le fouet est formé de 8 articles et de 5 chez les

femelles dont le fouet possède 7 articles. A la naissance, quelle que soit la population, le fouet est formé de 3 articles et porte une seule lame olfactive sur l'article médian. Par la suite, au cours de la croissance, l'augmentation du nombre d'articles antennulaires est variable d'une station à l'autre et demeure indépendante de la taille des individus. On trouve ainsi des individus de même taille à 8 articles et 6 lames ou à 5 articles et 3 lames seulement. On ne peut donc utiliser le nombre de lames olfactives comme critère spécifique; seule l'absence de ces organes sur le premier et le dernier article du fouet est significative.

Antennes : elles dépassent toujours la moitié du corps chez les deux sexes et sont même dans certaines populations presque aussi longues que le corps. La hampe est formée de 6 articles et le fouet comporte plus de 30 articles; dans le cas de grands individus, ce nombre dépasse 60.

Pièces buccales : l'aspect et la structure de ces appendices sont assez stables, non seulement au niveau de l'espèce *cavaticus*, mais aussi au niveau du groupe, voire du genre. Les faibles variations qui peuvent être observées affectent en général le nombre des soies, des dents ou des tiges des différentes pièces et ne semblent pas avoir une signification systématique au niveau spécifique. A la mandibule gauche, le lobe porte 8 à 14 soies semi-pennées, l'apophyse dentaire 4-5 dents apicales et la lacinia mobilis 3 dents. A la mandibule droite, le lobe porte 10-15 soies et l'apophyse dentaire les 4 dents usuelles. La lame interne de la maxillule porte distalement 5 tiges pennées; ce caractère longtemps considéré comme typique des *Proasellus* se retrouve en réalité chez la plupart des genres d'Asellides (*Synasellus*, *Baicalasellus*, *Conasellus*). DUDICH (1925) qui avait reconnu avec raison la valeur de ce caractère pour les *Asellus* s. str. dont la lame interne de la maxillule ne porte que 4 tiges, considéra à tort qu'il en était de même pour les 5 tiges des *Proasellus*. Ce critère est, à mon avis, responsable en grande partie de la grande hétérogénéité qui régna par la suite dans ce sous-genre, défini par opposition au sous-genre *Asellus*.

Le bord interne des maxillipèdes comprend un rétinacle formé de 3 à 7 crochets, un des côtés ayant souvent 1 crochet de moins que l'autre. Chez la femelle ovigère, le coxa du maxillipède porte un oostégite réduit muni de 8 à 12 soies plumeuses; cet oostégite qui a l'aspect d'un petit lobe ovale peut être glabre chez d'autres espèces du groupe, comme *P. synoselloides*, ou même être absent, comme chez *P. walteri*.

Péréiopodes : la description détaillée de ces appendices n'est pas d'un intérêt primordial pour la connaissance de cette espèce. Aussi plutôt que de décrire avec précision tous les péréiopodes et l'ensemble de leur phanérotaxie, je n'envisagerai que l'étude de l'armature sternale des dactylopodites, qui fournit un caractère souvent utilisé dans les diagnoses des espèces d'Asellides.

La taille des péréiopodes croît progressivement du premier au dernier sauf pour le quatrième qui n'est pas plus long que le troisième. Ces deux paires de péréiopodes ont généralement la même longueur et la même forme, quel que soit le sexe des individus. Les mâles de *P. cavaticus* ne présentent donc pas de dimorphisme sexuel au péréiopode IV, comme

c'est la règle chez les mâles de *Proasellus*. Ce caractère sexuel secondaire consiste en une transformation de l'appendice en crochet nuptial; elle est très accentuée chez les formes épigées où elle se traduit par un raccourcissement considérable du péréiopode accompagné d'une courbure très nette du carpopodite et du propodite. Cette déformation a très généralement tendance à s'atténuer chez les mâles des formes hypogées, mais peut toujours y être décelée par la présence d'un péréiopode IV qui est resté plus court que les précédents. Ce caractère a donc complètement disparu chez *cavaticus* et les espèces du groupe, ainsi que dans plusieurs genres d'Aselloïdes hypogés, comme *Stenasellus* et *Synasellus* par exemple. Certains auteurs ont tenté d'expliquer cette absence de spécialisation de cet appendice. RACOVITZA (1950), puis CHAPPUIS (1953) pensent qu'il s'agit d'une structure primitive et qu'elle témoigne de l'ancienneté des formes. MAGNIEZ (1968) à propos de l'espèce polytypique *Stenasellus virei* envisage plutôt un phénomène de juvénilisation qui affecte les adultes. Il est incontestable, en effet, que l'allongement considérable du cycle vital des formes hypogées retentit très nettement sur certains aspects morphologiques. L'apparition des phanères qui se produit au cours des mues successives s'effectue plus lentement chez les hypogés aux intermues très longues que chez les épigés aux mues fréquentes. Aussi les premiers sont-ils caractérisés par une phanérotaxie plus réduite que les seconds. La lenteur de la morphogenèse pourrait peut-être aussi rendre compte de l'absence ou de la faible spécialisation du péréiopode IV des mâles des formes hypogées.

Péréiopodes I : l'adaptation à la fonction préhensile de la première paire de péréiopodes s'est traduite par un développement assez important de la phanérotaxie sternale du dactylopodite qui constitue la partie mobile de la pince. Cette modification est généralement bien nette chez *P. cavaticus* où l'armature sternale est formée le plus souvent d'un grand nombre d'épines dactyliennes. Les individus de nombreuses populations étudiées présentent aux dactylopodites, chez les mâles, une rangée de 8 à 10 épines disposées en série continue et serrées les unes contre les autres (fig. 2 H); chez les femelles, leur nombre dépasse rarement 6 et leur disposition est moins régulière. Une armature dactylienne aussi importante ne se rencontre normalement que chez les espèces épigées du genre (*P. meridianus*, *P. coxalis* par exemple); elle est exceptionnelle chez les *Proasellus* hypogés qui présentent généralement une réduction très notable de tous les phanères. Mais les découvertes récentes de populations de *cavaticus*, dans la partie méridionale de son aire, nous indiquent que ce caractère n'est pas constant chez l'espèce. En effet, les nombreux individus observés de ces colonies possèdent des péréiopodes garnis d'un nombre réduit d'épines dactyliennes; cette garniture sternale est formée de 2 à 5 épines suivant les stations et ne diffère pas alors de celle des autres espèces hypogées du genre (fig. 2 I).

Péréiopodes II à VII : si le nombre d'épines sternales des dactylopodites est un caractère commode dans les diagnoses de certaines espèces d'Aselloïdes, il ne peut être pris en considération pour caractériser *P. cavaticus*. Le nombre de ces épines est très variable suivant les individus et les stations. En général, il y a 1 à 3 épines dactyliennes sans répar-

tition fixe sur la série des six péréiopodes. On peut noter cependant que la présence d'une seule épine sternale sur les 6 péréiopodes est exceptionnelle et que l'armature des péréiopodes postérieurs est plus importante que celle des antérieurs. On observe aussi que le nombre de ces phanères augmente avec la taille des individus pour une population donnée, mais qu'il est par contre totalement indépendant de la taille moyenne de la population. C'est ainsi qu'un mâle de 4,2 mm de la grotte de Sainte-Reine présente 3 épines dactyliennes sur les péréiopodes II à VII et qu'un mâle de 8,1 mm de Moutiers n'en a que 2 sur les péréiopodes II à IV et 3 sur les derniers. La face interne des coxopodites des 4 premières paires de péréiopodes porte des oostégites chez les femelles adultes; ceux-ci présentent différents aspects suivant l'état génital de la femelle. Pendant la période d'incubation, les oostégites sont fonctionnels et forment la poche incubatrice ou marsupium. En dehors de cette période, ces pièces sont très réduites et se présentent toujours sous forme de petites expansions lamelleuses des coxopodites; leur longueur ne dépasse pas alors 0,2 mm environ (fig. 2 J, K). Cette réduction est beaucoup plus accentuée que celle qui affecte les oostégites des femelles des espèces épigées au même stade. Chez la femelle d'*A. aquaticus* ou de *P. meridianus* par exemple, les oostégites sous leur aspect réduit sont représentés par des lames rectangulaires de 0,5 mm de long qui se détachent nettement du coxopodite sur lequel elles s'insèrent. Les femelles de *Stenasellus virei* présentent également pendant les intervalles de repos sexuel des oostégites non fonctionnels de grande taille qui peuvent dans le cas de certaines femelles atteindre et chevaucher leurs symétriques (MAGNIEZ 1968). Il y aurait donc chez *P. cavaticus*, ainsi d'ailleurs que chez les autres *Proasellus* hypogés, une tendance très générale à la réduction des oostégites non fonctionnels. Chez un certain nombre de formes phréatiques, comme *P. walteri*, *P. albigensis*, par exemple, leur disparition est même réalisée. Les femelles de ces formes ne présentent des oostégites qu'en période d'incubation et, à ce stade, le coxa du maxillipède ne porte plus d'oostégite rudimentaire normalement présent chez les femelles ovigères des autres espèces.

Pléopodes 1 des mâles : l'aspect de cet appendice est assez stable (fig. 2 L), les variations les plus importantes qui l'affectent concernent le nombre des crochets du rétinacle et des tiges de l'exopodite. Le protopodite se présente toujours comme un article subquadrangulaire, aussi long que large, muni sur son bord interne d'un ou plusieurs crochets rétinaculaires. Si elle est sans valeur spécifique, la structure du rétinacle est stable pour chaque population; il n'y a aucune relation entre la taille des individus et le nombre de crochets. La musculature de cet article possède 2 faisceaux musculaires, un muscle sterno-protopodial interne et un muscle protopodo-exopodial externe très peu développé; le muscle protopodo-exopodial interne qui existe chez certains Asellides et chez les *Stenasellidae* a disparu chez les *Proasellus*. L'exopodite, quadrangulaire, environ 2 fois plus long que large et 2 fois plus long que le protopodite, est uniarticulé. Son extrémité, peu convexe, permet toujours de distinguer un bord distal subrectiligne garni de 5 à 8 tiges lisses ou plumeuses, longues ou courtes. Sur les régions médiale et distale de son bord externe, il porte jusqu'à 20 tiges inégales lisses ou

plumeuses. Le nombre et la répartition des tiges exopodiales sont très variables d'une population à l'autre et sont fonction de l'âge des individus; pendant la phase juvénile des mâles, seul le bord distal porte quelques tiges, puis, au cours des mues, leur nombre s'accroît par apparition de nouvelles tiges sur le bord externe.

Pléopodes II des mâles : la constitution de ces appendices est le caractère primordial pour la définition de l'espèce. Il convient en particulier de bien décrire la structure de l'endopodite qui joue le rôle d'organe copulateur. Les auteurs avaient jusqu'à ce jour sous-estimé la valeur réelle de la structure fine de cet article, s'attachant plutôt à représenter son aspect général. Or, il s'avère que l'extrémité de l'endopodite conserve une grande stabilité de structure, alors que d'autres régions de ces appendices peuvent présenter des variations très appréciables. Le pléopode II ♂ de *P. cavaticus* rappelle dans sa forme générale celui de *P.s. strouhali* et *P.s. puteanus*, mais il diffère par contre très nettement de celui de *P. walteri* et *P. valdensis*. Le protopodite est subquadrangulaire massif, légèrement plus étroit dans sa partie distale, un peu plus long que large (fig. 1 B); il porte sur la moitié terminale du bord interne 1 à 3 tiges plumeuses submarginales. Une de ces tiges peut être parfois remplacée chez les mâles de certaines populations (Mont-Ventoux, Sauve) par un crochet analogue aux crochets rétinaculaires du pléopode I (fig. 4 D). Le protopodite contient une musculature bien développée : les muscles protopodo-exopodial interne et externe sont assez comparables à ceux des autres *Asellidae*, le muscle externe étant assez puissant, alors que le muscle interne est beaucoup plus faible. La position du muscle protopodo-endopodial est par contre caractéristique du groupe *cavaticus*; il s'agit d'un muscle très court et grêle qui s'insère sur la partie distale du bord interne d'une part, et au sommet de l'angle externe proximal de l'endopodite d'autre part. L'exopodite est un article biarticulé dont le galbe peut être comparé à celui du gland de Chêne dans sa cupule. Cette comparaison avancée par RACOVITZA (1920) pour décrire l'exopodite du pléopode II ♂ des *Asellides* s'applique d'ailleurs mieux aux espèces du groupe *cavaticus* qu'aux autres *Proasellus*. L'article proximal, court et cupuliforme, porte sur la marge externe 1 à 4 tiges plumeuses. La forme de l'article distal et son rapport de taille avec l'endopodite sont assez variables d'une station à l'autre et ne présentent pas de valeur systématique. Généralement, il est subtriangulaire à sommet arrondi, plus long que large, 2 fois 1/3 plus long que l'article proximal (fig. 4 A); dans un certain nombre de stations, son sommet est très obtus et sa longueur, égale à sa largeur, est à peine 2 fois plus grande que celle du premier article (fig. 4 B); l'exopodite dans ce cas est plus petit que l'endopodite. Enfin les mâles du Mont-Ventoux possèdent un exopodite dont

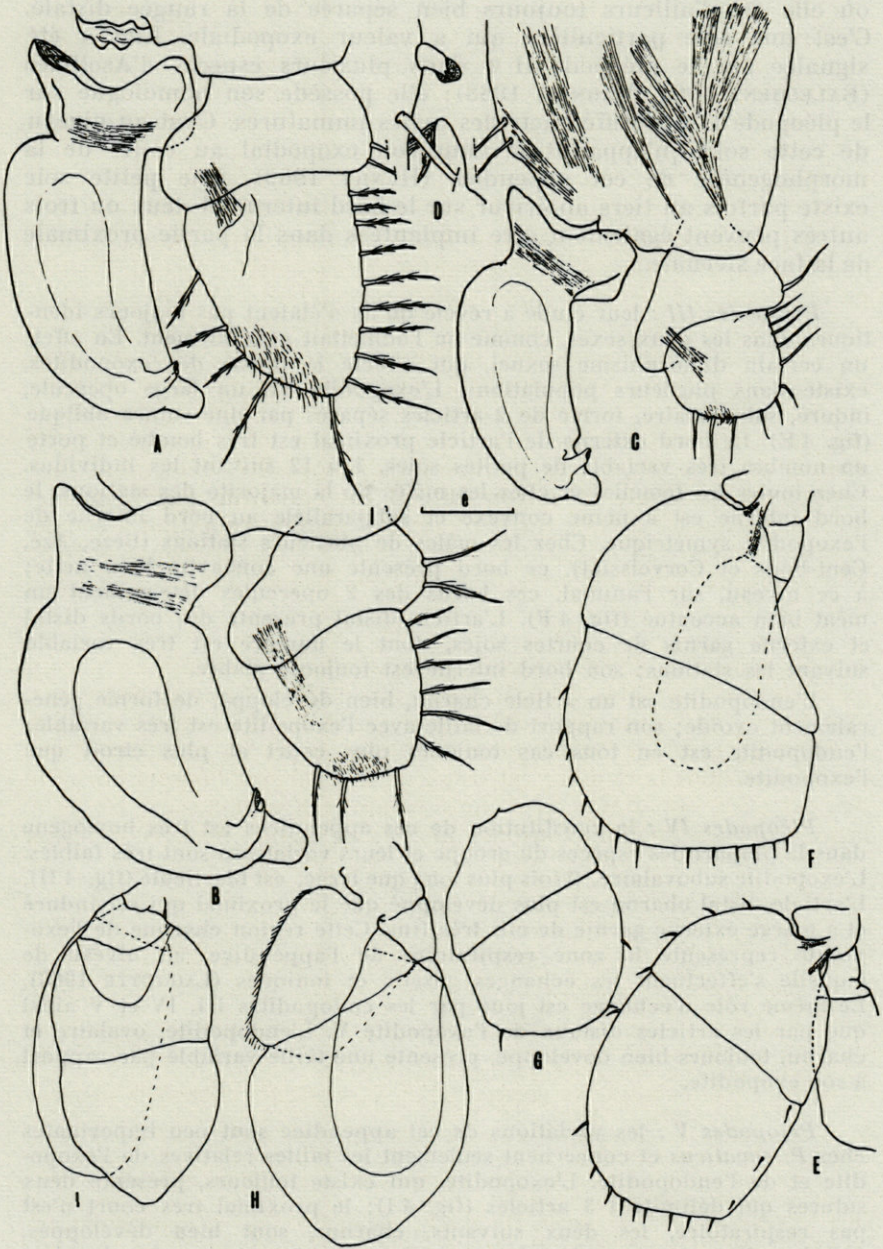
l'article distal est subcirculaire et sa longueur égale à celle de l'article proximal (fig. 4 C); la longueur de cette rame est alors égale à la moitié de celle de l'endopodite. L'article distal de l'exopodite porte toujours sur ses marges externe et distale, exceptionnellement sur sa marge interne, une rangée continue de tiges plumeuses dont le nombre varie de 5 à 14; une aire pilifère, bien développée, formée de cils très fins, orne toujours le bord distal interne. Un muscle oblique existe entre les deux articles exopodiaux.

La forme de l'endopodite et son rapport de taille avec le protopodite sont, au contraire, assez stables chez les mâles des différentes populations, mais c'est surtout la structure détaillée de son extrémité qui montre la plus grande homogénéité dans l'espèce et qui doit être considérée comme le caractère spécifique fondamental. L'endopodite est un article vésiculeux, dont la constitution générale est caractéristique du genre *Proasellus* (HENRY et MAGNIEZ 1969). L'apophyse tergale, très massive, est légèrement dirigée vers l'exopodite. Le goulot, assez large et très incliné vers l'exopodite, détermine avec l'apophyse un angle d'environ 90°. Il est constitué par l'enroulement de la partie distale du bord ventral de l'invagination sternale, dont les marges se recouvrent tergalement; ainsi se trouve formée une gouttière parfaite, ouverte à l'extrémité par un orifice légèrement oblique.

Pléopodes II des femelles : ces appendices uniarticulés ont un aspect assez uniforme dans le genre *Proasellus*. Chez *P. cavaticus*, leur forme habituelle est subtriangulaire, à bord interne rectiligne et à bord externe régulièrement convexe, garni de plusieurs tiges plumeuses dont le nombre est très variable suivant l'âge et l'origine des femelles (fig. 2 M); on compte le plus souvent de 5 à 10 tiges, la plus proximale étant toujours insérée au milieu du bord externe,

FIG. 4. — *Proasellus cavaticus* (Leydig).

- A. — Endopodite et exopodite du pléopode II gauche d'un mâle de la grotte de Remouchamps, $e = 100 \mu$.
- B. — Endopodite et exopodite du pléopode II gauche d'un mâle de la grotte de Sainte-Reine, $e = 55 \mu$.
- C. — Pléopode II gauche d'un mâle du Mont-Ventoux, $e = 50 \mu$.
- D. — Bord interne distal du protopodite d'un pléopode II droit d'un mâle du Mont-Ventoux, $e = 60 \mu$.
- E. — Exopodite et endopodite d'un pléopode III droit d'un mâle de la mine de Moutiers, $e = 300 \mu$.
- F. — Exopodite et endopodite d'un pléopode III droit d'un mâle des exsurgences des Cent-Fons, $e = 100 \mu$.
- G. -- Exopodite d'un pléopode III gauche d'une femelle des exsurgences des Cent-Fons, $e = 200 \mu$.
- H. — Pléopode IV droit, $e = 250 \mu$.
- I. — Pléopode V droit, $e = 250 \mu$.



où elle est d'ailleurs toujours bien séparée de la rangée distale. C'est une soie particulière qui a valeur exopodiale. Elle a été signalée sur le pléopode II ♀ dans plusieurs espèces d'Asellides (BALESDENT 1964, MAGNIEZ 1968); elle possède son homologue sur le pléopode II ♂ indifférencié des mâles immatures. C'est au niveau de cette soie qu'apparaît le bourgeon exopodial au cours de la morphogenèse de cet appendice (HENRY 1969). Une petite soie existe parfois au tiers antérieur sur le bord interne et deux ou trois autres peuvent également être implantées dans la partie proximale de la face sternale.

Pléopodes III : leur étude a révélé qu'ils n'étaient pas toujours identiques dans les deux sexes, comme on l'admettait généralement. En effet, un certain dimorphisme sexuel, qui affecte la forme des exopodites, existe dans plusieurs populations. L'exopodite est un large opercule, induré, sub-ovalaire, formé de 2 articles séparés par une suture oblique (fig. 4 E). Le bord externe de l'article proximal est très bombé et porte un nombre très variable de petites soies, 1 à 12 suivant les individus. Chez toutes les femelles et chez les mâles de la majorité des stations, le bord interne est à peine convexe et subparallèle au bord interne de l'exopodite symétrique. Chez les mâles de plusieurs stations (Bèze, Azé, Cent-Fons et Corveissiat), ce bord présente une concavité bien nette; à ce niveau, sur l'animal, ces bords des 2 opercules déterminent un méat bien accentué (fig. 4 F). L'article distal présente des bords distal et externe garnis de courtes soies, dont le nombre est très variable suivant les stations; son bord interne est toujours glabre.

L'endopodite est un article charnu, bien développé, de forme généralement ovoïde; son rapport de taille avec l'exopodite est très variable; l'endopodite est en tous cas toujours plus court et plus étroit que l'exopodite.

Pléopodes IV : la constitution de ces appendices est très homogène dans la plupart des espèces du groupe et leurs variations sont très faibles. L'exopodite subovalaire, 2 fois plus long que large, est biarticulé (fig. 4 H). L'article distal charnu est plus développé que le proximal qui est induré et à marge externe garnie de cils très fins. Cette région charnue de l'exopodite représente la zone respiratoire de l'appendice, au niveau de laquelle s'effectuent les échanges gazeux et ioniques (LAGOUTTE 1966). Le même rôle d'échange est joué par les endopodites III, IV et V ainsi que par les articles distaux de l'exopodite V. L'endopodite, ovalaire et charnu, toujours bien développé, présente une taille variable par rapport à son exopodite.

Pléopodes V : les variations de cet appendice sont peu importantes chez *P. cavaticus* et concernent seulement les tailles relatives de l'exopodite et de l'endopodite. L'exopodite, qui existe toujours, présente deux sutures qui délimitent 3 articles (fig. 4 I); le proximal très court n'est pas respiratoire, les deux suivants, charnus, sont bien développés. L'endopodite, charnu, subovalaire, aussi long et large que celui du pléopode IV. Dans certaines populations, l'endopodite est plus long que

l'exopodite. On note donc chez certains *cavaticus* une réduction de cette rame du pléopode V, ce qui est assez fréquent chez les *Proasellus*; dans le groupe *cavaticus*, deux espèces *P. walteri* et *P. synaselloides* ont même des pléopodes V uniramés par disparition complète de l'exopodite.

Uropodes : leur rapport de taille avec le pléotelson est assez variable. Contrairement à ce qui est décrit, leur longueur n'est pas toujours comparable à celle du pléotelson, c'est même le cas exceptionnel en ce qui concerne les populations étudiées, puisque seuls les individus interstitiels de la Loue ont de grands uropodes, aussi longs que le pléotelson. Dans la majorité des stations, les uropodes ne représentent que les 2/3 ou les 3/4 de la longueur du pléotelson. Enfin dans quelques stations (Corveissiat, Azé) ces appendices sont très courts et leur longueur n'est que la moitié de celle du pléotelson (fig. 2 E, F, G). L'existence d'uropodes courts est liée d'ailleurs à un coefficient d'allongement du corps plus faible que la normale et qui caractérise les individus de Corveissiat, par exemple, au corps large et trapu. Les longueurs relatives des trois articles qui composent l'uropode sont assez constantes et on observe que l'endopodite est toujours plus long que l'exopodite.

DIAGNOSES DES ESPÈCES

A la suite de chaque diagnose, la liste des stations de l'espèce étudiée est établie (fig. 5). Elle est très incomplète, car elle ne comprend volontairement que les stations où l'appartenance spécifique des individus a pu être vérifiée, soit par l'examen de ceux-ci (1), soit par l'intermédiaire des dessins des pléopodes copulateurs. Dans ce cas, le nom de l'auteur, l'année et la page de la publication sont cités en référence.

1. — *Proasellus cavaticus* (Leydig, 1871)

- Taille toujours supérieure à 3,5 mm pour les adultes, elle peut atteindre 8,5 mm.
- Fouet de l'antennule avec premier et dernier articles dépourvus de lames olfactives.
- Fouet de l'antenne pouvant compter plus de 60 articles.
- Dactylopodite du périopode I avec une rangée d'une dizaine au plus d'épines sternales.

(1) J'ai pu réaliser ces examens grâce à l'obligeance de Madame DEELEMAN, Miss SHEPPARD, Mesdemoiselles GOURBAULT et LESCHER-MOUTOUÉ, Messieurs les Professeurs VANDEL, DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, FOREST et GINET, Messieurs ARIAGNO, BOU, DELHEZ, JUBERTHIE, PONTILLE, ROUCH et VEDOVINI, qui ont bien voulu me confier les individus dont ils disposaient. Je leur exprime ici mes vifs remerciements. Je tiens aussi à remercier Monsieur MAGNIEZ de l'aide qu'il a bien voulu m'apporter au cours de mes récoltes.

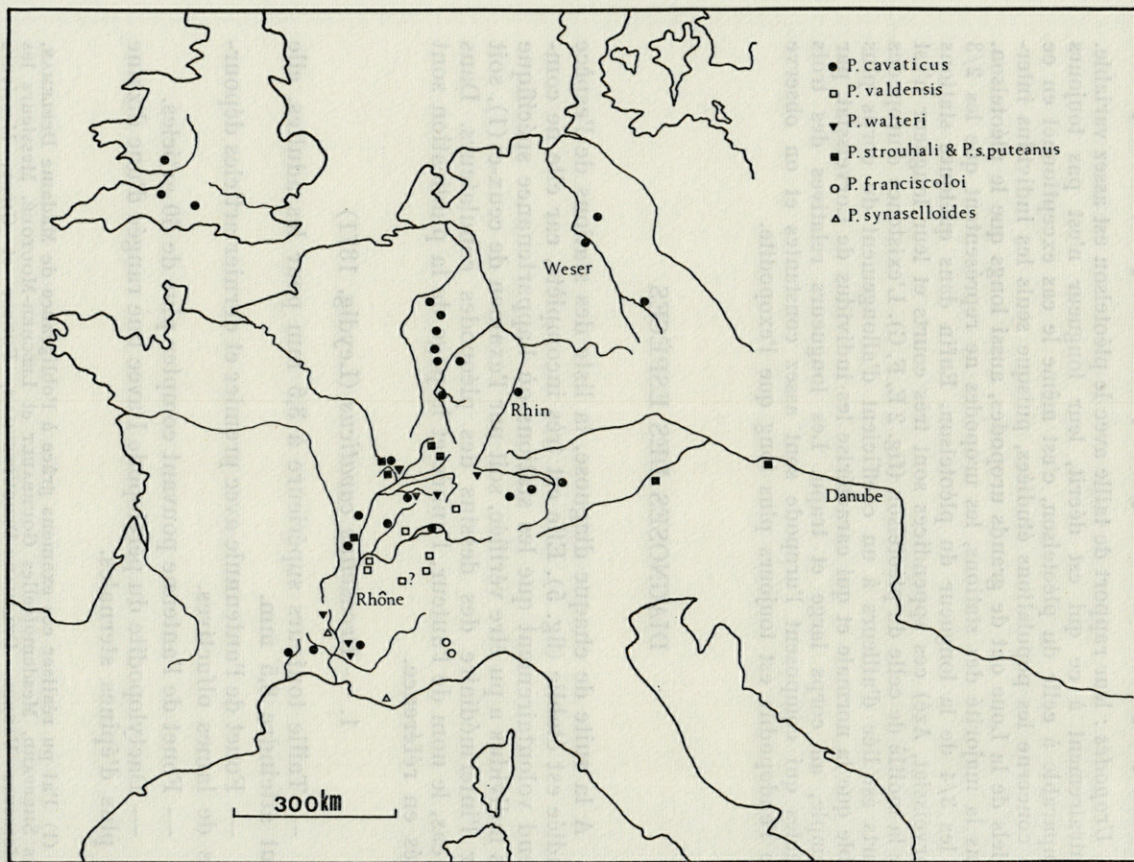


FIG. 5. — Carte sommaire de l'Europe occidentale et centrale qui signale la répartition géographique des 6 espèces du groupe *cavaticus*. Les figurés, différents pour chaque espèce, correspondent à une station où l'appartenance spécifique des individus a été vérifiée.

— Dactylopodites des péréiopodes II à VII avec normalement plus de 2 épines sternales chez les adultes.

— Protopodite du pléopode I ♂ à peine plus long que large.

— Endopodite du pléopode II ♂ égal ou au maximum à peine 2 fois plus long que l'exopodite. Article distal de celui-ci à marges externe et distale toujours garnies de tiges bien développées. Endopodite assez trapu, 2 fois plus long que large, pourvu distalement d'une apophyse, courte et massive, légèrement recourbée vers le côté externe. Goulot large formant un angle de 90° environ avec l'apophyse.

— Uropodes généralement un peu plus courts que le pléotelson.

STATIONS.

Angleterre :

- Puits dans le Hampshire (TATTERSALL, 1930, p. 86);
- Résurgence de Dan-Yr-Ogof (South-Wales);
- Gough's cave et Swildon's Hole (Somerset).

Belgique :

- Grotte Sainte-Anne;
- Grotte de Remouchamps;
- Grotte de Hotton.

Allemagne :

- Puits à Holzminden (WÄCHTLER, 1937, p. 234);
- Puits à Hanovre (KARAMAN, 1955, p. 4);
- Puits à Bad-Langensalza, Thuringe (THUST, 1965, p. 34).

Le domaine karstique est également largement colonisé par l'espèce, notamment dans le Jura souabe. Rappelons que le premier Aselle anophtalme et apigmenté découvert, baptisé « *Asellus cavaticus* » est originaire d'une grotte du Wurtemberg, la Falkensteiner Höhle. Malheureusement, il n'existe aucun dessin des pléopodes mâles des individus cavernicoles.

Autriche :

- Grotte à Schneckenloch, Vorarlberg (STROUHAL, 1957, p. 274).

Suisse :

- Lac Léman (CHAPPUIS, 1948, p. 559);
- Hölloch, Schwyz (CHAPPUIS, 1953, p. 73);
- Wildenmannslöch, Saint-Gall.

France :

- Bas-Rhin : nappe alluviale du Rhin à Strasbourg (STAMMER, 1932, p. 126);
- Moselle : mine de fer Orne-Pauline à Moyeuivre; source à Gorze;

- Meurthe-et-Moselle : mine de fer à Mont-Saint-Martin;
mine de fer de Moutiers;
grotte de Sainte-Reine;
- Côte-d'Or : grotte de Bèze;
- Doubs : sous-écoulement de la Loue;
- Saône-et-Loire : grotte d'Azé;
- Rhône : mine de plomb au Pérréon;
- Ain : grotte de Corveissiat;
- Gard : exsurgence de la Sauve;
- Hérault : exsurgence des Cent-Fons;
- Vaucluse : source au Mont-Ventoux.

2. — *Proasellus valdensis* (Chappuis, 1948) n. comb.

Asellus cavaticus subsp. *valdensis* Chappuis 1948, *Revue suisse Zool.*, p. 563 et in HENRY 1966, *Int. Jnl Speleol.*, p. 36.

Asellus cavaticus subsp. de la grotte des Foules, Chappuis 1953, *Notes biospéol.*, p. 73.

— Taille des adultes toujours supérieure à 6 mm.

— Dactylopodites des péréiopodes II à VII avec 2 épines sternales, exceptionnellement 3 sur les péréiopodes postérieurs.

— Protopodite du pléopode I ♂ trapézoïdal, près de 2 fois plus long que large, avec un rétinacle formé d'un crochet à droite, de 2 à gauche, rarement 2 des deux côtés.

— Protopodite et endopodite du pléopode II ♂ très allongés. L'article proximal de l'exopodite garni généralement de 2 tiges. L'endopodite bananiforme est 4 fois plus long que large, ses apophyses proximales des angles interne et externe peu développées. L'apophyse tergale est longue et faiblement dirigée vers l'exopodite. Le goulot est assez long et forme avec l'apophyse un angle d'environ 90°.

— Endopodite du pléopode III souvent peu développé.

— Uropodes toujours un peu plus courts que le pléotelson.

STATIONS.

Suisse :

- Canton de Vaud, source de l'Orbe (CHAPPUIS, 1948, p. 564);
- Gouffre du Chevrier.

France :

- Jura : résurgence du Bief Noir;
Grotte des Foules (CHAPPUIS, 1953, p. 73);
- Isère : grotte de la Balme;
Grotte de la Fontaine Saint-Joseph;

- Grotte du Guiers-Vif (GINET, 1953, p. 195) (1);
 — Savoie : grotte de la Fontaine-Noire;
 Grotte de la Doria;
 Grotte de la Fontaine-Noire des Echelles;
 — Haute-Savoie : grotte des Banges.

3. — *Proasellus walteri* (Chappuis, 1948) n. comb.

Asellus cavaticus walteri Chappuis 1948, *Revue suisse Zool.*, p. 560.

- Taille rarement supérieure à 2,5 mm.
 — Corps très grêle et longiligne, au coefficient d'allongement égal à 6.
 — Maxillipèdes avec 2 crochets rétinaculaires et sans oostégites chez la femelle ovigère.
 — Dactylopodites des péréiopodes I à VII avec 1 seule épine sternale.
 — Protopodite du pléopode I ♂ avec 1 seul crochet rétinaculaire très proximal. Exopodite subovalaire avec typiquement 1 petite soie au bord apical et parfois une petite encoche.
 — Protopodite du pléopode II ♂ plus court que l'endopodite. Exopodite très court, normalement glabre, égal au tiers environ de l'endopodite. Celui-ci 4 fois plus long que large, prolongé distalement par une apophyse longue et étroite, à peine recourbée vers l'extérieur. A sa base, goulot incliné vers le côté externe formant un angle droit avec l'apophyse.
 — Exopodite du pléopode III entièrement glabre.
 — Pléopode V uniramé.
 — Uropodes aussi longs que le pléotelson, l'exopodite plus court que le protopodite et l'endopodite.

STATIONS.

Suisse :

- Nappe phréatique de l'Aspgraben, Münchenstein.

France :

- Ardèche : nappe alluviale du Chassezac à Saint-Alban-sous-Samzon;
 — Vaucluse : nappe de l'Ouvèze;

(1) L'examen détaillé des pléopodes II des 3 mâles récoltés dans cette grotte montre que l'endopodite diffère légèrement dans ses proportions de celui de l'espèce *valdensis*, ainsi que le soulignait déjà GINET (1953). Il reste à découvrir d'autres individus pour établir s'il s'agit d'une variation d'ordre individuel ou spécifique.

- Bouches-du-Rhône : nappe de la Durance à Sénas;
- Côte-d'Or : sous-écoulement et nappe alluviale de l'Ouche à Dijon;
Sous-écoulement des affluents de l'Ouche : Norges, Tille, ruisseau de Larrey;
- Nappe phréatique à Chevigny;
- Doubs : sous-écoulement de la Loue.

4. — *Proasellus strouhali strouhali* (Karaman, 1955)

et

Proasellus strouhali puteanus (Henry, 1966)

Asellus cavaticus strouhali Karaman 1955, *Acta Mus. maced. Sci. Nat.*, p. 6 et in STROUHAL 1957, *Ann. nat. Mus. Wien*, p. 269.

Asellus cavaticus subsp. Küssaberg Chappuis 1953, *Notes biospéol.*, p. 73.

Asellus cavaticus puteanus Henry 1966, *Int. Jnl Spéleol.*, p. 33 et in HENRY 1966, *Bull. scient. Bourgogne*, p. 267.

- Taille rarement supérieure à 5,5 mm.
- Corps assez longiligne, au coefficient d'allongement voisin de 5.

- Pléotelson à bords subparallèles.

- Dactylopodites des péréiopodes II à VII avec 1 ou 2 épines sternales.

- Protopodite du pléopode I ♂ plus long que large avec 2 ou 3 crochets rétinaculaires.

- Endopodite du pléopode II ♂ toujours plus long que l'exopodite. Le bord externe de celui-ci glabre ou avec parfois 1 seule tige. Endopodite pourvu distalement d'une apophyse assez longue très nettement recourbée vers l'extérieur, formant un angle presque droit avec l'axe de l'article. Goulot court et conique orienté vers l'exopodite en angle aigu avec l'apophyse tergale. Région distale de l'endopodite toujours avec zone pilifère.

- Uropodes un peu plus longs que la moitié du pléotelson.

STATIONS.

P. c. strouhali — Autriche :

- Puits à Salzbourg (STROUHAL, 1957, p. 271);
- Nappe phréatique du Pratter, Danube;
- Puits à Vienne.

P. s. puteanus — France :

- Haute-Saône : nappe phréatique à Renaucourt;
- Sous-écoulement de l'Ognon à Servance;

- Côte-d'Or : sous-écoulement et alluvions anciennes de l'Ouche à Dijon;
Source dans la vallée de la Tille;
Résurgence de la Norges;
Source de Larrey à Dijon;
- Rhône : puits au Pérréon.

5. — *Proasellus franciscoloi* (Chappuis, 1955)

Asellus franciscoloi Chappuis 1955, *Notes biospéol.*, p. 170.

Le petit nombre d'individus observés ne permet pas de connaître la variabilité morphologique de cette espèce. Aussi on ne peut affirmer que les caractères cités dans cette diagnose sont homogènes; cependant on peut penser que la structure du pléopode II ♂ est très stable.

— Lame interne de la maxillule avec 5 épines dont la plus externe, longue et grêle, est détachée des autres.

— Protopodite du pléopode I ♂ avec 1 à 3 petites tiges sur son angle externe distal.

— Protopodite du pléopode II ♂ avec au bord externe quelques tiges près de la base. Endopodite assez trapu, 2 fois plus long que large, plus long que l'exopodite, pourvu distalement d'une apophyse tergale courte et grêle, légèrement dirigée vers l'exopodite. Goulot formé par un très long canal ouvert sternalement et recourbé dès sa base vers l'extérieur; apophyse et goulot formant un angle droit.

STATIONS.

Italie :

- Grotte dell' Orso, Ormea, province de Cunéo (CHAPPUIS, 1955, p. 170);
- Grotte di Bossea, Mondovi, province de Cunéo.

Remarques. — C'est la conformation de l'appendice copulateur du mâle qui permet d'établir un lien de parenté entre *P. franciscoloi* et le groupe *cavaticus*. En effet, comme toutes les formes qui constituent cet ensemble, cette espèce possède un endopodite II ♂ dont l'orifice efférent de la vésicule interne est à l'extrémité d'un goulot recourbé vers l'exopodite; ce goulot détermine comme chez toutes les espèces du groupe un angle assez important avec l'apophyse distale. Chez *P. franciscoloi*, le goulot est exagérément long et constitue un véritable canal. Cette particularité a conduit CHAPPUIS à le considérer comme une apophyse supplémentaire subapicale qui serait seulement l'équivalent du goulot selon cet auteur, alors qu'il s'agit en réalité de cet organe. L'auteur compare même le

grand développement de cette « apophyse » à celui de l'apophyse tergale du pléopode II ♂ de *Proasellus karamani* (Remy). L'apophyse de cette espèce est en effet très longue et fortement inclinée vers le côté externe. Mais il s'agit là d'un type particulier de la structure typique de l'organe copulateur des *Proasellus* du groupe *coxalis*. Le long goulot de *P. franciscoloi* et la grande apophyse de *P. karamani* ne sont pas des organes homologues et ils n'ont pu être rapprochés que par erreur.

6. — *Proasellus synaselloides* (Henry, 1963)

Asellus synaselloides Henry 1963, *Annls Spéleol.*, p. 99.

- Taille des adultes voisine de 3,5 mm.
- Corps au coefficient d'allongement voisin de 4.
- Maxillipèdes avec plus de 2 crochets rétinaculaires et avec un petit oostégite glabre chez la femelle ovigère.
- Dactylopodites des péréiopodes I à VII avec 1 seule épine sternale.
- Protopodite du pléopode I ♂ avec 1 seul crochet rétinaculaire. Exopodite avec quelques soies très courtes au bord apical.
- Exopodite du pléopode II ♂ 2 fois plus court que l'endopodite, avec quelques soies très courtes sur le bord externe. Endopodite, 3 fois aussi long que large, pourvu à son extrémité distale d'une apophyse tergale courte et arrondie; goulot court et tronconique dirigé vers l'extérieur, formant un angle presque droit avec l'apophyse.
- Exopodite du pléopode IV peu développé.
- Pléopode V uniramé.
- Uropodes plus courts que le pléotelson.

STATIONS.

France :

- Var : source vauclusienne du Regai, Néoules;
- Ardèche : alluvions de l'Ardèche à Saint-Rémèze.

*

**

Au terme de ces diagnoses, il n'est pas inutile de proposer une clé de détermination succincte, où n'interviennent que quelques caractères bien apparents.

1. Orifice de la vésicule interne de l'endopodite du pléopode II ♂ porté par un goulot très allongé.
 - 1 à 3 tiges à l'angle externe distal du protopodite du pléopode I ♂ *franciscoloi*

- Goulot de taille normale. Pas de tige à l'angle externe distal du protopodite du pléopode I ♂ 2
2. Corps très allongé et grêle, inférieur à 3 mm. Endopodite du pléopode II ♂ très long par rapport à l'exopodite *walteri*
- Corps normal, supérieur à 3 mm. Endopodite du pléopode II ♂ légèrement plus long ou égal à l'exopodite 3
3. Pléopodes V uniramés. Phanérotaxie réduite, pas de soies plumeuses. L'oostégite du maxillipède de la femelle ovigère est glabre *synaselloides*
- Pléopodes V biramés. Phanérotaxie normale, des soies plumeuses. L'oostégite du maxillipède de la femelle ovigère avec soies 4
4. Endopodite du pléopode II ♂ allongé, 4 fois plus long que large, l'apophyse distale dans le prolongement de l'article *valdensis*
- Endopodite du pléopode II ♂ trapu, 2 fois plus long que large, l'apophyse distale dirigée vers l'exopodite 5
5. Apophyse distale très recourbée vers l'exopodite, formant un angle aigu avec l'axe du goulot *strouhali* et *puteanus*
- Apophyse distale faiblement recourbée vers l'exopodite formant un angle droit avec l'axe du goulot *cavaticus*

La conception de *P. cavaticus*, considéré comme l'unique représentant d'une lignée évolutive, devient donc caduque. On sait désormais que six espèces indépendantes constituent le groupe *cavaticus* qui est un ensemble homogène et bien distinct des autres lignées de *Proasellus*, tant au point de vue morphologique que biogéographique.

Mais la réunion de ces différentes espèces dans une même lignée ne signifie pas pour autant que les rapports qui existent entre elles sont tous comparables. Elle témoigne seulement que ces formes se sont diversifiées à partir d'une souche commune dont *P. cavaticus* pourrait être le terme initial. Dans cette hypothèse, chaque espèce actuelle représenterait un rameau qui se serait séparé plus ou moins tôt de l'espèce-souche et aurait ainsi acquis au cours des temps des particularités anatomiques particulières. Les unes ont dû présenter une évolution indépendante très précoce; elles nous apparaissent aujourd'hui, soit comme des formes très adaptées à leur milieu (*P. walteri* par exemple), soit comme des formes endémiques

(*P. franciscoloi* par exemple). Les autres semblent s'être détachées beaucoup plus tardivement de *P. cavaticus*, ce qui se traduit par des caractères morphologiques encore très voisins de ceux de cette espèce (*P. strouhali* par exemple).

Cette étude aura enfin permis de mettre en évidence l'importance biogéographique et écologique de *P. walteri*, trop longtemps considéré comme un dérivé local de *cavaticus*; il s'agit d'une espèce très intéressante dont l'habitat et les caractères anatomiques qui en résultent sont exceptionnels chez les *Asellidae*. Elle montre, avec une autre espèce d'*Asellide*, *Synasellus (Psammasselus) capitatus* Braga, une adaptation aussi poussée au milieu psammique que celle des *Microparasellidae*.

RÉSUMÉ

Des recherches morphologiques, écologiques, biogéographiques et mixiologiques montrent que l'espèce *Proasellus cavaticus* est en fait un complexe de 4 espèces indépendantes, *P. cavaticus*, *P. walteri*, *P. valdensis* et *P. strouhali*, qui constituent avec *P. franciscoloi* et *P. synaselloides*, le groupe *cavaticus*. Une description détaillée de *P. cavaticus* est suivie de la diagnose différentielle des autres espèces.

SUMMARY

Morphological, ecological, biogeographical and mixiological studies show that *Proasellus cavaticus*, as understood by the authors, should be split between four distinct species: *P. cavaticus*, *P. walteri*, *P. valdensis*, *P. strouhali*; these species and *P. franciscoloi* and *P. synaselloides* constitute the *cavaticus* group. A detailed description of *P. cavaticus* is followed by the differential diagnosis of the others species.

ZUSAMMENFASSUNG

Proasellus cavaticus besteht, wie morphologische, ökologische, biogeographische und mixiologische Untersuchungen beweisen, aus der Vereinigung von 4 selbständigen Arten: *P. cavaticus*, *P. walteri*, *P. valdensis* und *P. strouhali*. Diese bilden mit *P. franciscoloi* und *P. synaselloides* die Gruppe *cavaticus*. Der Autor gibt eine ausführliche Beschreibung der Art *P. cavaticus* und eine Bestimmungsdiagnose der weiteren Arten.

BIBLIOGRAPHIE

- ARCANGELI, E., 1935. *Asellus* delle caverne del Belgio. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 11 : 1-10.
- BALESDENT, M.L., 1964. Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* L. *Th. Fac. Sci. Univ. Nancy*, 231 p.
- BIRSTEIN, J.A., 1951. Faune de l'U.R.S.S., VII/5 *Asellota*. Moscou, 142 p.
- BLANC, H., 1879. Isopode aveugle de la région profonde du Léman, *Asellus foreli* sp. nov. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, 16 : 377-394.
- BOU, C. et R. ROUCH, 1967. Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris*, 265 : 369-370.
- BRAGA, J.M., 1968. Sur un Asellide psammique nouveau du Portugal, *Psammasselus capitatus* gen. n. sp. n. *Anais Fac. Ciênc. Porto*, 51 : 1-21.
- CHAPPUIS, P.A., 1948. Copépodes, Syncarides et Isopodes des eaux phréatiques suisses. *Revue suisse Zool.*, 55 : 549-566.
- CHAPPUIS, P.A., 1949. Les Asellides d'Europe et pays limitrophes. *Archs Zool. exp. gén., Paris*, 86 : 78-94.
- CHAPPUIS, P.A., 1953. Sur la systématique du genre *Asellus*. *Notes biospéol.*, 8 : 67-79.
- CHAPPUIS, P.A., 1955. Remarques générales sur le genre *Asellus* et description de quatre espèces nouvelles. *Notes biospéol.*, 10 : 163-182.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C., 1960. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. *Suppl. Vie Milieu*, Hermann, Paris, 9 : 1-740.
- DUDICH, E., 1925. Systematische Studien an italienischen Aselliden. *Annl. hist. nat. Mus. natn. hung.*, 22 : 281-301.
- FRANZL, W., 1940. Die Atmungsorte von *Asellus aquaticus* L. *Zool. Anz.*, 132 : 44-48.
- GINET, R., 1953. Faune cavernicole du Jura méridional et des chaînes subalpines dauphinoises. I. Crustacés aquatiques. *Notes biospéol.*, 8 : 185-198.
- GRÜNER, H.E., 1965. Die Tierwelt Deutschland, 51, Krebstiere oder *Crustaceana*, V/1 : 1-149.
- HAEMMERLI-BOVERI, V., 1926. Ueber die Determination der sekundären Geschlechtsmerkmale der weiblichen Wasserassel durch das Ovar. *Z. vergl. Physiol.*, 4 : 668-698.
- HENRY, J.P., 1963. Premier Aselle cavernicole de Basse-Provence : *Asellus synaselloides* n. sp. *Annl. Spéol.*, 18 : 99-106.
- HENRY, J.P., 1965. Contribution à l'étude de la biologie d'*Asellus cavaticus* Leydig. *Int. Jnl. Speleol.*, 1 : 279-286.
- HENRY, J.P., 1966. Remarques sur l'espèce *Asellus cavaticus* et description d'une sous-espèce nouvelle. *Int. Jnl. Speleol.*, 2 : 29-42.

- HENRY, J.P., 1967a. Le nombre de chromosomes de l'Isopode hypogé *Asellus cavaticus* Leydig. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, 264 : 2126-2129.
- HENRY, J.P., 1967b. Aselles de Belgique. *Annls Soc. r. zool. Belg.*, 97 : 237-244.
- HENRY, J.P., 1969. Différenciation de l'appareil génital externe mâle de *Proasellus cavaticus*. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, 268 : 1084-1087.
- HENRY, J.P., 1970. Répartition et écologie des Aselles hypogés de France. *Sous le Plancher*, Dijon, 9 : 2-9.
- HENRY, J.P. et G. MAGNIEZ, 1968. Sur la systématique et la biogéographie des Asellides. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, 267 : 87-89.
- HENRY, J.P. et G. MAGNIEZ, 1969. Etude au microscope électronique à balayage des pléopodes copulateurs de 2 espèces de *Proasellus*. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, 269 : 718-720.
- HENRY, J.P. et G. MAGNIEZ, 1970a. Contribution à la systématique des Asellides. *Annls Spéléol.*, 25 : 335-367.
- HENRY, J.P. et G. MAGNIEZ, 1970b. Sur la faune d'Asellides du sous-écoulement d'un affluent de la Saône. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sc., Paris*, 270 : 2366-2368.
- HUSSON, R., 1959. Les Crustacés péracarides des eaux souterraines; considérations sur la biologie de ces cavernicoles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 84 : 219-231.
- HUSSON, R. et J. DAUM, 1955. — Ueber Haltung und Biologie von *Asellus cavaticus* Leydig. *Annls Univ. sarav.*, 4 : 137-144.
- KARAMAN, S., 1955. *Asellus cavaticus* Schiödte und seine Nächstverwandten. *Acta Mus. maced. Sci. Nat.*, 2 : 1-36.
- LAGOUTTE, C., 1966. Etude des surfaces respiratoires et zones d'échanges de quelques Asellides. *D.E.S. Fac. Sci. Univ.*, Dijon, 57 p.
- MAGNIEZ, G., 1968. L'espèce polytypique *Stenasellus virei* Dollfus. *Annls Spéléol.*, 23 : 363-407.
- MIETHE, C., 1899. *Asellus cavaticus* Schiödte. Ein Beitrag zur Höhlenfauna der Schweiz. *Revue suisse Zool.*, 7 : 269-319.
- PRIESEL-DICHTL, G., 1959. Die Grundwasserfauna im Salzburger Becken und im auschl. Alpenvorland. *Arch. Hydrobiol.*, 55 : 281-370.
- RACOVITZA, E.G., 1920. Notes sur les Isopodes : 7 — Les pléopodes I et II des Asellides, morphologie et développement. *Arch. Zool. exp. gén.*, 4 : 79-115.
- RACOVITZA, E.G., 1922. Description de trois *Asellus* cavernicoles nouveaux. *Bull. Soc. Sti. Cluj.*, 1 : 401-410.
- RACOVITZA, E.G., 1950. Asellides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 87 : 1-94.
- REMY, P., 1925. Contribution à l'étude de l'appareil respiratoire et de la respiration chez quelques Invertébrés. *Th. Fac. Sc. Univ.*, Nancy, 222 p.
- REMY, P., 1948. Sur quelques Crustacés cavernicoles d'Europe. *Notes biospéol.*, 3 : 35-47.

- STAMMER, H.J., 1932. Zur Kenntnis der Verbreitung und Systematik der Gattung *Asellus*, insbesondere der mitteleuropäischen Arten. *Zool. Anz.*, **99** : 113-131.
- STROUHAL, H., 1957. *Asellus (Proasellus)* im nördlichen Österreich. *Ann. naturh. Mus. Wien*, **62** : 263-283.
- TATTERSALL, W.M., 1930. *Asellus cavaticus* Schiödte, a blind Isopod new to the british Fauna, from a well in Hampshire. *J. Linn. Soc.*, **37** : 79-91.
- THUST, R., 1965. Ueber Vorkommen und Variabilität einiger Peracariden aus dem Grundwasser von Thüringen, Sachsen und angrenzenden Gebieten der C.S.S.R. *Limnologica*, **3** : 29-39.
- VANDEL, A., 1926. La reconnaissance sexuelle chez les Aselles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **51** : 163-172.
- VANDEL, A., 1959. L'Archipel madérien et le problème de l'insularité. *Coll. intern. C.N.R.S.*, Banyuls-sur-Mer, p. 56.
- VANDEL, A., 1960. Isopodes terrestres. *Faune de France*, Paris, n° 64.
- WÄCHTLER, W., 1937. Die Tierwelt Mitteleuropas. *Isopoda*, II, 2; Leipzig.
- WILLIAMS, W.D., 1962. Some remarks on phenotypic and genetic variation in *Asellus*. *Crustaceana*, **3** : 279-284.

Reçu le 15 juillet 1970.

**DÉVELOPPEMENT ET COMPORTEMENT
EN LABORATOIRE DE
NEORIBATES GRACILIS TRAVÉ
(ACARIEN ORIBATE)**

par J. TRAVÉ et F. DURAN (1)
Laboratoire Arago — 66, Banyuls-sur-Mer

SOMMAIRE

L'élevage en laboratoire de *Neoribates gracilis* Travé, espèce xylophage a permis de mettre en évidence deux périodes de ponte annuelles, une durée de développement de 1 à 2 mois et une longévité pouvant atteindre 2 ans.

L'élevage des Oribates en laboratoire a été réalisé par de nombreux auteurs depuis A.D. MICHAEL en 1884 (p. 68). Les techniques utilisées sont décrites dans plusieurs travaux et en particulier, résumées par H.G. SENGBUSCH (1963) et J.P. WOODRING (1963).

TECHNIQUE

Comme certains auteurs (WOODRING et COOK, 1962), nous utilisons depuis deux ans pour nos élevages ou l'extraction des Oribates, des cellules ou des flacons contenant un mélange de plâtre de Paris et de charbon animal dans les proportions de 90 g de plâtre pour 10 g de

(1) Aide de Laboratoire, Université de Paris VI.

charbon. Nous avons utilisé également les mêmes cellules ou flacons avec un fond de buvard de couleur grise. Ce substrat est certainement meilleur du point de vue biologique que le plâtre. Son principal inconvénient est que les animaux essaient généralement de se glisser sous le buvard entre les feuillets. Ils disparaissent dans le moindre interstice pour se nourrir, pondre et se développer à l'abri des regards de l'observateur.

Le mélange de plâtre et de charbon n'empêche pas entièrement les moisissures de se former, mais elles sont moins abondantes, se développent moins vite que sur le plâtre pur. Un autre avantage réside dans le fait que ce mélange, saturé d'eau est de couleur noire et que l'observation des animaux, principalement des larves et des nymphes de couleur claire est bien meilleure que sur un fond blanc qui réfléchit beaucoup de lumière gênante.

Nous utilisons un type de flacon et plusieurs types de cellules (fig. 1).

Les flacons servent à recueillir les microarthropodes vivants, dans les entonnoirs de « Berlese ». Ce sont des piluliers de 80 cc. La profondeur est de 7 cm, le diamètre intérieur de 4,5 cm, celui de l'ouverture de 3 cm. Ils sont à moitié remplis du mélange plâtre-charbon, donc d'une épaisseur de 3,6 cm environ. Ces flacons sont normalement bouchés hermétiquement par des bouchons de polyéthylène. On pratique, dans ce bouchon, une ouverture de la taille du tube de l'entonnoir de façon à ce que les Oribates ne puissent pas s'enfuir. D'autres bouchons sont découpés plus largement et leur ouverture obturée par un disque de nylon à bluter; ainsi les mêmes flacons, une fois l'extraction terminée, peuvent servir à conserver l'ensemble de la faune pendant quelque temps ou être utilisés pour l'élevage massif d'une espèce.

Pour l'étude d'un ou de quelques individus, des cellules plus petites ont l'avantage d'une observation plus rapide à la loupe binoculaire, d'un repérage plus facile des animaux élevés, des œufs, etc. Elles sont aussi moins encombrantes. Deux tailles de cellules sont utilisées. Les plus grandes ont un diamètre de 30 mm et une profondeur de 18 mm. Le fond du mélange plâtre-charbon occupe une épaisseur de 10 à 12 mm soit environ les deux tiers de la cellule. Dans ce type de cellules sont élevés des adultes, leur nombre par cellule variant de deux à une vingtaine. Les plus petites ont un diamètre de 15 mm et une profondeur de 10 mm. Elles sont également occupées aux deux tiers par le mélange plâtre-charbon et sont utilisées surtout pour étudier le développement des stases immatures de l'œuf à l'adulte.

Ces cellules conservent l'humidité pendant au moins 48 h. Il suffit d'ajouter tous les jours quelques gouttes d'eau. Elles sont fermées par un disque de nylon à bluter (blutex n° 40 à petit vide de maille, 50 à 60 μ) (1) sur lequel sont posées une ou plusieurs rondelles métalliques. Le bord de ces cellules est, bien entendu, rodé. Nous avons essayé aussi de petites boîtes plates en plastique, munies d'un couvercle bien jointif. Le dessus du couvercle est découpé en partie et remplacé par un disque

(1) Avec des nylons à bluter à vide de maille double (100 à 120 μ) la plus grande partie de nos larves réussissait à s'enfuir.

de soie à bluter collé sur ses bords. Ces boîtes incassables, légères et bien fermées sont particulièrement pratiques pour le transport des élevages. Pour ralentir l'évaporation, les petites cellules sont placées dans des cuvettes rectangulaires en matière plastique de 32 cm × 24 cm, profondes de 5 cm. Le fond de ces cuvettes est garni de coton hydrophile imbibé d'eau. Ces cuvettes sont fermées par des couvercles en bois largement troués sur leurs bords pour permettre l'aération. Ce dispositif est utilisé principalement pour les Oribates vivant dans le sol ou dans le bois, donc dans l'obscurité. Ceux qui vivent à la surface du sol, des troncs d'arbre ou de rochers, sont placés dans des cuvettes découvertes où l'humidification est beaucoup moins forte. Cette humidification peut être plus ou moins poussée tout comme l'aération et l'obscurité. Cette méthode permet beaucoup de souplesse. Les cellules individuelles peuvent être facilement changées de cuvette, donc de conditions d'élevage (fig. 1).

Certains auteurs (C.J. ROHDE, 1956, par exemple) préconisent des batteries de cellules prises dans la masse de plâtre-charbon dans une boîte en matière plastique. Ces cellules sont humidifiées de l'extérieur. Cet avantage nous semble mince comparé aux inconvénients. En effet, comme de toutes façons les cellules doivent être examinées tous les jours, il est très facile de les rehumidifier pratiquement une à une après examen. Par contre, l'observation sous la loupe binoculaire d'une cellule isolée est beaucoup plus pratique que celle d'un ensemble de cellules.

Il ne faut pas oublier malgré tout et quelles que soient les conditions d'élevages, qu'elles sont toujours très éloignées des conditions naturelles et que les enseignements obtenus en laboratoire doivent toujours être analysés avec circonspection.

ELEVAGE DES ORIBATES XYLOPHAGES.

C'est un fait bien connu que les larves et les nymphes de nombreux Oribates xylophages, en particulier d'espèces mineuses ne sont pas obtenues par les procédés classiques d'extraction comme les entonnoirs de « Berlese ». Le triage direct sous la loupe permet d'obtenir quelques-uns de ces immatures, en petit nombre, mais, pour le cas assez fréquent, d'espèces dont la concordance entre adultes et immatures est difficile à faire, seul l'élevage jusqu'à l'adulte permet d'arriver à une certitude en ce qui concerne cette concordance.

Parmi ces espèces xylophages deux espèces très voisines de *Parakalumnidae*, *Neoribates aurantiacus* Oudemans et *N. gracilis* Travé (1) vivent dans le bois en cours de décomposition dans la forêt de la Massane (P.-O.).

Nous ne connaissons pas jusqu'à présent les stases immatures des *Parakalumnidae*, famille dont les adultes ressemblent beaucoup

(1) Cette nouvelle espèce est décrite dans un travail en cours d'impression, *Acarologia*, vol. 13 (2).

à ceux des *Galumnidae* (TRAVÉ, 1970). Ces élevages ont permis de savoir que les immatures de *Parakalumnidae* contrairement à ceux de *Galumnidae* ont des microsclerites excentrés et font donc partie des *Excentrosclerosae*. De plus, les deux espèces qui cohabitent à la Massane ont des immatures qui diffèrent par quelques petits caractères et seule cette méthode nous a permis de les séparer avec certitude.

Nous avons réussi, quoique difficilement, l'élevage de *Neoribates gracilis*, mais pas encore celui de *N. aurantiacus* dont les adultes supportent beaucoup moins bien la vie en cellule, pour des raisons qui nous échappent encore. Il est intéressant de noter que deux espèces morphologiquement très proches et vivant dans le même milieu peuvent avoir des réactions bien différentes. Il en va de même pour d'autres espèces de cet intéressant biotope. Quelques-unes comme *Odontocephus elongatus* (Michael) ou un petit *Scheloribates* très abondant s'élèvent facilement en cellule, alors que d'autres, *Tetracondyla dorni* (Balogh) par exemple ne supportent pas ces conditions d'existence. Cette espèce est pourtant très caractéristique de ce milieu dans lequel elle est très abondante.

COMPORTEMENT DE *N. gracilis* EN ÉLEVAGE.

Les adultes de *N. gracilis* sont récoltés dans du bois mort de hêtre en cours de décomposition. Ce milieu leur est favorable lorsque le bois rappelle une éponge imbibée d'eau, de couleur blanchâtre. Les Coléoptères y sont encore peu nombreux. Ces conditions sont généralement réalisées dans des arbres déracinés et tombés au sol alors qu'ils étaient encore vivants.

Les *N. gracilis* placés en cellule s'activent sur le bois qu'ils mangent normalement en surface sans creuser de galeries ni bâtir des constructions particulières comme d'autres espèces. Ils pénètrent aussi dans les fentes du bois. Les premiers jours de captivité ils grimpent sur les parois de la cellule en verre et sur le disque de nylon à bluter. Au bout de quelques semaines les animaux ne quittent guère le fond de la cellule et les premiers 2 ou 3 cm de la paroi en verre.

La mortalité n'est pas très forte mais assez régulière. Voici un exemple pris dans une de nos cellules : 20 exemplaires récoltés le 30 octobre 1968 et mis en cellule le 18 novembre 1968; le 19 mai 1969, il restait 13 adultes vivants. La longévité des adultes est assez grande. Un exemplaire mis en cellule le 28 mars 1968 est encore vivant deux ans après en avril 1970. Un autre, récolté en même temps, n'est mort que le mois de février 1970. Ce sont, bien entendu des exceptions, mais qui prouvent que les adultes peuvent vivre plus de deux ans.

PONTE.

Dans les cellules moyennes, contenant une vingtaine d'individus, ce comportement se modifie pendant les périodes de ponte. Les individus ont tendance à former des groupes. Ils se serrent les uns contre les autres dans des trous du plâtre ou des interstices du bois. Ces groupes peuvent compter jusqu'à une dizaine d'individus, c'est-à-dire la moitié de l'effectif moyen de la cellule. Cette observation est à rapprocher de celles faites dans la nature par DUGÈS (1834, p. 49), GRANDJEAN (1950, p. 346) et TRAVÉ (1963, p. 209) concernant *Humerobates rostromellatus* Grandjean et *Phauloppia lucorum* (Koch) et surtout de celle faite par GRANDJEAN (1950, p. 231) au sujet de *Platynothrus peltifer* (C.L. Koch) en élevage. Nous ne savons pas, pour ces espèces, quelle est la signification de ces rassemblements qui n'affectent d'ailleurs pas que les adultes, mais aussi larves et nymphes. Il s'agit probablement d'un comportement différent de celui que nous signalons ici.

Alors que certains Oribates tapissent les parois de leur cellules de spermatophores qui sont émis pendant plusieurs mois (TABERLY, 1957, p. 142), les mâles de *N. gracilis* ne semblent émettre leurs spermatophores que pendant un laps de temps très court. Nous n'avons pu en observer une seule fois que pendant quelques jours, peu de temps avant la ponte.

Les cellules étant occupées au début de l'élevage par une vingtaine d'individus, mâles et femelles, il n'a pas été possible de préciser la fécondité des femelles ni la durée de la ponte pour chacune d'elle.

Dans deux des cellules, nous avons relevé les périodes de ponte suivantes :

- 1) les 10 et 11 juin 1968 (2 œufs); du 31 juillet au début septembre (31 œufs); au début avril 1969 (2 œufs le 14); fin juillet début août 1969 (13 œufs);
- 2) du 5 juillet au 26 juillet 1968 (11 œufs pour 14 adultes dans la cellule); du 9 août au début septembre 1968 (36 œufs pour 8 adultes); du 8 avril 1969 au 28 avril 1969 (4 œufs pour 6 adultes).

Ces résultats répétés dans d'autres cellules et pendant deux ans montrent qu'il existe en élevage deux périodes de ponte; une première, généralement courte et faible, à date variable : de février à juin et une deuxième en juillet-août, plus longue et plus abondante.

Nous pouvons comparer ces résultats à ceux obtenus dans les récoltes extraites aux entonnoirs de Berlese. Bien entendu le nombre

des jeunes obtenus par cette méthode n'est pas significatif, surtout dans ces milieux. Sur trente-deux prélèvements récoltés régulièrement pendant tous les mois du 28 février 1964 au 27 janvier 1965, dans les mêmes milieux, six seulement ont fourni des stases immatures : un en mars, trois en avril, un en juillet, et un en octobre qui ne contenait d'ailleurs qu'une deutonymphé et de nombreux jeunes adultes récemment éclos. Ces données sont également confirmées par les nombreux prélèvements effectués régulièrement depuis 1965.

Il ne semble donc pas y avoir beaucoup de différences entre les résultats obtenus au laboratoire et ce qui se passe dans la nature.

Les œufs sont déposés isolément et toujours cachés par les soins de la mère. Ils ne sont jamais pondus au hasard sur une surface découverte de la cellule ou du bois. On les trouve le plus souvent, assez difficilement d'ailleurs, dans les fentes ou les interstices du bois spongieux, quelquefois aussi dans les minuscules cavités qui peuvent exister à la surface du plâtre de la cellule. Ils sont généralement déposés horizontalement dans les interstices du bois ou les cavités du plâtre. Nous n'avons vu qu'exceptionnellement des œufs posés verticalement, et seulement dans des cavités étroites et profondes.

Nous n'avons pas la certitude que chaque femelle pondre tous ses œufs en une seule fois, mais il semble bien que ce soit le cas. Nous savons d'après les nombreuses observations faites sur des exemplaires éclaircis, que le nombre d'œufs portés par les femelles est généralement de deux ou trois, quelquefois quatre. C'est un nombre assez bas si on le compare à celui rencontré par exemple dans certaines familles voisines comme les *Oribatulidae* (TRAVÉ, 1963, p. 208). De plus, dans les cellules comprenant, comme nous l'avons déjà dit, une vingtaine d'individus des deux sexes, nous n'avons jamais relevé plus de trois œufs en un seul jour.

DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE.

Le développement postembryonnaire étudié en laboratoire ne peut pas donner une idée réelle du développement dans la nature, soumis à des conditions climatiques bien différentes. Or, l'influence des conditions climatiques joue un rôle important dans la durée du développement. C'est en particulier le cas de la température dont on connaît les effets sur le développement chez de nombreux animaux. Pour l'Oribate *Ceratozetes cisalpinus* Berlese, WOODRING et COOK (1962, p. 112) signalent que la durée du développement passe de 32 jours à 70-80 jours lorsque la température est abaissée de 25 à 5 °C (avec moins de nourriture aussi, il est vrai). Nous

n'avons pas fait de recherches sérieuses en ce sens mais nous avons constaté des différences notables sur le développement de *Neoribates gracilis* en été (juillet-août) et en hiver (février-mars-avril). Dans le premier cas les températures de l'élevage varient de 25° à 30 °C, dans le deuxième de 18° à 20 °C. Les différences sont très nettes puisque l'été le développement dure de 4 à 6 semaines environ et l'hiver de 7 à 10 semaines.

Nous avons observé à plusieurs reprises l'éclosion d'un adulte. Elle s'effectue très lentement. Le jeune adulte quitte son exuvie à reculons et cette opération dure de 2 à 3 heures à partir du moment où la ligne de déhiscence se fend en arrière de l'opisthosoma jusqu'à ce que le jeune adulte soit entièrement dégagé (fig. 2). Les téguments sont très clairs et il faut attendre plusieurs jours avant qu'ils aient acquis leur coloration normale.

Le tableau ci-dessous indique la durée de chaque stase dans sa période active d'une part, dans sa période de pupes d'autre part. Nous qualifions de stade pupal la période précédysiale pendant laquelle l'animal cesse toute activité et reste complètement immobile jusqu'à la sortie de la nouvelle stase. A la fin de ce stade, la stase suivante est formée.

Stases	Eté Nombre de jours	Hiver Nombre de jours
Oeuf + prélarve	3 à 8	pas de données
Larve active	5 à 12	4 à 7 ⁽¹⁾
Stade pupal	2 à 3	7 à 17
Protonympe active	1 à 5	2 à 4
Stade pupal	2 à 3	3 à 6
Deutonympe active	1 à 5	8 à 10
Stade pupal	2	3 à 4
Tritonympe active	5 à 10	8 à 10
Stade pupal	3 à 4	7
Ensemble du développement	31 à 42	49 à 53 ⁽¹⁾

(1) Ces durées sont incomplètes car pour les élevages d'hiver, nous n'avons malheureusement pas pu suivre le développement à partir de l'œuf mais seulement pu recueillir les larves déjà actives depuis 1 à 3 jours. On peut estimer la durée du développement hivernal entre 52 et 68 jours si on ajoute aux valeurs obtenues quelques jours supplémentaires pour les larves ainsi que la durée de l'œuf déposé plus la prélarve.

Ces données sont comparables à celles obtenues par d'autres auteurs avec des Oribates supérieurs appartenant à des familles diverses. Citons entre autres, pour les *Schelorbitidae*, *Schelorbitates levigatus* (C.L. Koch) : 42 à 115 jours avec une moyenne de 64 (N.D. CLEAT, 1952), pour les *Haplozetidae*, *Rostrozetes flavus* Woodring : 33 à 41 jours (J.P. WOODRING, 1965, p. 570), pour les *Galumnidae*, *Pergalumna nervosus* (Berlese) : 45 à 50 jours (H.G. SENGBUSCH, 1954, p. 660), pour les *Chamobatidae*, *Chamobates spinosus* Sellnick : 44 à 48 jours de la larve à l'adulte (E.S. SHALDYBINA, 1966, p. 661). La durée de développement des *Nothoidea* semble beaucoup plus longue d'après les travaux que nous connaissons. *Camisia segnis* (Hermann) met de 114 à 236 jours de la protonympe à l'adulte (GRANDJEAN, 1950, p. 228). *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) se développe en 3 à 5 mois, depuis la ponte de l'œuf jusqu'à l'éclosion de l'adulte (TABERLY, 1952, p. 340). Ces exemples pourraient être multipliés aussi bien pour les Oribates supérieurs que pour les *Nothoidea*, car les travaux sur ce sujet sont assez nombreux. Par contre, nos connaissances sur le développement des Oribates appartenant aux quatre premiers groupes majeurs, c'est-à-dire aux *Paleosomata*, *Enarthronota*, *Parhypochthonoidea* et *Mixonomata* (GRANDJEAN, 1969, p. 141) sont très pauvres. Nous savons seulement que dans ce dernier groupe et dans la super-famille des *Euphthiracaroidea*, *Rhyzotritia ardua* (C.L. Koch) (J.C. LIONS, 1967, p. 282) et *Indotritia acanthophora* Märkel (H.O. SCHUBART, 1967, p. 168) ont un développement d'une durée de trois à quatre mois.

Dans la plupart des cas, et comme le fait remarquer Ph. LEBRUN (1968, p. 232), la période préecdysiale ne représente qu'une faible fraction de la durée de développement de chaque stase et la durée de cette période augmente généralement avec l'ontogénèse. Bien souvent aussi, on constate que la durée de vie globale de chaque stase augmente au cours de l'ontogénèse. Il n'en est pas ainsi dans nos élevages de *N. gracilis*. La durée de la vie larvaire est, par exemple, plus longue que la durée de vie protonymphale. De plus, nous avons constaté bien souvent que la durée de la stase active était plus courte que celle de la période préecdysiale. Plusieurs fois, l'animal n'a été actif que pendant 24 heures et est resté empupé pendant 2 ou 3 jours. Une durée de vie active aussi courte pour une stase n'avait jamais été signalée chez les Oribates. Nous ne savons malheureusement pas si ce phénomène est normal pour cette espèce ou s'il est dû aux difficultés que nous avons rencontrées pour mener à bien son élevage dans des conditions qui sont loin de lui être favorables.

RÉSUMÉ

Deux espèces de *Parakalumnidae* très voisines, *Neoribates gracilis* Travé et *N. aurantiacus* Oudemans, vivant ensemble dans le bois en cours de décomposition de la hêtre de la Massane ont été

étudiées au laboratoire. Malgré leur grande ressemblance morphologique, une seule de ces deux espèces, *N. gracilis* s'est adaptée aux conditions de l'élevage. Elle se nourrit de bois et présente deux périodes de ponte annuelles. La durée du développement est de 1 à 2 mois suivant la température, et la longévité peut dépasser deux années.

SUMMARY

Two similar species of *Parakalumnidae*, *Neoribates gracilis* Travé and *N. aurantiacus* Oudemans which live together in decayed wood in the beech-grove of the Massane forest, have been studied in the laboratory. In spite of a very important morphological likeness, only one of these two species, *N. gracilis* adapted itself to rearing conditions. It feeds on wood and shows two annual periods of hatching. The duration of its development goes from one to two months, according to the temperature and its longevity may be over two years.

ZUSAMMENFASSUNG

Die sich im Verwesungszustand befindlichen Buchen des Waldes La Massane beherbergen zwei nah verwandte Arten der Familie *Parakalumnidae*: *Neoribates gracilis* Travé und *N. aurantiacus* Oudemans. Die Lebensweise beider Arten wurde im Laboratorium untersucht. Nur *N. gracilis* gewöhnte sich ein. Sie frisst Holz und hat zwei jährliche Brutperioden. Die Entwicklung dauert ein bis zwei Monate, der Temperatur gemäss; die Lebensdauer kann zwei Jahre überschreiten.

BIBLIOGRAPHIE

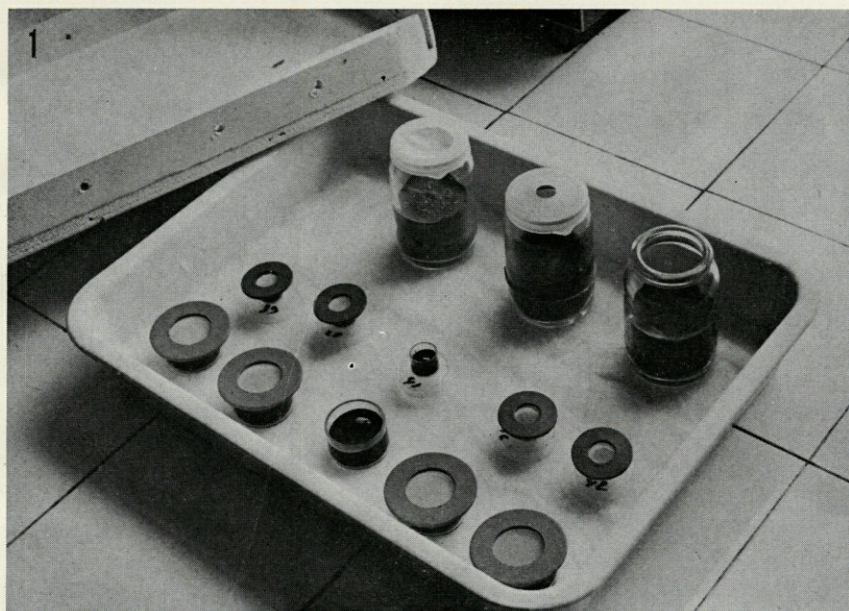
- CLEAT, N.D., 1952. Growth in the laboratory of economically important Oribatid mites. *Nature, Lond.*, **169** : 280-281.
- DUGÈS, A., 1834. Recherches sur l'ordre des Acariens, 3^e mémoire. *Annls Sci. nat. Zool.*, 2^e série, **2** : 46-50.
- GRANDJEAN, F., 1950. Observations éthologiques sur *Camisia segnis* (Herm.) et *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acariens). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e série, **22** (2) : 224-231.
- GRANDJEAN, F., 1950. Observations sur les Oribates (21^e série). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2^e série, **22** (3) : 344-351.
- GRANDJEAN, F., 1969. Considérations sur le classement des Oribates. Leur division en 6 groupes majeurs. *Acarologia*, **11** (1) : 127-153.
- LEBRUN, Ph., 1968. Ecologie et biologie de *Nothrus palustris* C.L. Koch 1839 (Acarien, Oribate). *Pedobiologia*, **8** : 223-238.

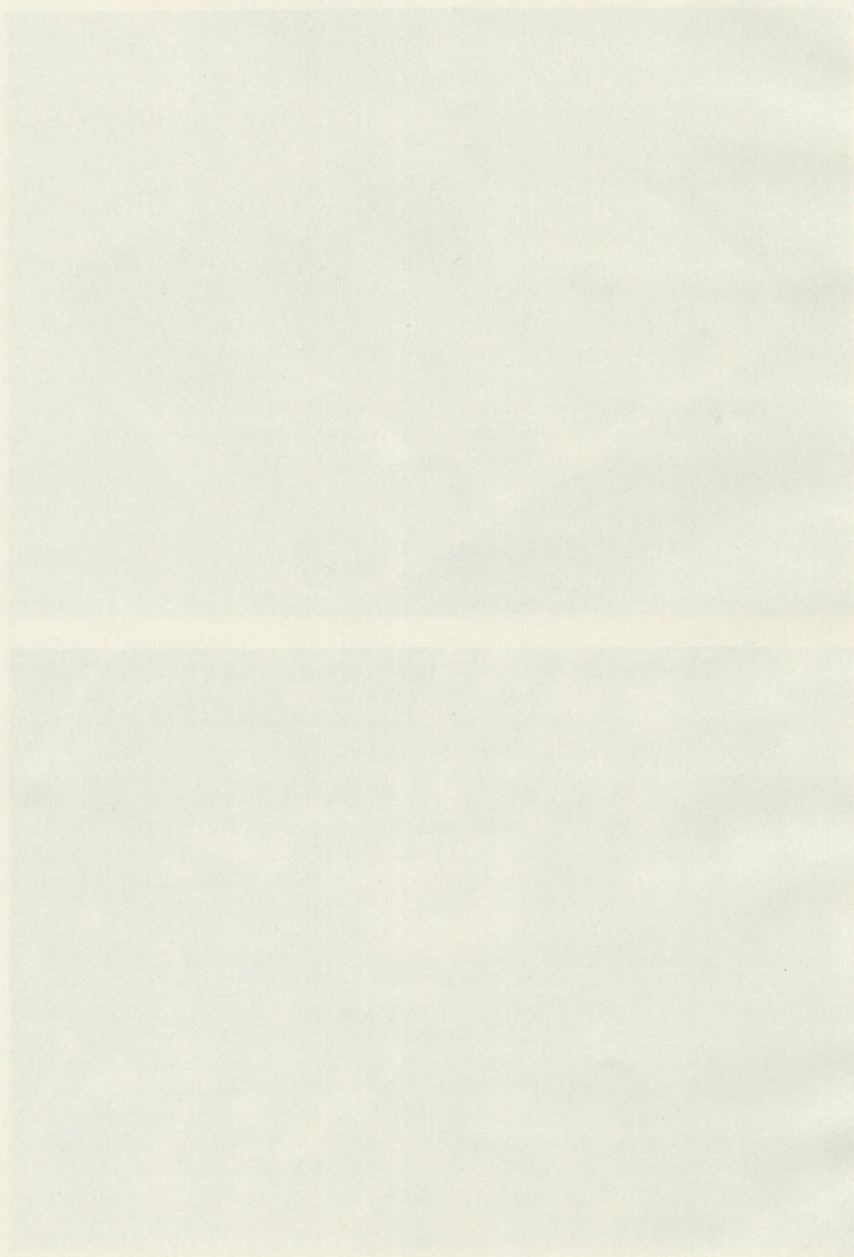
- LIONS, J.C., 1967. La prélarve de *Rhysotritia ardua* (C.L. Koch) 1836 (Acarien, Oribate). *Acarologia*, 9 (1) : 273-283.
- MICHAEL, A.D., 1884. British *Oribatidae*. *Ray Soc. Publs*, vol. 1 : 1-333.
- ROHDE, C.J., Jr., 1956. A modification of the plaster-charcoal technique for the rearing of mites and other small arthropods. *Ecology*, 37 (4) : 843-844.
- SCHUBART, H.O.R., 1967. Observations préliminaires sur la biologie d'*Indotritia acanthophora* Märkel, 1964. *Revta bras. Biol.*, 27 (2) : 165-176.
- SENGBUSCH, H.G., 1954. Studies on the Life History of Three Oribatoid Mites with Observations on Other Species (Acarina, Oribatei). *Ann. ent. Soc. Am.*, 47 (4) : 646-667.
- SENGBUSCH, H.G., 1963. Methods Recommended for the Preparation and Culture of Oribatei. *Adv. Acarol.*, 181-190.
- SHALDYBINA, E.S., 1966. Postembryonic development of *Chamobates spinosus* Sellnick, 1928 (Oribatei). *Zool. Zh.*, 45 (5) : 661-666.
- TABERLY, G., 1952. Sur l'éthologie et le développement post-embryonnaire de *Trhypochthonius tectorum* (Acarien, Oribate). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 77 (5-6) : 330-341.
- TABERLY, G., 1957. Observations sur les spermatophores et leur transfert chez les Oribates (Acariens). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 82 (1) : 139-145.
- TRAVÉ, J., 1963. Ecologie et Biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. *Vie Milieu*, suppl. : 1-267.
- TRAVÉ, J., 1970. Les stases immatures du genre *Neoribates* (*Parakalumnidae*, Oribates). *Parakalumnidae et Galumnidae. Acarologia*, 12 (1) : 208-215.
- WOODRING, J.P., 1963. The nutrition and biology of saprophytic sarcoptiforms. *Adv. Acarol.* : 89-111.
- WOODRING, J.P., 1965. The biology of five new species of Oribatids from Louisiana. *Acarologia*, 7 (3) : 564-576.
- WOODRING, J.P. & E.F. COOK, 1962. The biology of *Ceratozetes cisalpinus* Berlese, *Scheloribates laevigatus* Koch, and *Oppia neerlandica* Oudemans (Oribatei), with a description of all stages. *Acarologia*, 4 (1) : 101-137.

Reçu le 25 mai 1970.

FIG. 1. — Cuvette plastique utilisée pour les élevages avec son fond de coton hydrophile saturé d'eau; à gauche, le couvercle en bois avec les trous d'aération. Dans la cuvette en haut, les flacons de triage et d'élevages massifs; à gauche, avec un bouchon plastique évidé et muni d'un disque de nylon à bluter; au centre, avec un bouchon troué au diamètre des tubes collecteurs des « Berlese ». En bas et au milieu de la cuvette, différents types de cellules utilisées avec leurs disques de nylon à bluter et leurs rondelles métalliques. Les cellules ouvertes montrent l'épaisseur du mélange plâtre-charbon. (Cliché : J. LECOMTE).

FIG. 2. — Fin de l'exuviation d'un adulte de *Neoribates gracilis* Travé. On remarque sur l'exuvie tritonymphale la ligne de déhiscence circumgastrique, incomplète. L'animal sort à reculons de son exuvie. (Cliché : J. LECOMTE).





**ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE
ET BIOMÉTRIQUE
DES POPULATIONS NATURELLES
DE *PYRGUS MALVAE* L.
ET *P. MALVOIDES* ELW. ET EDW.
DANS LEUR ZONE DE CONTACT
(Lep. HesperIIDae)**

**Discussion sur les rapports taxonomiques
entre ces deux formes**

par M. GUILLAUMIN

Université scientifique Paris VI, Laboratoire de Zoologie, Paris 5^e

SOMMAIRE

Parmi les Rhopalocères, le genre *Pyrgus* est l'un de ceux dont la systématique est des plus délicates. Les quelque quinze espèces que comporte la faune française montrent des caractéristiques de faciès extrêmement semblables; leur détermination précise demande souvent l'examen des armures génitales. De plus, le statut taxonomique de certaines formes n'est pas absolument défini. C'est le cas en particulier de *malvae* et *malvoides* ainsi que des autres formes (asiatiques celles-là) qui composent le « groupe *malvae* ». Les nombreux travaux qu'elles ont suscités montrent assez l'intérêt du problème.

Jusqu'à ces dernières années les auteurs s'accordaient pour reconnaître dans le groupe de *P. malvae* quatre formes principales :

- malvae* L. (1758) Eurosibérien
- malvoides* Elw. edw. (1898) du sud-ouest de l'Europe
- melotis* Boisduval (1842) Asie mineure (Palestine)
- ponticus* Reverdin (1914) de la région pontique.

Tout récemment WARREN (1966) a montré l'existence d'une cinquième forme sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Les relations taxonomiques entre les quatre formes précitées ont été l'objet de discussions entre les spécialistes. D'abord décrites chacune comme une « bonne espèce » elles forment un groupe assez homogène pour que WARREN (1926), se basant sur la structure des genitalia des mâles, les réunisse en un sous-genre : *Hemiteleomorpha* (Warren). Les quatre espèces présentent pratiquement les mêmes caractéristiques extérieures, le même habitus; les différences observables sont minimales et très inconstantes. Par contre, la structure des genitalia, en particulier des mâles, montre de l'une à l'autre des différences caractéristiques.

Le statut spécifique de *malvae*, *malvoides*, *melotis* et *ponticus* fut maintenu et admis de façon unanime jusqu'à ce que VÉRITY (1934), constatant la non-cohabitation des deux formes occidentales (*malvae* et *malvoides*), considère ces dernières comme deux sous-espèces ou plus précisément comme deux « exerges » d'une même espèce. L'exerge, rappelons le, est un ensemble de formes vicariantes parfaitement interfertiles entre elles.

PICARD (1948-50) analyse avec plus de détails les rapports de *malvae* et *malvoides* en France; il précise les répartitions respectives des deux formes, définit leur ligne de séparation qui coupe la France suivant un tracé est-ouest. Il recherche les localités communes, les points de cohabitation et l'existence d'hybrides; il constate en effet que dans la région de Clermont-Ferrand (P.-de-D.) « la proportion d'intermédiaires est telle qu'il est très difficile de trouver des armures génitales parfaitement typiques de l'une ou de l'autre forme ». L'hypothèse de VÉRITY se trouve donc confirmée, *malvae* et *malvoides* appartiennent à la même unité spécifique.

Dans le même travail, PICARD envisage le cas de *melotis* et de *ponticus*; il constate en révisant leur distribution géographique, une ligne de confrontation dans le Taurus, un couple d'individus provenant de cette région présente des caractères nettement intermédiaires (1958) ce qui laisserait supposer qu'il en est de ces deux formes comme des deux précédentes; *melotis* et *ponticus* appartiendraient à la même espèce. D'autre part *malvae* et *ponticus* présentent une frontière commune en Anatolie du nord, à Amassya, et il existe dans les collections du Muséum un individu de *ponticus* dont les genitalia montrent quelques caractéristiques qui en font un intermédiaire avec *malvae*. A partir de cet ensemble de faits PICARD réunit les quatre formes en une seule espèce, chacune devenant un exerge de l'espèce *P. malvae*.

De son côté PRÖSE (1955) qui reprit le problème en arrive à la conclusion que *malvae* et *malvoides* ont dépassé le niveau subs spécifique, sans atteindre la spécificité proprement dite et il les considère comme des semi-species au sens de LORKOVIC.

En 1962 SICHEL publie une révision du groupe basée sur un abondant matériel provenant de différents musées et de ses collections personnelles. Prétendant que les formes intermédiaires, si ce sont bien des hybrides, sont très rares, il conclut que les différences observées entre les genitalia des mâles sont « d'ordre spécifique » et que *malvae*, *malvoides*, *ponticus* et *melotis* sont de bonnes espèces. Toutefois, ne voulant pas écarter totalement la possibilité d'une éventuelle hybridation accidentelle, il les réunit en une super-espèce. SICHEL donne une carte de répartition du groupe qui ne diffère pas essentiellement de celle donnée par PICARD, mais deux divergences sont cependant à signaler, l'une portant sur la répartition de *melotis*, l'autre sur celle de *malvae* que SICHEL exclut totalement d'Anatolie alors que sa présence à Amassya est prouvée; cette région pourrait même être une zone d'hybridation entre *malvae* et *ponticus*.

Il convient maintenant d'y ajouter une cinquième entité. En effet, dès 1934, VERTY décrivait *P. malvae asiaeclara* comme une sous-espèce ou une race cantonnée dans l'Asie orientale. De son côté, ALBERTI décrit une nouvelle forme de *P. malvae* qu'il nomme *coreana* et qui, comme son nom l'indique, est particulièrement bien représentée en Corée. Dans une note ultérieure WARREN (1966) s'applique à montrer que ces trois termes ne désignent qu'une seule et même unité taxonomique à laquelle il attribue le nom d'*asiaeclara*, VERTY le trouvant plus approprié que *coreana* qui, bien que s'appliquant à la forme la plus caractéristique, est trop restrictif.

Il ressort du bref exposé ci-dessus que les relations taxonomiques entre les cinq entités formant le « groupe *malvae* » ne sont pas totalement éclaircies malgré les travaux de nombreux chercheurs qui se sont intéressés au problème.

Dans la suite de ce travail nous ne nous intéresserons qu'aux deux formes françaises : *malvae* et *malvoides*. Elles ont d'ailleurs fait l'objet d'études plus ou moins détaillées dans d'autres régions d'Europe occidentale.

KAUFFMANN (1955) étudie les populations du Tyrol et constate que dans les régions où *malvae* et *malvoides* cohabitent, les intermédiaires ou hybrides sont très rares. Ainsi à Innsbrück et dans les environs immédiats on ne trouve, chez les mâles, qu'un seul hybride pour sept *malvoides* et sept *malvae*; les femelles se répartissent en cinq *malvoides* et deux *malvae*. En considérant la région comprise dans un périmètre un peu plus grand autour d'Innsbrück, la proportion d'hybrides n'est pas plus grande, un seul mâle hybride sur douze individus répartis comme suit:

- mâles : cinq *malvoides*, deux *malvae*, un hybride.
- femelles : deux *malvoides*, deux *malvae*.

Les photos des genitalia de ces hybrides montrent d'ailleurs des caractères intermédiaires peu accusés, ils sont plus près du type *malvoides*. Les conclusions de KAUFFMANN ne sont donc pas en plein accord avec celles de PICARD et, pour concilier les deux points de vue il faudrait admettre que le taux d'hybridation n'est pas le même en France et en Autriche. Ces populations seraient parfaitement interfertiles dans une partie de leur aire de répartition et quasi interstériles dans une autre partie. Des exemples de telles situations ont déjà été décrits notamment chez les Piérides (*Pieris bryoniae*) et correspondent à un cas de vice-species au sens d'AVINOV (1913).

Nous avons vu que PRÖSE (1955) s'appuie sur cette interstérilité partielle pour en faire des semi-species.

ALBERTI (1956) signale une nouvelle zone d'hybridation près de Trieste; trois mâles provenant de cette région ont des genitalia présentant des caractéristiques intermédiaires en particulier sur l'uncus, le style et les apophyses du gnathos. On ne possède cependant aucune indication sur le reste de la population d'où proviennent ces hybrides.

De mon côté, en examinant le matériel du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris provenant du Massif Central et, en général, de la zone de contact en France, je n'ai pas retrouvé avec autant d'évidence la forte proportion d'hybrides signalée par PICARD, du moins en ce qui concerne les formes intermédiaires nettes, par contre j'ai montré la présence d'intermédiaires dans le Lot, région de Thedirac et Ganic. Dans le même travail (1962) j'ai également interprété comme hybrides des femelles dont la plaque génitale montrait une structure intermédiaire entre *malvae* et *malvoides* alors que KAUFFMANN (1955) considère qu'on ne peut rien conclure sur les femelles en raison de la variabilité de la plaque de *malvae*.

En résumé, la présence de formes intermédiaires, des deux sexes, entre *malvae* et *malvoides*, localisées uniquement le long de la zone de contact, qui, sans être très abondantes ne sont pas « rarissimes », du moins en première analyse, laisse supposer l'existence d'un taux d'hybridation naturelle non négligeable incompatible avec le statut de « bonnes espèces » attribué à ces deux formes par SICHEL. Le problème méritait d'être repris.

On est en droit d'attendre de l'étude détaillée de la zone de contact une série d'informations qui permettrait notamment :

- de déceler la présence d'éventuels hybrides naturels et, dans une certaine mesure, d'évaluer le taux d'interfertilité naturelle;
- de préciser les rapports taxonomiques entre les deux formes et de les situer par rapport à la discontinuité spécifique;
- de préciser les facteurs locaux d'isolement et les éléments déterminant la stabilité ou les fluctuations de la zone de contact.

La tâche m'a été facilitée grâce à la collaboration de mes collègues MM. R. BERRARD, R. BLANCHARD, H. DESCIMON, J. FAIN, P. GINIBRE, L. PLATEAUX, qui m'ont aimablement communiqué des exemplaires de leur collection, m'ont récolté tout spécialement du matériel et m'ont fait bénéficier de leurs conseils et suggestions. Qu'ils trouvent ici l'expression de mes plus vifs remerciements.

I. — CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET BIOMÉTRIQUES DES POPULATIONS PURES DE *MALVAE* ET DE *MALVOIDES*

Il pourrait paraître superflu de revenir sur les différences entre *malvae* et *malvoides*. Les caractères externes et la structure des genitalia ont été décrits à maintes reprises; cependant pour définir avec précision les formes intermédiaires et pouvoir porter un jugement sur le caractère hybride ou non de telle forme, il est indispensable de connaître la marge de variabilité, dans les populations supposées pures, de chacune des deux formes. Cette étude qui a porté sur plus de deux cents exemplaires essentiellement de France a été surtout orientée vers la définition d'indices morphométriques relatifs à diverses structures de genitalia. Elle a permis, en outre, de préciser la structure de la plaque sous génitale des femelles et de définir de façon plus concise les formes intermédiaires.

Remarque : par population nous entendons l'ensemble des individus vivants dans un biotope donné et correspondant à une unité de reproduction panmictique au sens défini par LAMOTTE (1951) à propos des colonies de *Cepea nemoralis*.

Il ne nous a pas toujours été possible d'avoir un échantillon satisfaisant, c'est-à-dire assez abondant, pour que son étude biométrique soit statistiquement significative, des populations de toutes les localités; cela en raison de leur très faible effectif. Les seules localités qui aient fourni un échantillon acceptable (pour les mâles seulement d'ailleurs) sont Corbeil (Forêt de Rougeau), Crampagna (Ariège), Chaudfour et Ternant (P. de D.). Les petits échantillons et les individus isolés ont cependant été pris en considération.

A. — CARACTÈRES EXTERNES — HABITUS.

Coloration, dessins alaires.

Malvae et *malvoides* ont un faciès extrêmement semblable, à tel point que REVERDIN (1916) renonce à trouver un caractère dis-

tinctif constant; c'est d'ailleurs à cette position que finissent par se ranger tous les spécialistes du groupe. Cependant WARREN (1926) propose une série de quatre caractères, chacun étant variable et inconstant mais dont l'ensemble permet de distinguer plus ou moins deux formes.

*P. malvae**P. malvoides*

Série submarginale du dessus des ailes antérieures normalement visible et assez distincte, cependant à contours peu précis.

Série submarginale du dessus des ailes antérieures absente.

Palpes vus de dessous gris sombre. Massue des antennes, vues de front, presque noire.

Palpes vus de dessous gris blanc. Massue des antennes, vues de front, brun doré.

Couleur de fond du revers des ailes postérieures brun jaunâtre variant au rougeâtre.

Couleur de fond du revers des ailes postérieures brun rougeâtre variant au jaunâtre.

Seul le premier caractère présente un certain intérêt, quant au dernier il n'est d'aucune utilité. La coloration de fond du revers des ailes postérieures est très variable même à l'intérieur d'une même population, d'autre part elle s'altère très vite chez les animaux quelque peu défraîchis. VERITY l'a cependant largement utilisée pour la définition des races locales ou saisonnières.

Devant la quasi impossibilité de distinguer avec certitude sur le seul vu des caractères externes *malvae* et *malvoides*, il n'est évidemment pas question de chercher à distinguer des intermédiaires.

Taille.

Trois mesures alaires ont été prises (1) :

La longueur de l'aile antérieure L_A

la largeur de l'aile antérieure l_A

la longueur de l'aile postérieure L_p

Les résultats sont groupés dans le tableau I. Les différences observables entre populations sont en général très faibles. Il n'y a pas de différence systématique entre *malvae* et *malvoides* (de ce dernier, une seule population se distingue nettement des autres : Crampagna).

(1) Les méthodes et techniques de mesure ne sont pas développées ici; signalons simplement que les mesures sont faites sur une image de l'aile agrandie 20 fois, que l'erreur absolue sur chaque mesure varie de 0,5 à 1 mm. La fidélité des mesures oscille entre 0,90 et 0,98 suivant l'élément considéré et la précision des points de repères utilisés.

TABLEAU I
Mesures alaires

Localité	Effectif	L_A	l_A	L_p
Corbeil 1	32	190,79 ± 0,92 $\sigma = 5,21$	131,26 ± 1,19 $\sigma = 6,76$	171,89 ± 1,09 $\sigma = 6,80$
Corbeil 2	23	193,13 ± 1,75 $\sigma = 8,33$	131,35 ± 1,41 $\sigma = 6,77$	169,87 ± 1,76 $\sigma = 8,44$
Fontainebleau	21	196,43 ± 2,13 $\sigma = 9,57$	133,71 ± 1,35 $\sigma = 6,18$	175,40 ± 1,70 $\sigma = 7,77$
Crampagna	23	207,35 ± 1,60 $\sigma = 7,77$	149,13 ± 1,33 $\sigma = 6,77$	181,39 ± 1,31 $\sigma = 6,18$
Chaudefour	28	191,32 ± 1,77 $\sigma = 9,21$	133,14 ± 1,34 $\sigma = 6,96$	169,57 ± 2,07 $\sigma = 10,78$
Ternant	43	191,48 ± 1,26 $\sigma = 8,36$	130,32 ± 1,00 $\sigma = 6,51$	170,21 ± 1,17 $\sigma = 7,77$

	Corbeil 2	Fontainebleau	Crampagna	Chaudefour	Ternant
Corbeil 1	NS	S NS NS	HS	NS	NS
Corbeil 2		NS NS S	HS	NS	NS
Fontainebleau			HS	NS NS S	S NS S
Crampagna				HS	HS
Chaudefour					NS

La partie supérieure du tableau contient la moyenne des caractères mesurés, suivie de son erreur standard et de son écart type.

La partie inférieure du tableau donne le résultat de la comparaison des moyennes des six populations prises deux à deux, pour chacun des trois caractères. Les différences non significatives sont notées NS; les différences significatives au seuil de 5 pour cent sont notées S; les différences hautement significatives (seuil de 1 %) sont notées HS. Quand les deux populations diffèrent de la même manière pour les trois caractères, une seule indication est donnée; sinon le degré de différence est indiqué pour chaque caractère; soit de haut en bas, L_A , l_A , L_p .

On peut observer une certaine variabilité à l'intérieur de chaque espèce.

La population de Fontainebleau diffère significativement d'une des populations de Corbeil par la longueur de l'aile antérieure et de l'autre par la longueur de l'aile postérieure.

La population de Crampagna est nettement plus grande et il semble que ce soit le cas aussi pour l'ensemble des populations du sud de la France, car un échantillon de 9 individus provenant de Nîmes montre des caractéristiques biométriques assez voisines. On peut avancer l'hypothèse, qui reste à vérifier plus en détail, selon laquelle la variation de taille chez *malvoides* serait plus ou moins en rapport avec la température, les individus des régions méridionales, chaudes, seraient plus grands que ceux des régions de montagne, plus froides.

On ne constate pas non plus de différence dans la silhouette générale. Deux indices morphométriques l_A/L_A et L_p/L_A ont des valeurs très voisines d'une population à l'autre. L'amplitude de l'intervalle de confiance de ces rapports est telle qu'aucune différence n'est significative.

B. — LA STRUCTURE DES GENITALIA.

1) *Les genitalia des mâles.*

Bien que les armures génitales aient été décrites et figurées à plusieurs reprises, WARREN (1926), PICARD (1947), GUILLAUMIN (1962), SAUTER (1964), WILTSHIRE (1966), il n'est pas superflu de préciser à nouveau les caractéristiques distinctives entre *malvae* et *malvoides*, ne serait-ce que pour avoir les éléments nécessaires à la définition des formes intermédiaires. SICHEL conteste l'existence d'hybrides naturels, pour lui les exemplaires décrits comme tels par PICARD (1948) et même ceux cités par ALBERTI (1956) peuvent se ranger dans le cadre de variation des deux espèces.

Il convient donc de définir la marge de variabilité de chaque forme. Nous avons choisi deux populations de références situées aussi loin que possible de la zone de contact, soit pour *malvae* une population de Corbeil (Forêt de Rougeau, Essonne), pour *malvoides*, une population de Crampagna (Ariège).

En ce qui concerne la nomenclature des pièces squelettiques de l'armure génitale nous conserverons celle utilisée par BOURGOGNE in GRASSÉ (1951) et que nous avons suivie jusqu'à maintenant bien que WARREN (1957) propose une autre terminologie. La discussion de ce point est hors du propos de ce travail, mais pourrait faire l'objet d'une intéressante étude sur l'origine morphologique et les homologies des différentes pièces composant l'armure génitale dans le genre *Pyrgus*.

a) *Malvae* : population de Corbeil.

Une vue générale dorsale de l'armure est représentée fig. 1.

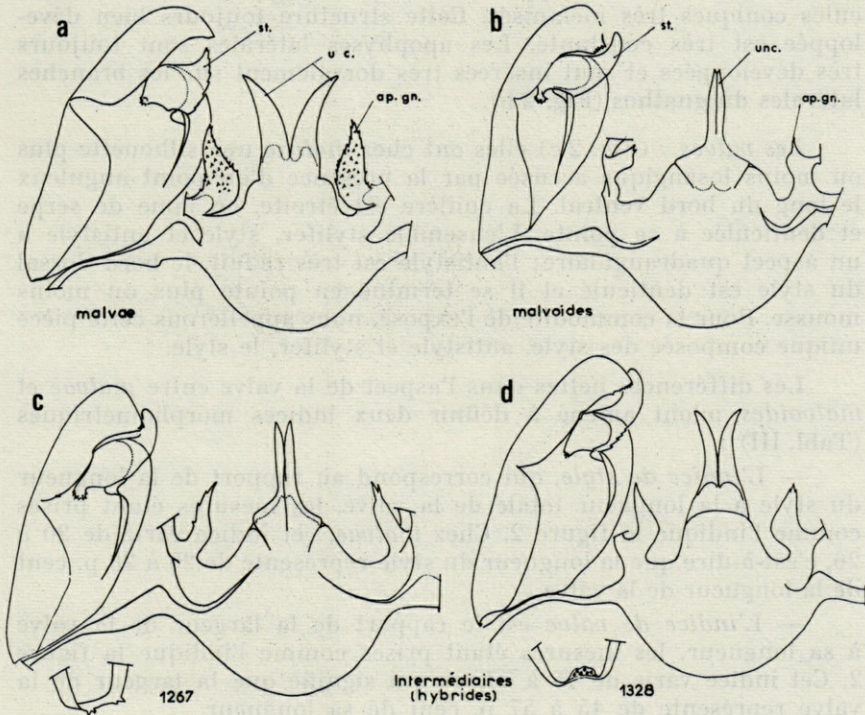


FIG. 1. — Armures génitales mâles de *malvae*, *malvoides* et de deux formes intermédiaires.

La présentation adoptée diffère ici de la présentation classique; le bord ventral de l'armure (Vinculum) et le bord ventral du gnathos sont sectionnés de manière à pouvoir étaler l'armure à plat. Cette disposition met en évidence la conformation de l'uncus et permet en même temps de voir les autres structures caractéristiques. La valve gauche n'est pas figurée.

a) *malvae* de Fontainebleau; b) *malvoides* de Crampagna; c) Intermédiaire de Fraisse (Loire) (1267 G.); d) Intermédiaire de Berzet (Puy-de-Dôme) (1328 G.).

L'uncus : présente une base large, il est formé de deux branches coniques largement divergentes. *L'indice de bifurcation de l'uncus* est défini comme suit : c'est le rapport de la longueur des branches libres à la longueur totale de l'uncus exprimé en pourcentage. Ces deux mesures sont faciles à prendre même sur une vue de profil de l'uncus. Le point de départ de la bifurcation étant nettement visible par transparence (Fig. 2 a).

Dans la population de Corbeil, la profondeur de la bifurcation représente 60 à 85 p. cent de la longueur de l'uncus.

Le gnathos : est un anneau complet fermé ventralement; son bord postérieur se développe en un large lobe garni de petits tubercules coniques très mélanisés. Cette structure toujours bien développée est très constante. Les apophyses latérales sont toujours très développées et sont insérées très dorsalement sur les branches latérales du gnathos (Fig. 2 b).

Les valves : (Fig. 2 c) elles ont chez *malvae* une silhouette plus ou moins losangique accusée par la présence d'un point anguleux le long du bord ventral. La cuillère est étroite, en lame de serpe et denticulée à sa pointe. L'ensemble stylifer, style et antistyle a un aspect quadrangulaire; l'antistyle est très réduit, le bord dorsal du style est denticulé et il se termine en pointe plus ou moins mousse. Pour la commodité de l'exposé, nous appellerons cette pièce unique composée des style, antistyle et stylifer, le style.

Les différences nettes dans l'aspect de la valve entre *malvae* et *malvoides* m'ont amené à définir deux indices morphométriques (Tabl. III) :

— *L'indice de style*, qui correspond au rapport de la longueur du style à la longueur totale de la valve, les mesures étant prises comme l'indique la figure 2. Chez *malvae*, cet indice varie de 20 à 26, c'est-à-dire que la longueur du style représente de 20 à 26 p. cent de la longueur de la valve.

— *L'indice de valve* est le rapport de la largeur de la valve à sa longueur, les mesures étant prises comme l'indique la figure 2. Cet indice varie de 45 à 57, ce qui signifie que la largeur de la valve représente de 45 à 57 p. cent de sa longueur.

b) *Malvoides* : population de Crampagna.

La structure des genitalia est légèrement plus simple (fig. 3).

L'uncus (fig. 3 a) est simple, d'une seule pièce. Il est étroit, en lame à section triangulaire, présentant ainsi une arête longitudinale dorsale; sa base est massive et quadrangulaire, son extrémité est toujours légèrement fendue dans le plan sagittal. La profondeur de cette fente est visible en vue de profil, elle peut être facilement mesurée. Dans la population de Crampagna, la profondeur de la bifurcation représente 4 à 20 p. cent de la longueur totale de l'uncus, dans la grande majorité des individus, l'indice de bifurcation ne dépasse pas 10.

Le gnathos (Fig. 3 b) est également en anneau complet, il est moins fortement sclérotisé que chez *malvae*. Les apophyses laté-

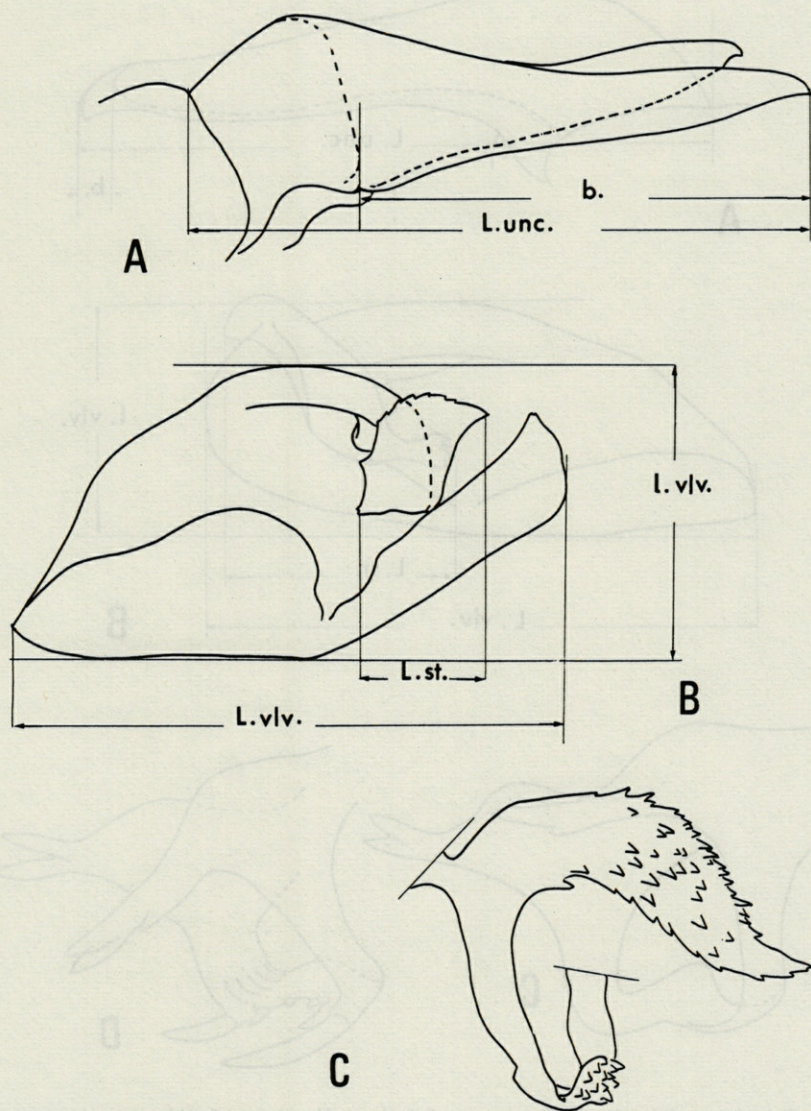


FIG. 2. — Détails de l'armure génitale mâle de *malvae*, montrant les éléments mesurés. A : Uncus; B : Valve droite en vue interne; C : Gnathos (seuls, l'apophyse gauche et le bord ventral ont été représentés). b : Profondeur de la bifurcation de l'uncus; L. st : Longueur du style; L. vlv. : Longueur de la valve; l. vlv. : largeur de la valve; L. unc. : Longueur de l'uncus.

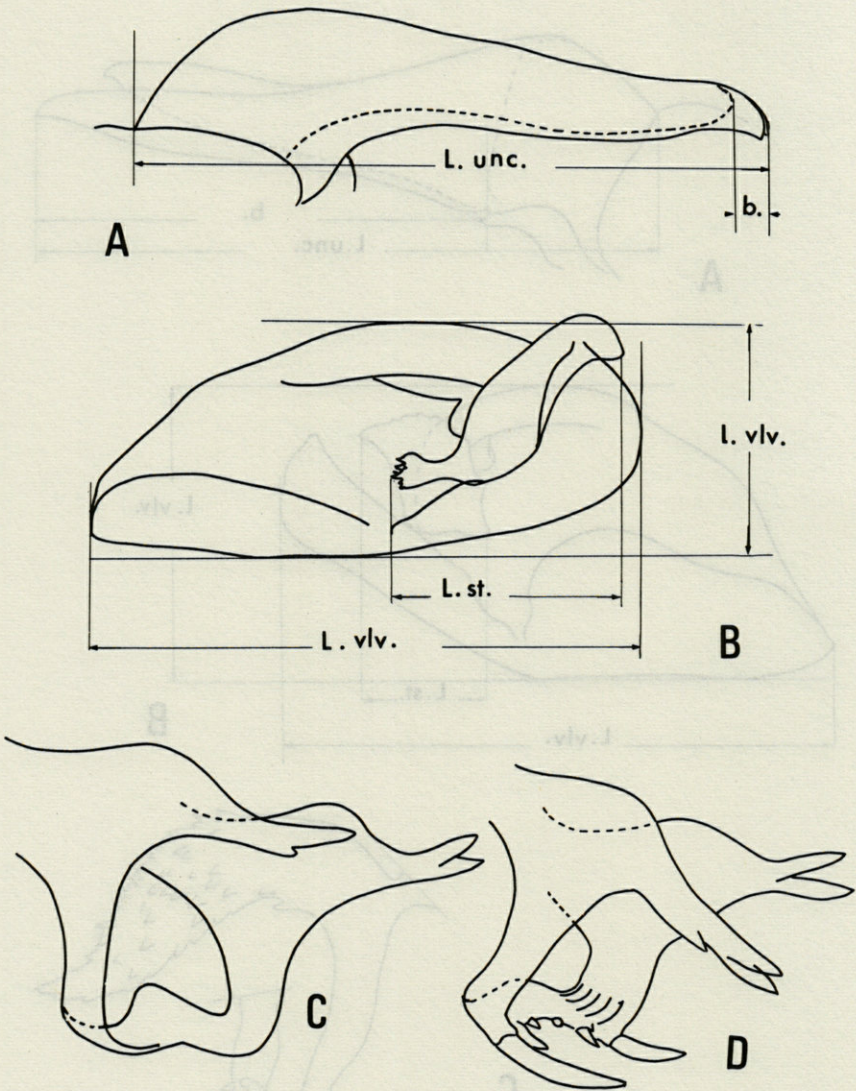


FIG. 3. — Détails de l'armure génitale mâle de *malvoides* montrant les éléments mesurés. A : Uncus; B : Valve droite en vue interne; C : Gnathos normal; D. Gnathos présentant l'anomalie « pectine ».
 b : Profondeur de la bifurcation de l'uncus; L. st. : longueur du style; L. unc. : longueur de l'uncus; L. vlv. : longueur de la valve; l. vl. : largeur de la valve.

rales sont insérées plus ventralement, elles sont de taille réduite et ne possèdent, le plus souvent, qu'une ou deux dents plus ou moins longues à leur bord postérieur. Le bord ventral du gnathos est le plus souvent inerme et lisse, il peut toutefois présenter de petites dents non mélanisées, alignées le long de l'arête postérieure ou localisées aux angles latéraux ventraux. Un individu de Crampagna (1542 G) montre une anomalie du gnathos représentée (Fig. 3 d). Les épines latérales du bord ventral très développées rappellent celles que l'on peut observer chez *ponticus* ou *melotis*, un autre individu présente le même caractère, mais moins développé. L'analogie d'une aberration de *malvoides* avec la structure normale de *ponticus* peut être une preuve en faveur de l'origine monophylétique des trois formes.

Les valves ont un style très développé en S étiré et dont la partie moyenne est fortement élargie. Sa longueur comparée à la longueur de la valve représente de 33 à 44 p. cent de cette dernière. L'antistyle est terminé par un bouquet d'épines tandis que le style denticulé à son bord postérieur est arrondi à son extrémité. La silhouette générale de la valve est une ellipse allongée. Le bord ventral présente une courbe régulière sans point anguleux comme chez *malvae*. La longueur de la valve est relativement plus faible que celle de *malvae*. L'indice de valve varie de 36 à 45 p. cent.

c) *Caractéristiques des formes intermédiaires.*

Etant donné les différences nettes et caractéristiques des genitalia mâles des deux formes, il est aisé de définir des formes intermédiaires soit parce qu'elles présentent une mosaïque des caractères spécifiques des deux formes soit que leurs indices morphométriques se situent entre ceux des formes typiques, ou encore qu'ils présentent à la fois des caractères intermédiaires et un mélange de caractères spécifiques.

Un individu comme 1531 (G) de Ternant (P. de D.) montre les caractéristiques suivantes (fig. 5).

Plus schématiquement cet individu est *malvae* par son gnathos et son uncus et *malvoides* par ses valves, c'est un intermédiaire net; de telles structures sont relativement rares et, le plus souvent, des individus de l'une des formes présentent quelques caractères montrant des tendances vers l'autre forme : c'est le cas d'individus comme celui du Lot Thedirac (229 P) ou du Mont Pilat (178 P) ou encore de Fraisse (Loire) (1267 G) (Fig. 1 c). Dans ces cas l'uncus est profondément divisé mais pas autant que chez *malvae* (35 à 45 p. cent au lieu de 60 à 80 p. cent), les deux branches gardent un trajet parallèle, il reste une partie de la carène médiodorsale sur la base commune.

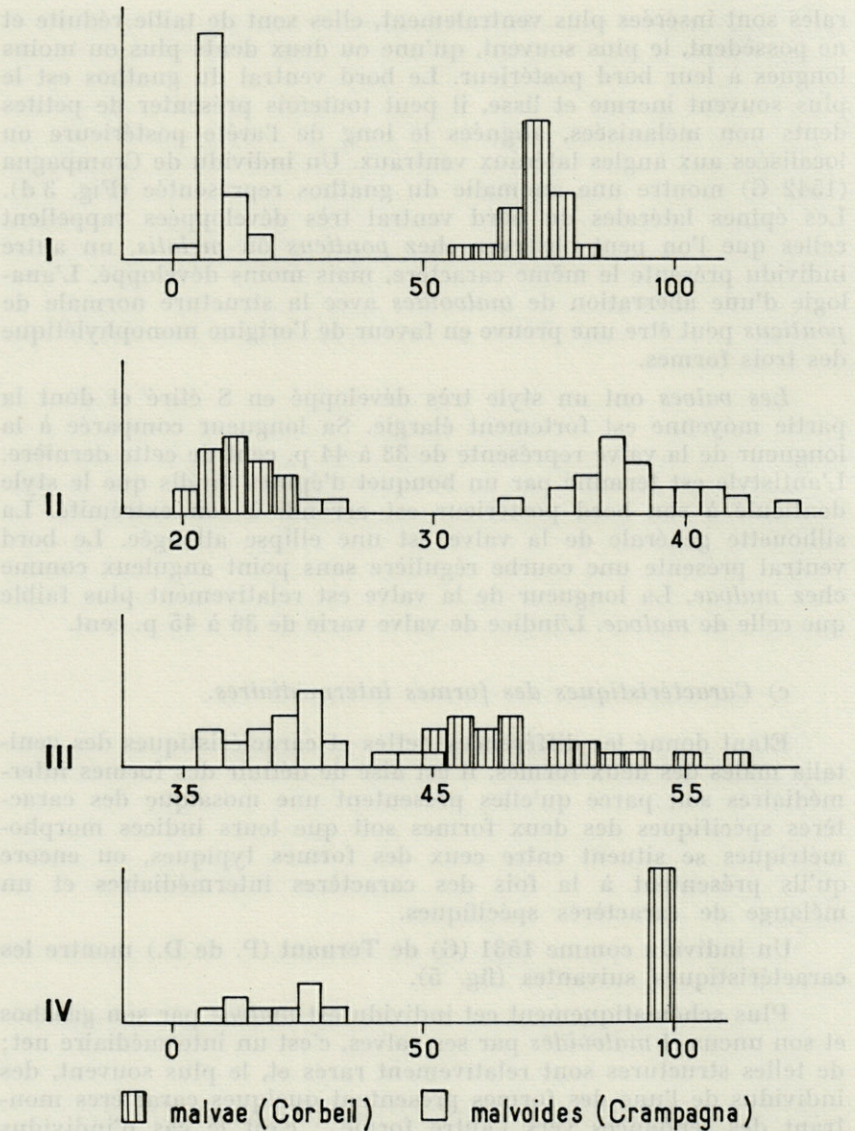


FIG. 4. — Graphique 1. Distribution des indices morphométriques dans les populations de référence de *malvae* et de *malvoïdes*.

La valeur de l'indice est portée en abscisses, les fréquences en ordonnées.

Les trois premiers indices se rapportent aux mâles, le dernier aux femelles.
 I) Indice de bifurcation de l'uncus : 100. b./L. unc.; II) Indice de Style : 100. L. st./L. vlv.; III) Indice de valve : 100. l. vlv./L. vlv.; IV) Indice d'échancrure de la plaque sous-génitale.

Les apophyses du gnathos sont situées en position moyenne sur les branches latérales du gnathos, elles sont de taille réduite mais portent de fortes épines. Le bord ventral du gnathos peut être du type *malvae* (Thedirac 229) ou du type *malvoïdes* (Pilat 178 P).

caractères de type <i>malvae</i>	caractères intermédiaires	caractères de type <i>malvoïdes</i>
Uncus bifide	apophyses du gnathos comme <i>malvae</i> mais réduites	forme du style
l. unc. 63	Indice de style 28	silhouette de la valve
bord ventral du gnathos	Indice de valve 38	

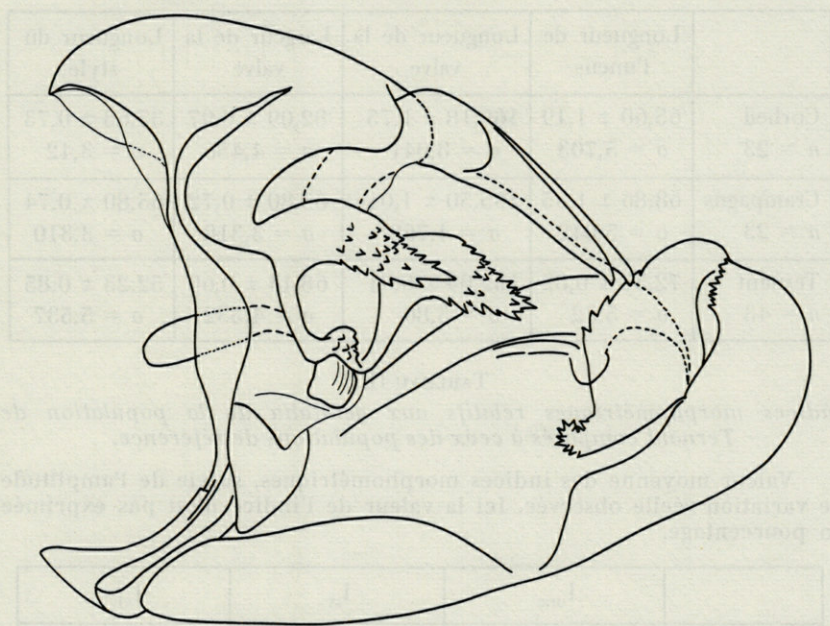


FIG. 5. — Genitalia de l'individu N° 1531 de Ternant montrant des caractéristiques intermédiaires nettes.

Les valves sont plus près du type *malvoïdes*. Tous trois montrent un style en S allongé. L'indice du style est intermédiaire chez l'un (178 P), de caractère *malvae* à Thedirac et *malvoïdes* à Fraisse (1267 G). La silhouette de la valve est plus ou moins régulière et

peut représenter un point anguleux au bord ventral, bien que l'indice de valve ait une valeur correspondant à *malvoides*.

Chez de tels individus, les caractéristiques intermédiaires sont encore très nettes. Cependant, connaissant la grande stabilité, ou du moins la marge de variabilité des différentes pièces et des indices morphométriques, il est possible de détecter, chez un individu, toute tendance à présenter des caractéristiques de l'autre forme. Cette détection est d'ailleurs plus aisée dans les populations de *malvoides*, en raison de la simplicité de structure des genitalia.

TABLEAU II

Caractéristiques métriques des genitalia mâles; variabilité de quatre grandeurs dont trois relatives aux valves.

Les moyennes sont exprimées en centièmes de millimètres.

	Longueur de l'uncus	Longueur de la valve	Largeur de la valve	Longueur du style
Corbeil <i>n</i> = 23	65,60 ± 1,19 σ = 5,703	168,18 ± 1,75 σ = 8,041	82,09 ± 0,97 σ = 4,456	37,63 ± 0,73 σ = 3,42
Crampagna <i>n</i> = 23	68,86 ± 1,05 σ = 5,042	165,50 ± 1,016 σ = 4,768	65,80 ± 0,72 σ = 3,318	65,80 ± 0,74 σ = 3,310
Ternant <i>n</i> = 43	72,37 ± 0,82 σ = 5,32	162,09 ± 0,91 σ = 5,86	68,14 ± 0,69 σ = 4,532	52,23 ± 0,85 σ = 5,537

TABLEAU III

Indices morphométriques relatifs aux genitalia de la population de Ternant comparés à ceux des populations de référence.

Valeur moyenne des indices morphométriques, suivie de l'amplitude de variation réelle observée. Ici la valeur de l'indice n'est pas exprimée en pourcentage.

	I_{unc}	I_{st}	I_{vlv}
Corbeil <i>n</i> = 23	0,7789 (0,60 (0,85	0,2236 (0,20 (0,26	0,4868 (0,45 (0,57
Crampagna <i>n</i> = 23	0,1048 (0,03 (0,20	0,3768 (0,33 (0,40	0,3952 (0,36 (0,45
Ternant <i>n</i> = 43	0,2661 (0,10 (0,80	0,3626 (0,20 (0,40	0,4097 (0,38 (0,50

En effet, il est plus facile de repérer au premier coup d'œil une complication, même minime d'une forme simple, qu'une simplification, très discrète, d'une forme complexe. C'est ainsi que l'on repérera plus facilement l'apparition de quelques épines sur les apophyses latérales de *malvoïdes*, que la disparition de quelques épines sur celles de *malvae*. Il en est de même pour la bifurcation de l'uncus ou le bord ventral du gnathos. Chez *malvae*, c'est sur le style que l'on pourra observer les variations les plus discrètes.

d) *Signification des formes intermédiaires.*

On a déjà remarqué que *malvae* et *malvoïdes* sont très bien définies par les caractéristiques de leur genitalia, que dans les échantillons choisis comme éléments de référence, la variabilité observée dans une forme n'empiète jamais sur la variabilité de l'autre forme; même pour les indices morphométriques les amplitudes de variations ne se chevauchent pas (graphique 1), les distributions sont même largement séparées pour les deux premiers. Ceci est vrai pour des échantillons provenant de régions situées au voisinage de la zone de contact (Châtelguyon pour *malvae* et Chaudefour pour *malvoïdes*), les distributions sont très voisines de celles des populations de référence.

Si, d'autre part, nous prenons en considération le fait que les formes intermédiaires ne se rencontrent que dans des localités jalonnant la ligne de séparation entre *malvae* et *malvoïdes*, ces formes intermédiaires ne peuvent être interprétées que comme hybrides entre les deux formes types. Les individus présentant le plus nettement le faciès intermédiaire seront considérés comme des hybrides de première génération, et toute la série des diverses formes de transition avec les formes typiques comme le résultat des croisements des hybrides entre eux ou avec les formes typiques (croisement en retour).

2) *Les genitalia femelles.*

Du fait de leur structure extrêmement simple, donc de leur potentialité de variabilité réduite, les genitalia femelles n'ont pas fait l'objet d'études aussi détaillées que celles des mâles, elles n'ont été que sommairement décrites et peu souvent figurées (KAUFFMANN 1955, WARREN 1957, GUILLAUMIN 1962, 1966, WILTSHIRE 1966), mais elles méritent cependant de retenir un peu plus longuement notre attention. Jusqu'à maintenant les différences signalées entre *malvae* et *malvoïdes* se réduisent à ceci (KAUFFMANN 1955) :

— *malvoïdes* : plaque sous-génitale d'une seule pièce, plus

ou moins échancrée à son bord postérieur, la profondeur de l'échancrure ne dépassant pas le tiers de la longueur de la plaque.

— *malvae* : plaque sous-génitale double provenant de la division longitudinale en deux plaques indépendantes (formes d'Europe occidentale) ou plaque sous-génitale simple, mais profondément échancrée à son bord postérieur, la profondeur de l'échancrure dépassant les deux tiers de la longueur de la plaque (formes d'Asie orientale).

D'après KAUFFMANN la variabilité de la plaque de *malvae* ne permet pas de définir de formes intermédiaires. Cette conception doit être complètement révisée à la lumière de ce que nous savons maintenant sur les *malvae* d'Asie (WARREN 1966) d'une part, et des précisions apportées ici sur la structure de la plaque, d'autre part.

En ce qui concerne les *malvae* d'Asie, les individus à plaque unique profondément échancrée ne sont que des aspects du cline euroasiatique entre *malvae* et *asiaeclara* Verity. On observe toutes les transitions entre la plaque unique des *asiaeclara* de Corée et la plaque double des *malvae* le long du bassin de l'Amour. Nous reviendrons sur ce point au dernier chapitre.

Quand au second point, il mérite d'être analysé plus en détail :

a) Précision sur la morphologie des genitalia femelles.

Déjà en 1966, j'avais signalé que les différences ne se limitaient pas à l'aspect de la plaque sous-génitale, mais s'étendaient aussi à la face ventrale du huitième segment abdominal. Cette dernière est entièrement sclérotisée en une « sangle antévaginale » chez *malvoides*, alors qu'elle reste membraneuse chez *malvae*.

D'autre part, une observation attentive de la plaque sous-génitale montre que les différences ne se limitent pas à une simple bipartition, mais concernent la localisation et l'étendue des sclérites qui la composent.

La figure 7 représente, en perspective, une coupe à travers la plaque génitale de *malvoides* (7 a) et de *malvae* (7 b). Les coupes sont orientées et situées comme l'indique le schéma de la figure 6.

La différenciation de la plaque sous-génitale chez les *Pyrgus* et en particulier dans le groupe *malvae* intéresse la région sternale du huitième segment abdominal et une partie de la membrane articulaire unissant le huitième segment aux suivants. Ces derniers sont d'ailleurs très réduits et forment le tube ovipositeur.

La plaque sous-génitale a une double épaisseur, correspondant aux deux faces du repli tégumentaire qui sont toutes deux scléro-

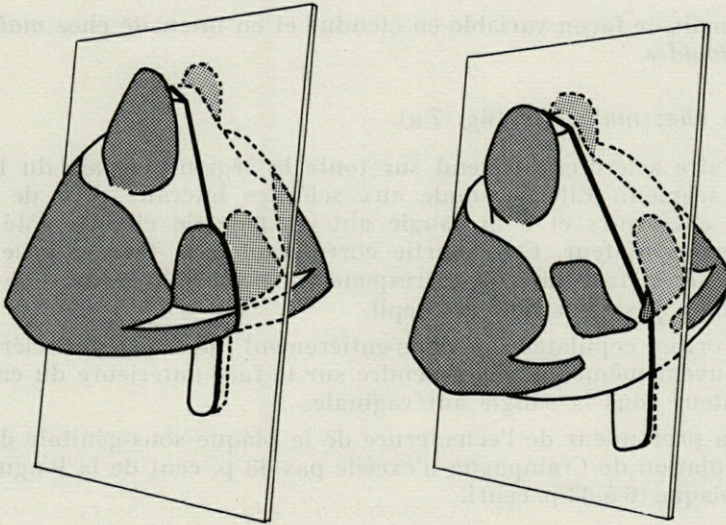


FIG. 6. — Schéma des armures génitales femelles de *malvae* à droite et *malvoidea* à gauche montrant l'orientation et la position des coupes de la figure suivante.

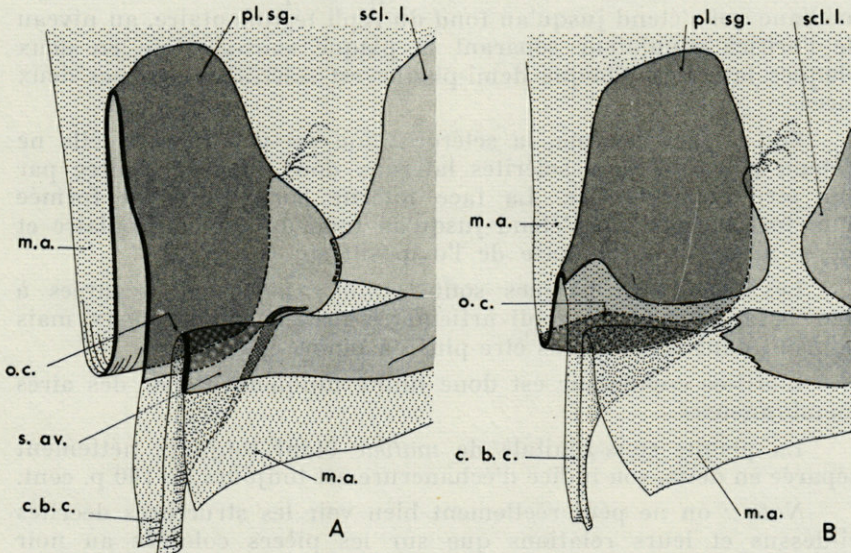


FIG. 7. — Coupe sagittale dans la plaque sous-génitale de *malvoidea*, (A) et coupe parasagittale de *malvae* (B). Les sclérites sont représentés en grisé, les aires membraneuses en pointillé.
 c.b.c. : canal de la bourse copulatrice; m.a.: membrane articulaire; o.c.: orifice copulateur; pl.s.g. : plaque sous-génitale; s.a.v. : sangle antévaginale; scl.l. : sclérite latéral du 8^e segment abdominal.

tisées mais de façon variable en étendue et en intensité chez *malvae* et *malvoides*.

b) chez *malvoides* (fig. 7 a).

L'aire sclérotisée s'étend sur toute la région sternale du huitième segment. Elle se soude aux sclérites latéraux près de ses angles antérieurs et à la sangle antévaginale de chaque côté de l'orifice copulateur. Cette partie correspond à la face externe de la plaque, la face interne correspond au repli articulaire, elle est sclérotisée jusqu'au fond du repli.

L'orifice copulateur est donc entièrement limité par des sclérites qui peuvent même parfois s'étendre sur la face antérieure du canal copulateur sous la sangle antévaginale.

La profondeur de l'échancrure de la plaque sous-génitale dans la population de Crampagna n'excède pas 33 p. cent de la longueur de la plaque (6 à 33 p. cent).

c) chez *malvae* (fig. 7 b).

La face ventrale du huitième segment présente une encoche médiane qui s'étend jusqu'au fond du repli tégumentaire, au niveau de l'orifice copulateur séparant la plaque sous-génitale en deux plaques latérales. Chaque demi-plaque est sclérotisée sur ses deux faces.

Sur la face externe, la sclérotisation est peu intense, elle ne s'étend pas jusqu'aux sclérites latéraux dont elle est séparée par une aire membraneuse. La face interne par contre est formée d'un fort sclérite qui s'étend jusqu'au fond du repli articulaire et même au-delà, sur la base de l'ovipositeur.

Les deux demi-plaques sont toujours nettement séparées à leur base, le fond du repli articulaire restant membraneux mais pouvant dans certains cas être plus ou moins épaissi.

L'orifice copulateur est donc limité uniquement par des aires membraneuses.

La plaque sous-génitale de *malvae* étant toujours nettement séparée en deux, son indice d'échancrure est toujours de 100 p. cent.

Nota : on ne peut réellement bien voir les structures décrites ci-dessus et leurs relations que sur les pièces colorées au noir chlorazol et observées dans un liquide éclaircissant comme le lactophénol. Il est nécessaire de pouvoir retourner et manipuler la pièce pour préciser les rapports exacts entre les éléments qui la constituent, le montage en préparation permanente entre lame et lamelle n'est donc pas à conseiller.

d) *Caractéristiques des formes intermédiaires.*

La figure 8 représente la plaque sous-génitale d'une femelle provenant de Royat (P. de D.) (Prep. 1292 G); elle présente les caractéristiques suivantes :

caractères de type <i>malvae</i>	caractères intermédiaires	caractères de type <i>malvoïdes</i>
pas de sangle antévaginale	Indice d'échancrure de la plaque : 58 p. 100	plaque unique
face externe de la plaque non soudée aux sclérites latéraux		face externe soudée aux angles de l'orifice copulateur

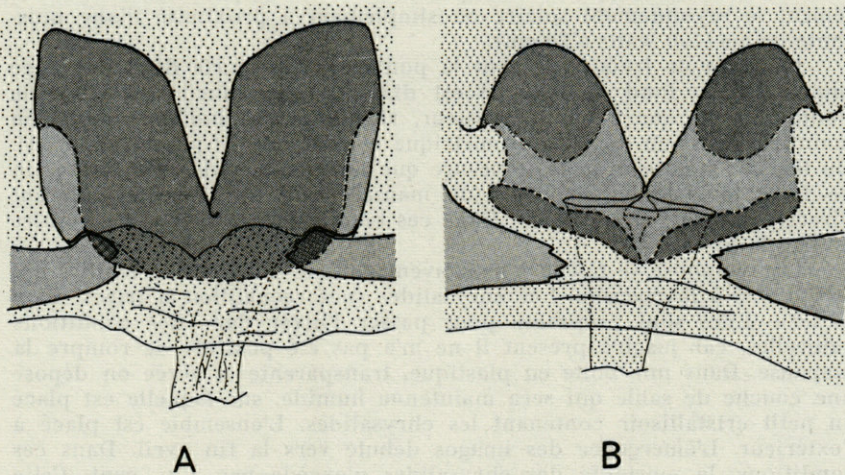


FIG. 8.

A. — Plaque sous-génitale de la femelle de Royat (P. de D.)
(Coll. Fain, prép. 1292 G.)

Cette femelle montre une juxtaposition de caractères *malvae*, *malvoïdes* et intermédiaires. C'est une forme de transition bien nette qui ne peut en aucun cas entrer dans la marge de variabilité de l'une ou l'autre forme typique.

B. — Plaque sous-génitale de la femelle 1253 G. de Châtelguyon (P.-d.-D.).

e) *Signification des formes intermédiaires.*

Nous pouvons à propos des femelles reprendre les mêmes considérations que pour les mâles. Compte-tenu de la constance de structure et d'organisation dans les populations pures d'une part

et, d'autre part, de la présence de formes intermédiaires uniquement le long de la ligne de contact entre *malvae* et *malvoides* on peut sans risque d'erreur admettre que de telles formes représentent le produit de croisement entre *malvae* et *malvoides*, et peuvent être considérées comme des structures hybrides.

C. — CARACTÉRISTIQUES DU DÉVELOPPEMENT ET DES FORMES LARVAIRES DE *malvae* ET DE *malvoides*.

1) *Elevage*.

La technique adoptée est la suivante :

Ponte : les femelles capturées dans la nature sont placées dans une cage entièrement transparente et aérée en présence d'un plant de fraisier sauvage (*Fragaria vesca*) (j'ai choisi cette espèce car elle se trouve très communément et se cultive facilement) et d'un aliment sucré (eau miellée). La cage est placée dans un endroit où elle peut recevoir directement le rayonnement solaire ou simplement à proximité d'une puissante lampe (150 watts à 20 cm).

Le plant de fraisier portant la ponte est transporté dans une cage plus vaste au fond de laquelle est disposée une couche de sable de Fontainebleau, sur 5 cm d'épaisseur, régulièrement imbibée d'eau (on maintient ainsi un degré hygrométrique constant de 70 p. cent environ). Du fraisier frais est ajouté à mesure que l'ancien s'épuise. On aura soin de faire toucher les bouquets de manière que les chenilles migrent directement de l'un à l'autre. Dans ces conditions, la mortalité larvaire est très faible.

La nymphose se fait le plus souvent dans le fourreau de feuilles qui sert d'abri à la chenille. Les chrysalides sont recueillies et triées selon le sexe. Elles sont préparées pour passer l'hiver dans des conditions naturelles, car jusqu'à présent il ne m'a pas été possible de rompre la diapause. Dans une boîte en plastique, transparente et aérée on dépose une couche de sable qui sera maintenue humide, sur laquelle est placé un petit cristalliseur contenant les chrysalides. L'ensemble est placé à l'extérieur. L'émergence des imagos débute vers la fin avril. Dans ces conditions, la mortalité des chrysalides n'excède pas 5 p. cent. Cette méthode convient pour un élevage de masse et donne un rendement satisfaisant, aussi bien avec *malvae* qu'avec *malvoides*.

La durée du développement larvaire est identique chez *malvae* et *malvoides*, du moins dans les conditions d'élevage adoptées. La description résumée du développement, donnée dans le tableau ci-dessous, est donc valable pour les deux formes.

2) *Plantes nourricières acceptées en captivité*.

Les chenilles de *malvae*, tout comme celles de *malvoides*, consomment volontiers les espèces suivantes :

Potentilla reptans, *P. tormentilla*, *P. fragariastrum*, *P. aurea*, *Fragaria vesca* et diverses variétés de fraisiers cultivés, *Rubus fruticosus*. Il est à noter que cette espèce est bien acceptée par les chenilles déjà assez grosses (à partir du troisième stade), mais elle est beaucoup moins appréciée par les très jeunes chenilles qui,

Tableau résumé du développement de *Pyrgus malvae*

L : Longueur; l : largeur; cc : largeur de la capsule céphalique

Durée moyenne	8 à 14 jours		3 à 5 jours		8 à 10 jours		12 à 15 jours		15 à 20 jours		30 jours		8 à 9 mois	
Stade	Ponte	Développement embryonnaire	1 ^{er} stade larvaire	2 ^{ème} stade larvaire	3 ^{ème} stade larvaire	4 ^{ème} stade larvaire	5 ^{ème} stade larvaire	Nymphose	Chrysalide	Eclosion				
Taille en mm		Diamètre de l'oeuf : 0,76	L : 1,5 - 1,95 l : 0,38 cc : 0,34	L : 3 l : 0,4 cc : 0,5	L : 5,4 - 6,9 l : 1,5 cc : 0,9	L : 10 - 15 l : 1,6 cc : 1,5	L : 20 - 25 l : 2,5 cc : 2,2							
Taux de croissance			1,615	1,550	1,615	1,520								

si elles n'ont que cette espèce à leur disposition, se développent beaucoup plus lentement que sur les potentilles et la mortalité augmente notablement.

3) Comparaison des formes larvaires de *malvae* et *malvoides*.

La littérature ne contient que peu de documents sur la morphologie larvaire de ces deux formes.

RHEFOUS (1926) avait noté les différences suivantes :

malvae jeune chenille jaune pâle

malvoides jeune chenille brun violacé.

La chenille âgée est vert-jaune, rayée de vert foncé, dans les deux formes.

KAUFFMANN ne trouve aucune différence entre les chenilles de *malvae* et *malvoides*. J'ai personnellement fait la même constatation que lui; il est probable que RHEFOUS a attribué à *malvae* la chenille d'une espèce du groupe d'*alveus* ou de *carlinae* qui sont effectivement jaunes à l'éclosion.

On ne constate aucune différence notable dans la morphologie des chenilles, il n'est cependant pas exclu qu'une analyse très minutieuse de la chétotaxie ne révèle quelques divergences qui restent à préciser.

II. — CARACTÉRISTIQUES BIOGÉOGRAPHIQUES DE *MALVAE* ET DE *MALVOIDES*

A. — VARIATIONS GÉOGRAPHIQUES DES DEUX FORMES.

On trouve dans « les variations géographiques et saisonnières des Papillons diurnes en France » de VERITY la description des principaux variants géographiques que cet auteur a reconnus en France et d'une façon plus générale en Europe occidentale. Les différentes formes décrites sont définies uniquement à partir des caractères externes, nous les rappelons brièvement ci-dessous :

malvae se subdivise en deux entités dont la signification taxonomique varie suivant le statut attribué à *malvae*. Ce seront des sous-espèces (au sens du code international de nomenclature) si *malvae* est considérée comme bonne espèce ou simplement des « races » ou des « formes géographiques », si *malvae* est considérée comme une sous-espèce. Ces deux entités sont :

malvae nominal qui occupe tout le nord de la France;

elegantior, un peu plus grande, localisée aux environs de Genève et au nord de la Savoie.

malvoides possède deux générations par an qui peuvent présenter des caractéristiques différentes. A la variation géographique s'ajoute une variation saisonnière. La situation décrite par VERITY peut se résumer de la façon suivante : il existe chez *malvoides* trois « variétés » principales qui ne sont pas, d'après le texte de VERITY, des variations géographiques mais plutôt ce que l'on désigne plus couramment maintenant par « morpha » (SEMENOV) ou « form » (WARREN) mais qu'il désigne comme des races :
exerge *malvoides* Elw. et Edw.

« race » *malvoides* : 1^{re} génération *fritillans* Oberth.

2^e génération *malvoides*.

Cette race occupe tout le sud de la France.

« race » *pseudomalvae* Verity : 1^{re} génération *pseudomalvae*

2^e génération *malvoides*.

Décrite dans la région de Florence, la forme *pseudomalvae* est plus petite que la forme nominale; elle se rapproche du faciès de *malvae* et se rencontre surtout dans les localités de montagne.

« race » *modestior* Verity : 1^{re} génération *pseudomalvae*

2^e génération *modestior*.

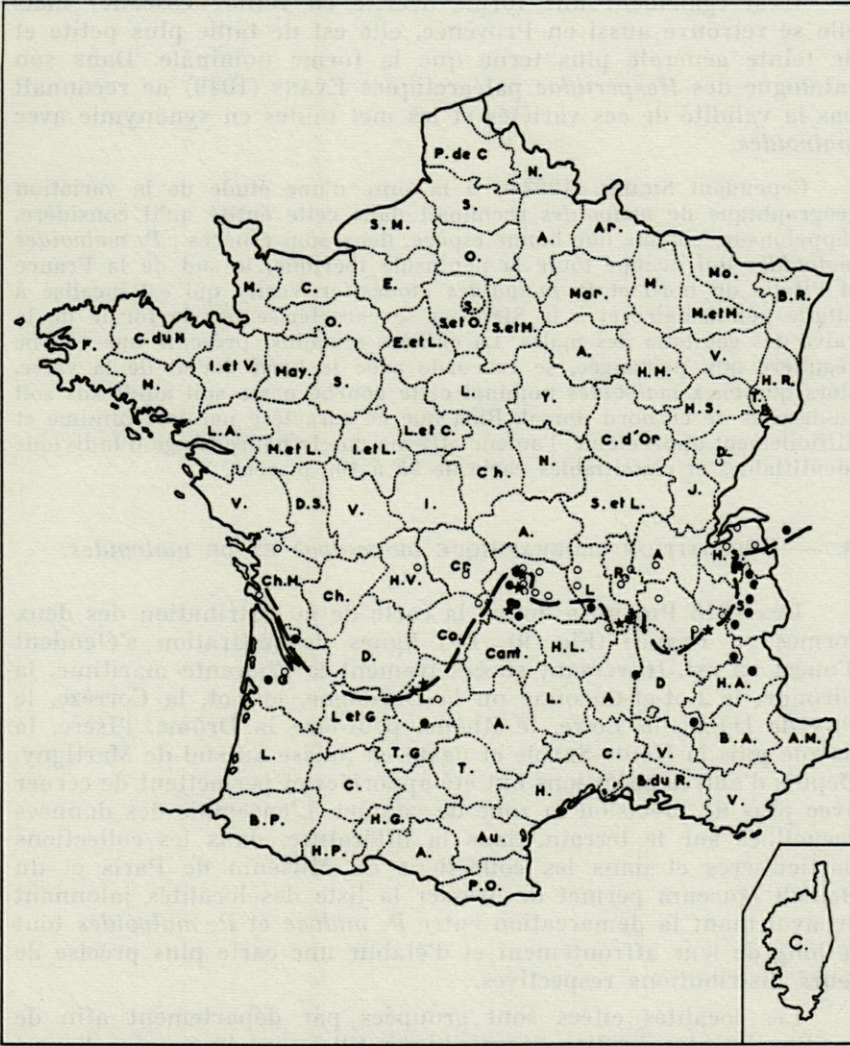


FIG. 9. — Ligne de démarcation entre les aires de répartition de *malvae* et de *malvoides* en France (d'après Picard, modifiée et complétée).
 Les principales localités avoisinant la zone de contact ont été figurées; les ronds noirs indiquent les localités de *malvoides*, les ronds blancs celles de *malvae*, les étoiles indiquent les localités ayant fourni des intermédiaires.

C'est également une forme décrite en Italie (Toscane) mais elle se retrouve aussi en Provence, elle est de taille plus petite et de teinte générale plus terne que la forme nominale. Dans son catalogue des *Hesperiidae* paléarctiques EVANS (1949) ne reconnaît pas la validité de ces variétés et les met toutes en synonymie avec *malvoides*.

Cependant SICHEL (1962 b) à la suite d'une étude de la variation géographique de *malvoides* reconnaît dans cette entité qu'il considère, rappelons-le, comme une bonne espèce, deux sous-espèces : *P. malvoides malvoides* qui occupe toute la péninsule ibérique, le sud de la France et l'Italie du nord et *P. malvoides modestior* Verity qui est localisé à l'Italie péninsulaire et à la Sicile et se caractérise par la forme de la valve des genitalia des mâles. La cuillère (cuculus) présente une courbe régulière qui, prolongée, se raccorde avec le bord dorsal de la valve, alors que chez *malvoides* nominal cette courbe passe soit au-dessus soit au-dessous de ce bord dorsal. Bien que ce caractère paraisse minime et difficilement appréciable, l'auteur affirme que le pourcentage d'individus identifiables et classifiables varie de 93 à 100 p. cent.

B. — RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE *malvae* ET DE *malvoides*.

Dès 1948 PICARD a donné la carte de la distribution des deux formes en France (Fig. 9). Les lignes de séparation s'étendent d'ouest en est, traversant successivement la Charente maritime, la Gironde, le Lot-et-Garonne ou la Dordogne, le Lot, la Corrèze, le Puy de Dôme, la Loire, le Rhône, peut-être la Drôme, l'Isère, la Savoie puis la Haute-Savoie et passe en Suisse au sud de Martigny. Depuis d'autres précisions ont été apportées et permettent de cerner avec plus de précision la zone de contact. L'ensemble des données recueillies sur le terrain, dans la littérature, dans les collections particulières et dans les collections du Muséum de Paris et du British Museum permet de dresser la liste des localités jalonnant ou avoisinant la démarcation entre *P. malvae* et *P. malvoides* tout le long de leur affrontement et d'établir une carte plus précise de leurs distributions respectives.

Les localités citées sont groupées par département afin de faciliter leur localisation géographique. Elles sont énumérées d'ouest en est.

Localités de *malvae* :

Charente-Maritime	Benon	d'OLBREUZE
Gironde	Bordeaux	WARREN
Dordogne	?	
Lot-et-Garonne	?	

Lot	Cabreret	BLANCHARD
	Ganic	GINIBRE
Corrèze	Eygrandes	BLANCHARD
	Merlines	«
	Chavanon	«
	Meymac	«
Puy-de-Dôme	Randan	DESCIMON
	Châtelguyon	«
	Charbonnières les V.	«
	Clermont-Ferrand	GINIBRE MNHV
	Ravel	«
	Mezel	«
	Ceyrat	« , « , FAIN
	Gergovie	MNHV
	Coudes	GUILLAUMIN
	Le Mont Dore	MNHV
	Vassivière	«
St Germain l'Herm.	DESCIMON	
Cantal	Rocherousse	MNHV
Loire	St Just en Chevalet	«
	Jeansannière	DESCIMON
	Col du Beal	«
	Margerie	BERARD
	Fraisse	DESCIMON
Haute-Loire	Aurec	BERARD
Rhône	Les Chères	MOUTERDE
	Marcilly	«
	Dardilly	«
	Charbonnières	«
	Bords de l'Yseron	«
	Lavoure	«
	La Pope Ampuis	MOUTERDE, WARREN
Isère	La Verpillère	MOUTERDE
	Allevard	«
	Sassenage	WARREN
Savoie	?	
Haute-Savoie	Essenevex	Muséum de Genève
	Monnetier Mornex	WARREN
	Mont Salève	«
	Samoens	«
	Les Billards	«
	Argentières	«
Blanz	E.P. WILTSHIRE	

Suisse	Bex Epinassey Lavey les Bains St Maurice Kandersteg	Localités citées par E.P. WILTSHIRE
--------	---	--

Autriche	Innsbrück Kranebitten Mulbrau Hottinger Alp. Otztal	Localités citées par KAUFFMANN
----------	---	-----------------------------------

Italie	Trieste	ALBERTI
--------	---------	---------

Localités de *malvoides* :

Charentes maritimes	?	
---------------------	---	--

Gironde	Marsas	PICARD
	Bordeaux	«
	Pessac	MNHN
	Bazas	

Dordogne	?	
----------	---	--

Lot-et-Garonne	?	
----------------	---	--

Lot	Cahors	BLANCHARD
	Ganic	GINIBRE

Corrèze	?	
---------	---	--

Puy de Dôme	Châtelguyon	PLATEAU
	Ternant	GUILLAUMIN, FAIN
	Royat	MNHV
	Ceyrat	FAIN
	Lac de Guery	GINIBRE
	Sources de Sioulet	«
	Vallée de Chaudefour	GUILLAUMIN, BUVAT
	St Pierre Caulamine	GUILLAUMIN
	Lissère	GUILLAUMIN
	Besse en Chandesse	BUVAT

Cantal	Monts de Cezalier	MNHV
--------	-------------------	------

Haute-Loire	Monts du Vivarais	
-------------	-------------------	--

Rhône	?	
-------	---	--

Isère	Uriage	WARREN
	Bourg d'Oisan	BUVAT
	Ornon	BUVAT
	La Berarde	

Savoie	La Giétaz	MOUTERDE
	Hauteluçe	DE LESSE
	La Praz (Beaufort)	
	Brides	WARREN
	St Martin de Beaufort	
	St Colomban les V.	
Haute-Savoie	Argentières	MNHV, WARREN
Suisse	Bel Apl	
	Champeix	
	Dorenaz	Localités citées par
	Loèche des Bains	E.P. WILTSHIRE
	Montana	
	St Luc	
	Vernayaz	

Localités ayant fourni les deux formes ou des formes intermédiaires :

Gironde	Bordeaux	WARREN, PICARD
Lot	Thedirac	Coll. BLANCHARD
	Cabreret	Coll. LEGRAND
	Ganic	Coll. GINIBRE
Puy-de-Dôme	Châtelguyon	DESCIMON, PLATEAU
	Ternant	FAIN, GUILLAUMIN
	Clermont-Ferrand	Coll. MNHN
	Berzet	GUILLAUMIN
	Royat	Coll. FAIN
	Besse, Nord du Sancy	MNHV
	Ceyrat	MNHV, FAIN, GINIBRE
Loire	Fraisse	DESCIMON
	Pellussin	MNHV
	Le Bessat	BERARD
Rhône	Givors	MNHV
Isère	Uriage	British Museum
Autriche	Innsbrück et ses environs	KAUFFMANN
Italie	Trieste	ALBERTI

On remarquera que la limite est loin d'être connue avec autant de précision sur toute sa longueur, les données sont très peu nombreuses pour l'extrémité ouest, elles sont même complètement inexistantes pour la zone qui s'étend entre Bordeaux et Cahors. Je n'ai pu obtenir plus de précisions malgré les appels faits aux Lépidoptéristes locaux. Cette lacune traduit-elle une absence réelle des deux formes dans cette région ce qui semble peu vraisemblable, ou simplement une prospection insuffisante ?

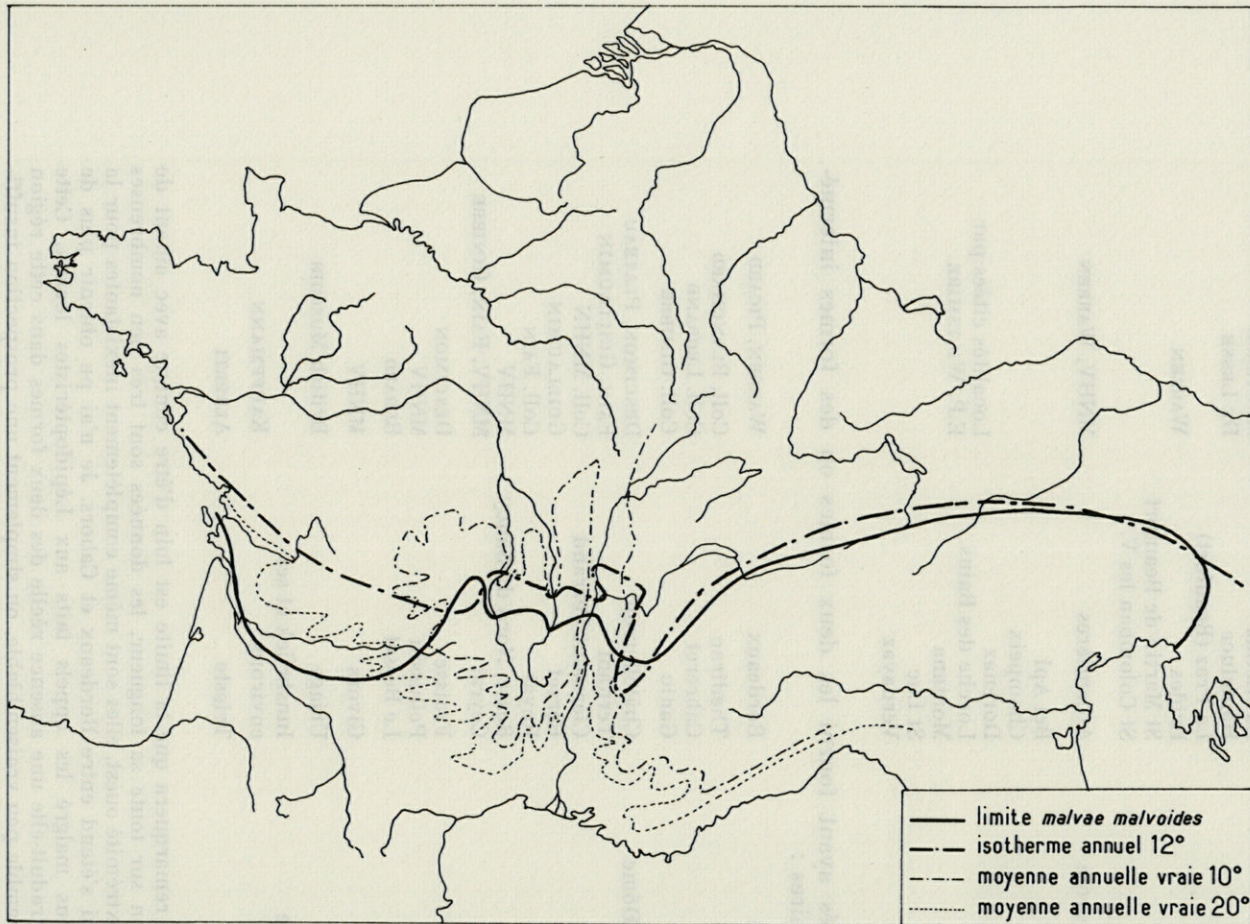


Fig. 10. — Comparaison de la limite entre *malvae* et *malvoides* avec les températures moyennes annuelles. L'isotherme de 12° est tiré de l'Atlas de France du comité national de Géographie, sa prolongation en France et en Autriche est empruntée à Koppen. Les limites des températures vraies 10° et 12° ont également été relevées dans l'Atlas de France.

En considérant les températures moyennes annuelles on arrive au schéma de répartition suivant :

malvae = température moyenne annuelle < 12°
malvoides = température moyenne en plaine > 12° 2 générations
 température moyenne en montagne < 10° 1 génération.

C. — FACTEURS DÉTERMINANT LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DE *malvae* ET DE *malvoides*.

1) *Facteurs climatiques.*

Les facteurs qui déterminent la répartition de *malvae* et *malvoides* semblent être d'origine climatique et plus particulièrement thermique. On constate en effet (voir Fig. 10) que la limite entre les deux formes coïncide assez étroitement avec l'isotherme annuel de 12°. Au nord, où la moyenne annuelle est inférieure à 12°, se trouve *malvae*. Il ne possède qu'une seule génération annuelle qui vole en mai et début juin. Au sud, où la moyenne annuelle est supérieure à 12°, se trouve *malvoides* qui possède typiquement deux générations par an, l'une printanière qui vole en avril et début mai, l'autre estivale qui n'écloît qu'à partir de

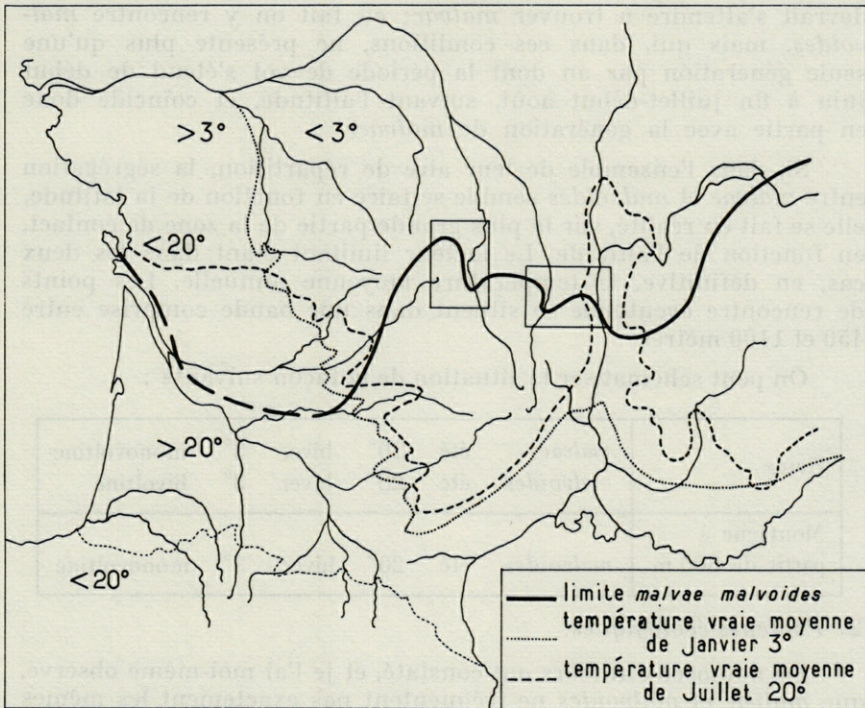


FIG. 11. — Comparaison de la répartition de *malvae* et de *malvoides* aux températures moyennes vraies du mois le plus chaud et du mois le plus froid (Interprétation dans le texte).

juillet. La situation exposée ci-dessus n'est valable que pour les régions de plaine. L'isotherme représente la moyenne corrigée de la température ramenée au niveau de la mer; or on constate que la ligne de démarcation traverse d'une part le Massif Central et d'autre part les Alpes. Il faut donc comparer les distributions de ces insectes non plus aux isothermes annuels mais aux températures moyennes vraies (Fig. 11).

Il est intéressant en particulier d'envisager les moyennes vraies du mois le plus froid (janvier) et du mois le plus chaud (juillet) (Fig. 11).

On constate alors que *malvae* occupe les régions dont les moyennes vraies d'été sont inférieures à 20° en général, et les moyennes d'hiver inférieures à 3°, alors que *malvoides* occupe plutôt dans le sud les régions où la moyenne estivale est supérieure à 20° et la moyenne hivernale supérieure à 3°; il montre, dans ces conditions, deux générations par an. Dans les zones montagneuses plus froides (moyennes inférieures à 20° en été et à 3° en hiver) on devrait s'attendre à trouver *malvae*; en fait on y rencontre *malvoides*, mais qui, dans ces conditions, ne présente plus qu'une seule génération par an dont la période de vol s'étend de début juin à fin juillet-début août, suivant l'altitude, et coïncide donc en partie avec la génération de *malvae*.

Si, dans l'ensemble de leur aire de répartition, la ségrégation entre *malvae* et *malvoides* semble se faire en fonction de la latitude, elle se fait en réalité, sur la plus grande partie de la zone de contact, en fonction de l'altitude. Le facteur limitant étant dans les deux cas, en définitive, la température moyenne annuelle. Les points de rencontre éventuelle se situent dans une bande comprise entre 450 et 1100 mètres.

On peut schématiser la situation de la façon suivante :

Plaine	<i>malvae</i>	été	20°	hiver	3°	monovoltine
	<i>malvoides</i>	été	20°	hiver	3°	bivoltine
Montagne à partir de 800 m	<i>malvoides</i>	été	20°	hiver	3°	monovoltine

2) Facteurs écologiques.

De nombreux auteurs ont constaté, et je l'ai moi-même observé, que *malvae* et *malvoides* ne fréquentent pas exactement les mêmes biotopes. Très schématiquement *malvae* fréquente plutôt des biotopes « frais » en rapport avec des zones boisées, tandis que *malvoides* occupe plutôt des biotopes plus arides et plus découverts.

P. malvae se rencontre dans les prairies découvertes de la lisière de forêts, les larges allées forestières, les clairières, les friches coupées de bosquets. Il ne semble pas, comme on l'affirme parfois, qu'il soit inféodé aux terrains calcaires : ainsi, à Châtelguyon, on le rencontre aussi bien sur les terrains granitiques que sur les affleurements calcaires. A Fontainebleau on le rencontre aussi bien sur les grès et sables que sur les calcaires.

P. malvoides vole surtout dans les aires plus dégagées comme les landes à bruyères ou les landes à genêts, dans le Massif Central par exemple, bien que l'on puisse le rencontrer dans les biotopes analogues à ceux de *malvae* (Vallée de Chaudefour). Plus au sud, *malvoides* vole dans les maquis et garrigues (Nîmes). Dans les Alpes on le rencontre aussi dans les sous-bois clairs de mélèzes (Briançonnais).

Aussi bien *malvae* que *malvoides* sont inféodés à leurs plantes nourricières naturelles qui sont essentiellement *Potentilla reptans*, *P. tromentilla*, *Fragaria vesca*, et en altitude *Potentilla aurea*. La très vaste répartition de ces espèces n'est pas le facteur limitatif de la distribution des *malvae* et *malvoides*.

3) Les éléments de l'isolement entre *malvae* et *malvoides*.

D'après les seules données biogéographiques, *malvae* et *malvoides* semblent soumis à un isolement assez poussé. En effet, en plaine, les deux générations de *malvoides* encadrent dans le temps l'unique génération de *malvae*. Si l'on ajoute à cela qu'ils n'occupent pas les mêmes biotopes, ils n'ont dans ces conditions aucune chance de se rencontrer, donc de s'hybrider et se comportent comme deux espèces distinctes. Par contre, dans les régions montagneuses *malvae* occupe les parties basses, *malvoides* les zones élevées, tous deux ne présentent qu'une génération annuelle dont la période de vol coïncide dans les aires situées à mi-pente (400-1000 m). Ils ont donc la possibilité de se rencontrer et éventuellement de s'hybrider dans la mesure où il existe des biotopes dont les caractéristiques conviennent aux deux formes (de tels biotopes ne sont pas rares dans le Massif Central, mais semblent beaucoup moins fréquents dans les Alpes du Nord, Savoie, Haute-Savoie). Il faut cependant insister sur la répercussion de l'activité de l'Homme dans la répartition de ces espèces; elle est très nette dans le Massif Central. En Limagne et sur les premiers contreforts des Monts Dômes, l'extension des cultures et aussi des zones urbaines et corrélativement la réduction des zones vierges ou boisées, et en général, de tous les « milieux naturels » a entraîné un appauvrissement très net de l'effectif des populations et même leur disparition, conduisant à une distribution très dispersée de populations d'effectif très faible. Ces faits sont très nets chez *malvae* de la région de Clermont-

Ferrand. Par contre vers les sommets où les landes peu fertiles ont été peu perturbées, bien qu'un reboisement systématique en résineux commence à les atteindre, les populations de *malvoides* sont encore assez abondantes (Mts Dômes et Mts Dore).

Dans les zones de montagne, l'isolement est moins strict et l'observation montre qu'en de nombreux points se rencontrent des formes intermédiaires que nous analyserons plus loin.

III. — CARACTÉRISTIQUES DE LA ZONE DE CONTACT

L'examen des préparations de PICARD avait déjà mis en évidence deux zones d'hybridation, une dans le Lot, l'autre dans le Puy-de-Dôme. Une troisième a été mise en évidence dans le département de la Loire à partir de matériel communiqué par MM. BERARD et DESCIMON.

Nous analyserons les rapports entre *malvae* et *malvoides* dans ces trois zones d'hybridation et nous rappellerons les points de contact cités par KAUFFMANN (1955) en Autriche et par ALBERTI (1956) à Trieste.

A. — ZONE D'HYBRIDATION DU PUY-DE-DÔME.

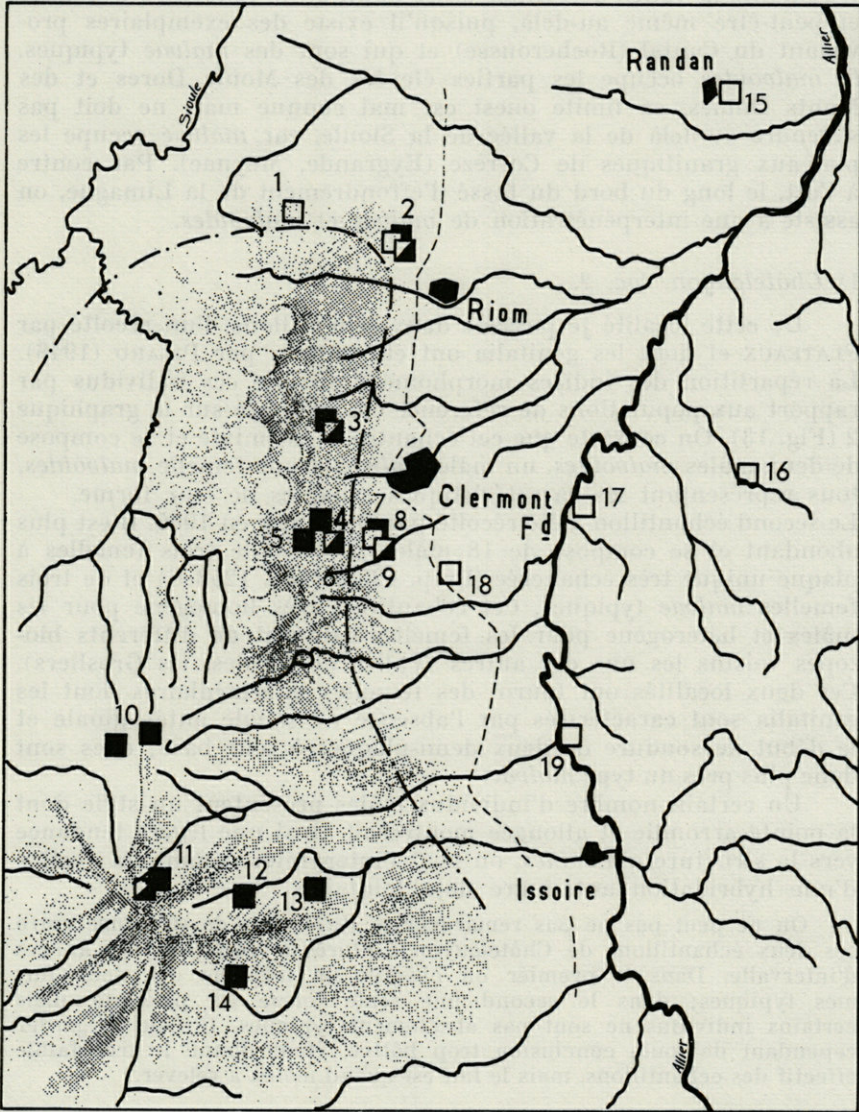
La carte ci-jointe (Fig. 12) montre les répartitions respectives des deux formes. *Malvae* occupe la bordure nord du Massif Central et toute la Limagne d'Allier, il remonte sur une bonne partie des

Fig. 12. — Carte de la zone de contact dans la région de Clermont-Ferrand (P.-d.-D.).

La ligne de tirets représente le bord du fossé d'effondrement de la Limagne d'Allier; la ligne de points-tirets figure la limite approximative entre *malvae* et *malvoides*.

Les localités où vole *malvae* sont représentées par des carrés blancs, celles où vole *malvoides* par des carrés noirs, celles ayant donné des intermédiaires par des carrés noir et blanc.

- | | |
|-------------------------------|--------------------------------|
| 1. Charbonnières les vieilles | 11. Le Mont Dore |
| 2. Châtelguyon | 12. Vallée de Chaudefour |
| 3. Ternant | 13. St Pierre Colamine Lissère |
| 4. Puy de Charade | 14. Besse en Chandesse |
| 5. Manson | 15. Forêt de Randan |
| 6. Berzet | 16. Ravel |
| 7. Royat | 17. Mezel |
| 8. Puy de Gravenoire | 18. Gergovie |
| 9. Ceyrat | 19. Coudes |
| 10. Lac de Guery | |
| Sources du Sioulet | |



Monts du Forez puisqu'on le retrouve à Saint-Germain de l'Herm. Il remonte la vallée de l'Allier assez haut, on le rencontre à Coudes et peut-être même au-delà, puisqu'il existe des exemplaires provenant du Cantal (Rocherousse) et qui sont des *malvae* typiques. *P. malvoides* occupe les parties élevées des Monts Dorés et des Monts Dômes, sa limite ouest est mal connue mais ne doit pas s'étendre au-delà de la vallée de la Sioule, car *malvae* occupe les plateaux granitiques de Corrèze (Eygrande, Meynac). Par contre à l'est, le long du bord du fossé d'effondrement de la Limagne, on assiste à une interpénétration de *malvae* et *malvoides*.

1) *Châtelguyon, loc. 2.*

De cette localité je possède deux échantillons, l'un récolté par PLATEAUX et dont les genitalia ont été montés par PICARD (1946). La répartition des indices morphométriques de ces individus par rapport aux populations de référence est indiquée sur le graphique 2 (Fig. 13). On constate que cet échantillon est mixte et se compose de deux mâles *malvoides*, un mâle *malvae* et une femelle *malvoides*, tous représentant les caractéristiques typiques de leur forme. Le second échantillon a été récolté par DESCIMON en 1965. Il est plus abondant et se compose de 18 mâles *malvae*, de trois femelles à plaque unique très échancrée (Prep. 1238, 1251, 1253 G) et de trois femelles *malvae* typiques. Cet échantillon très homogène pour les mâles et hétérogène pour les femelles provient de différents biotopes voisins les uns des autres (Vallée de Prades, les Grosliers). Ces deux localités ont fourni des femelles intermédiaires dont les genitalia sont caractérisés par l'absence de sangle antévaginale et le début de soudure de deux demi-plaques à leur base; elles sont donc plus près du type *malvae*.

Un certain nombre d'individus mâles présentent un style dont la pointe arrondie et allongée montrerait ainsi une légère tendance vers la structure *malvoides*, on peut l'interpréter comme un vestige d'une hybridation antérieure déjà lointaine.

On ne peut pas ne pas remarquer la différence de structure entre ces deux échantillons de Châtelguyon capturés à quelque vingt années d'intervalle. Dans le premier on observe un mélange des deux formes typiques; dans le second une seule forme est présente, mais certains individus ne sont pas absolument typiques. Il faut se garder cependant de toute conclusion trop hâtive, étant donné le très faible effectif des échantillons, mais le fait est quand même à relever.

2) *Vallée de Chaudefour — Les Chalets, loc. 12 (1300 m).*

J'ai recueilli cet échantillon du 28 mai au 2 juin 1966.

La répartition des caractéristiques des individus qui le composent est représentée sur le graphique 3 (Fig. 14).

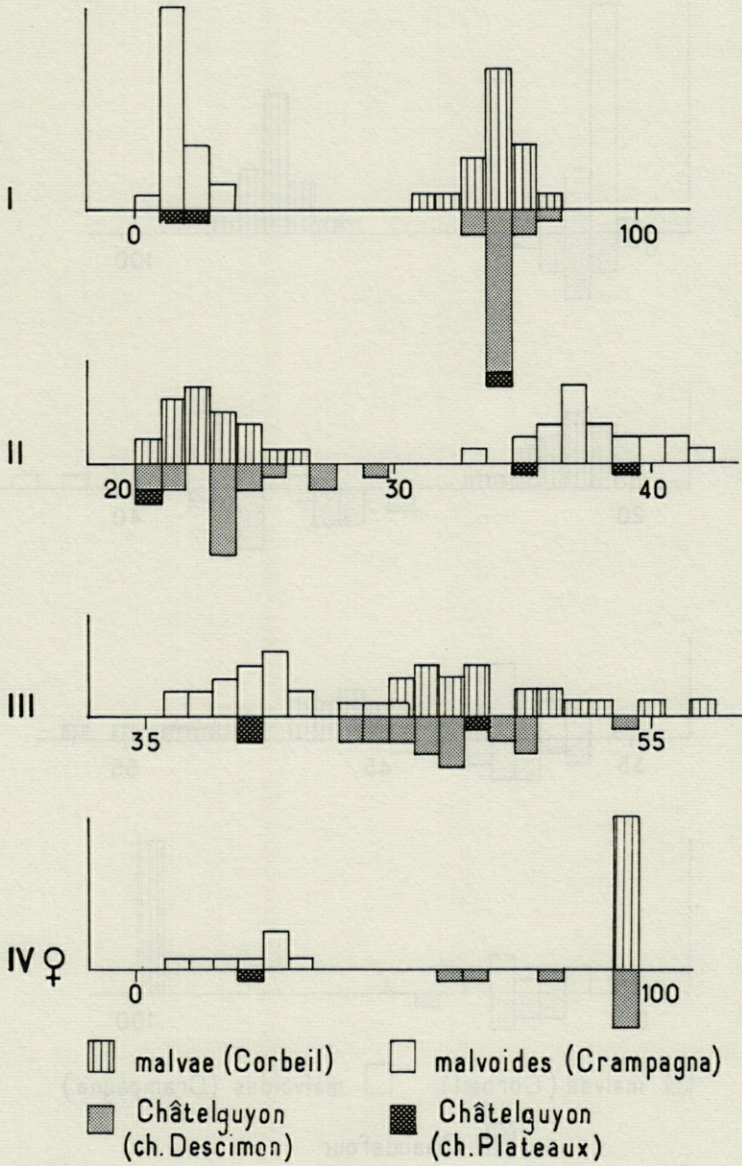


FIG. 13. — Graphique 2. Indices morphométriques des individus de *Châtelguyon* comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoides*.
 ch. Descimon : Chasses de M. DESCIMON
 ch. Plateaux : Chasses de M. PLATEAUX.
 I) Indice de bifurcation de l'uncus; II) Indice de style; III) Indice de valve;
 IV) Indice d'échancreure de la plaque sous-génitale. Dans ce graphique et dans les suivants, la population étudiée est placée en dessous de l'axe des abscisses pour ne pas surcharger les figures.



FIG. 14. — Graphique 3. Indices morphométriques des individus de Chaudefour comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoides*. (Conventions comme pour le graphique 2).

On remarquera que pour le premier indice et le troisième, l'ensemble montre la même dispersion que les *malvoïdes* types. Les caractéristiques morphologiques des apophyses du gnathos et de son bord ventral, ainsi que celles du style sont typiquement *malvoïdes*; si pour de nombreux individus, l'indice de style prend des valeurs intermédiaires, cela est dû à ce que le style est plus redressé par rapport à l'axe de la valve et que sa longueur est évaluée par défaut.

Cet échantillon est issu d'une seule population vivant dans un biotope comparable à celui fréquenté par *malvae*, une prairie bordée par des taillis et dans laquelle pousse *Potentilla aurea*.

3) *Les environs immédiats de Clermont-Ferrand.*

Les individus regroupés ici proviennent de différentes localités situées aux abords immédiats de l'agglomération clermontoise; certains sont même étiquetés « Clermont » sans autres précisions. Ils proviennent de différentes collections : GINIBRE, FAIN. Les indices correspondant à ces individus sont groupés dans le graphique 4 (Fig. 15).

a) Les individus étiquetés « Clermont » appartiennent soit à *malvae*, soit à *malvoïdes*; l'un d'eux (n° 84 P.) montre un uncus assez fendu et une valve large, les autres caractères étant *malvoïdes*, il aurait une tendance hybride. En raison de l'imprécision de la localité on ne peut pousser les conclusions plus avant.

b) L'échantillon de Ceyrat (coll. GINIBRE) loc. 9, présente des caractéristiques d'indices morphométriques correspondant à *malvoïdes* pour 3 mâles et deux femelles bien que, pour les premières, les valeurs observées sortent légèrement des limites de variabilité des formes types. Une femelle est nettement du type *malvae* (1289 G.). Par contre quatre femelles montrent des caractères de la plaque intermédiaires (78, 81, 90, 132 P.). Cette localité montre donc un mélange des deux types et des formes intermédiaires, du moins chez les femelles.

Un individu capturé en 1966, au pied du Pic de Gravenoire (1485 G), Loc. 8 (450 m), entre Royat et Ceyrat, montre des caractéristiques *malvae* typiques.

c) Royat, Loc. 7 (400 m). De cette localité, je n'ai qu'un seul exemplaire femelle (1292 G) provenant de la collection FAIN et qui présente un indice d'échancrure de la plaque nettement intermédiaire (Ind. pl. 58 p. cent).

d) Berzet, Loc. 6 (750-800 m). Au-dessus de Ceyrat, à la sortie de la forêt, dans une prairie bordée par une lande à genêts, ont

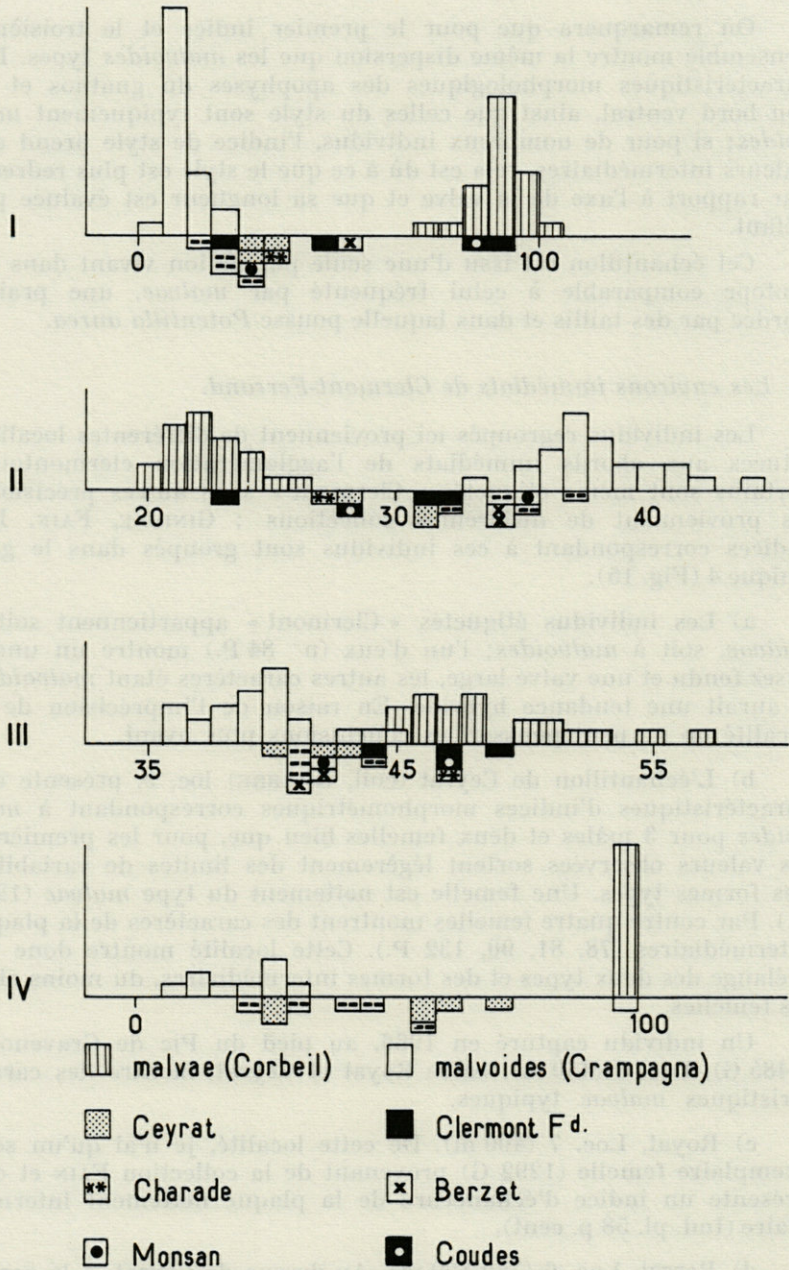


FIG. 15. — Graphique 4. Indices morphométriques des individus des environs immédiats de Clermont-Ferrand comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoïdes*. (Conventions comme pour le graphique 2).

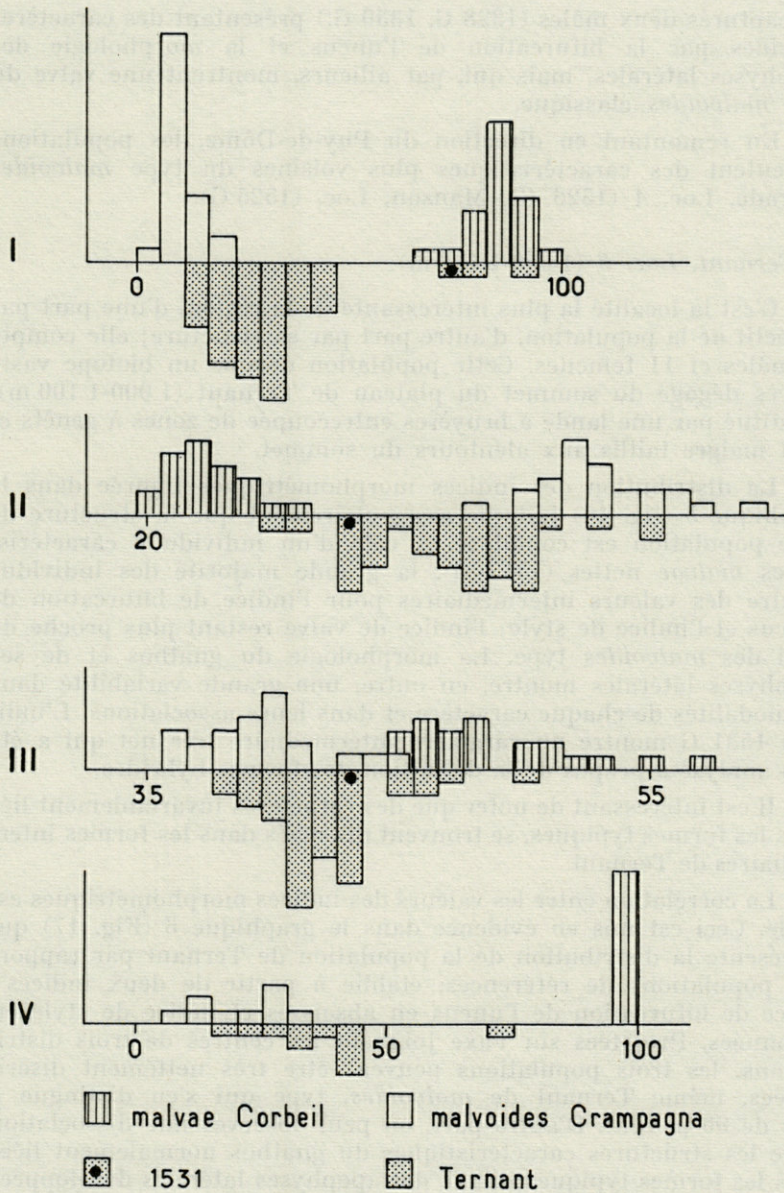


FIG. 16. — Graphique 5. Indices morphométriques des individus de la population de Ternant comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoïdes*. (Conventions comme pour le graphique 2).

été capturés deux mâles (1328 G. 1330 G.) présentant des caractères hybrides par la bifurcation de l'uncus et la morphologie des apophyses latérales, mais qui, par ailleurs, montrent une valve du type *malvoides* classique.

En remontant en direction du Puy-de-Dôme, les populations présentent des caractéristiques plus voisines du type *malvoides* Charade, Loc. 4 (1526 G), Manson, Loc. (1525 G).

4) Ternant, Loc. 3 (1 000-1 100 m).

C'est la localité la plus intéressante de la région, d'une part par l'effectif de la population, d'autre part par sa structure; elle compte 43 mâles et 11 femelles. Cette population occupe un biotope vaste et très dégagé du sommet du plateau de Ternant (1 000-1 100 m), constitué par une lande à bruyères entrecoupée de zones à genêts et d'un maigre taillis aux alentours du sommet.

La distribution des indices morphométriques figurée dans le graphique 5 (fig. 16) indique assez clairement que la structure de cette population est complexe. A côté d'un individu à caractéristiques *malvae* nettes (1517 G), la grande majorité des individus montre des valeurs intermédiaires pour l'indice de bifurcation de l'uncus et l'indice de style; l'indice de valve restant plus proche de celui des *malvoides* type. La morphologie du gnathos et de ses apophyses latérales montre, en outre, une grande variabilité dans les modalités de chaque caractère et dans leurs associations. L'individu 1531 G montre un caractère intermédiaire très net qui a été déjà analysé à propos de la définition des formes hybrides.

Il est intéressant de noter que des caractères invariablement liés dans les formes typiques, se trouvent dissociés dans les formes intermédiaires de Ternant.

La corrélation entre les valeurs des indices morphométriques est faible. Ceci est mis en évidence dans le graphique 6 (Fig. 17) qui représente la distribution de la population de Ternant par rapport aux populations de références, établie à partir de deux indices : indice de bifurcation de l'uncus en abscisses et indice de style en ordonnées. Projetées sur l'axe joignant les centres de trois distributions, les trois populations peuvent être très nettement discriminées, même Ternant de *malvoides*, type qui s'en distingue à plus de 90 p. cent. D'autre part, on peut observer une dissociation entre les structures caractéristiques du gnathos normalement liées dans les formes typiques; ainsi, des apophyses latérales développées et épineuses peuvent se trouver associées à un bord ventral du type *malvae* (cas normal chez *malvae*) dans les individus (1438, 1495, 1498, 1517) ou au contraire associées à un bord ventral inerme (1486, 1516, 1520, 1526); de même des apophyses simples du type *mal-*

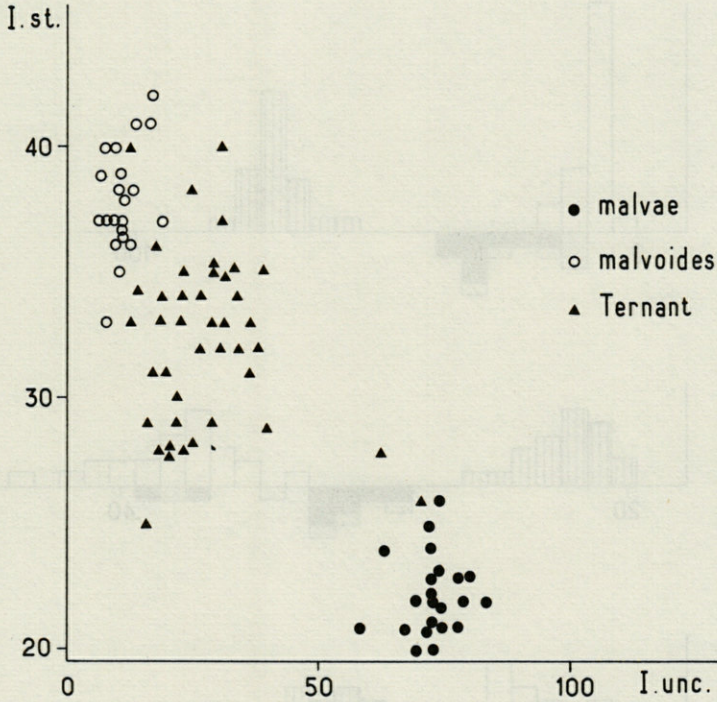


Fig. 17. — Graphique 6. Distribution des individus de Ternant par rapport à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoides* en considérant simultanément les deux indices les plus discriminants : l'Indice de bifurcation de l'uncus (I. unc.) et l'Indice de style (I. st.).

voides peuvent être associées à un gnathos à bord ventral lisse (cas le plus fréquent) ou à un gnathos de type *malvae* (1504, 1513) en présentant un bord épaissi (1488, 1515, 1522).

Il est à noter que l'anomalie trouvée chez certains *malvoides* de Crampagna se retrouve chez certains *malvoides* de Ternant, associée ou non à des apophyses épineuses (1508, 1516, 1522) (voir fig. 1).

Analyse de la descendance des femelles de Ternant : un certain nombre de femelles ont été mises à pondre, dont une séparément (♀D). Le graphique 7 (fig. 18) montre la répartition des individus qui en sont issus. Prise dans son ensemble, cette descendance montre la même distribution que celle de la population mère, aussi bien pour les mâles que pour les femelles. La distribution de la descen-

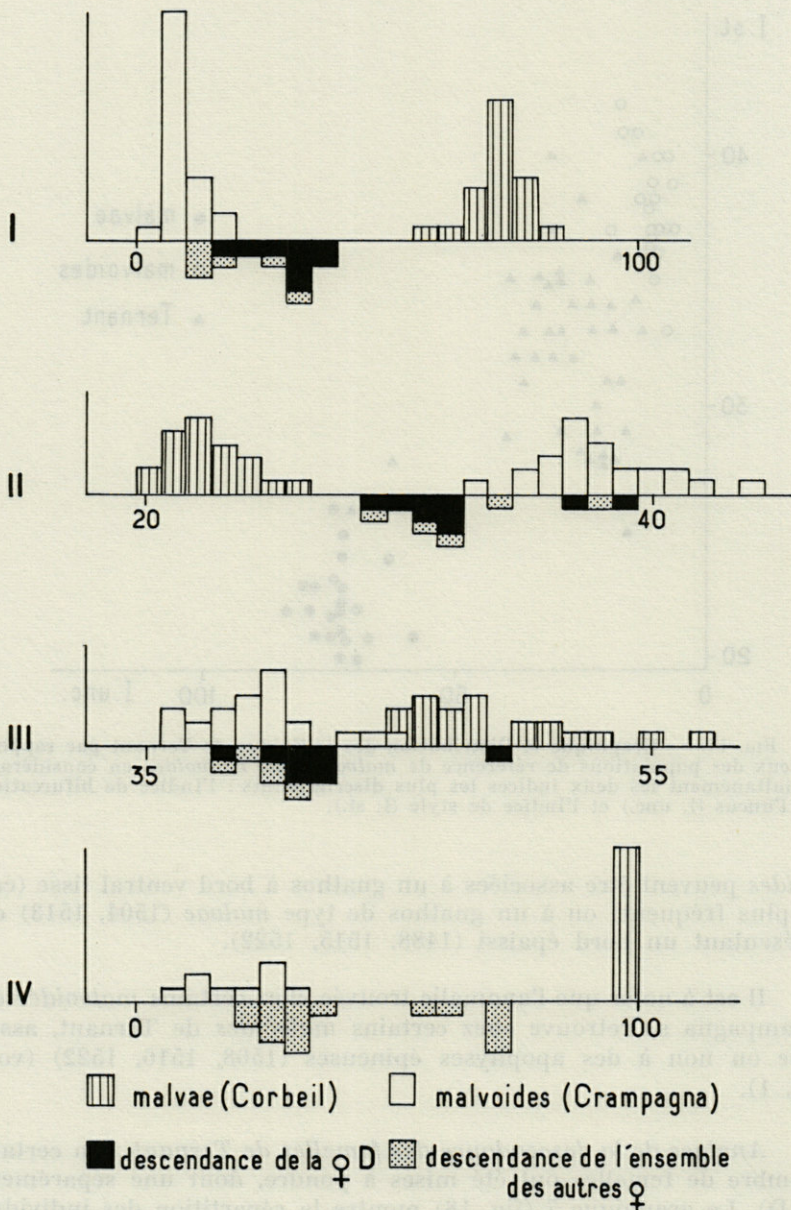


FIG. 18. — Graphique 7. Indices morphométriques des descendants des femelles de Ternant comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoïdes*. (Conventions comme pour le graphique 2).

dance de la femelle D est tout aussi dispersée que l'ensemble de la descendance des autres femelles. Chez de nombreux individus, les apophyses du gnathos ont tendance à s'étirer en une pointe longue et mince.

B. — ZONE D'HYBRIDATION DE LA LOIRE.

Cette région a été étudiée essentiellement sur du matériel aimablement communiqué par mes collègues BERARD et DESCIMON. La carte de la figure 19 représente les répartitions respectives de *malvae* et *malvoides*; ce dernier occupe les Monts du Vivarais et le bord sud-ouest des Monts du Forez, il vole à Margerie, mais il est remplacé par *malvae* au nord et au nord-ouest; *malvae* vole à St Germain de l'Herm. Il occupe également les Monts du Lyonnais et la plaine de la Limagne de Loire, il remonte la vallée de la Loire et on le retrouve à Aurec (Loc. 4) (Haute-Loire). L'extrême limite sud n'est pas connue avec précision. Le contact et l'hybridation entre *malvae* et *malvoides* se réalisent sur le versant nord des Monts du Vivarais dans diverses localités (Fraise, Le Bessat, le Mont Pilat).

a) *Fraise* (Loc. 3).

Cet échantillon (DESCIMON II-16-V-65) est composé de 6 mâles dont cinq présentent des caractéristiques morphologiques et morphométriques *malvae* typiques, mais le sixième (1267 G) est un hybride net avec un uncus profondément fendu, un gnathos du type *malvae*, mais avec des apophyses réduites, la valve est large avec un point anguleux au bord ventral mais le style est développé comme celui de *malvoides* (Fig. 1 c).

b) *Tarentaise* (Loc. 5).

Echantillon de trois individus communiqués par BERARD et composé de deux mâles à caractères *malvoides* nets et d'une femelle (567 G) dont la plaque génitale profondément échancrée est le témoignage d'une hybridation antérieure.

c) *Le Bessat* (Loc. 6).

L'échantillon du Bessat (BERARD 1954-60) est composé essentiellement de trois mâles de *malvoides* dont un (571 G) possède des apophyses du gnathos peu développées et légèrement épineuses, et deux femelles *malvoides*.

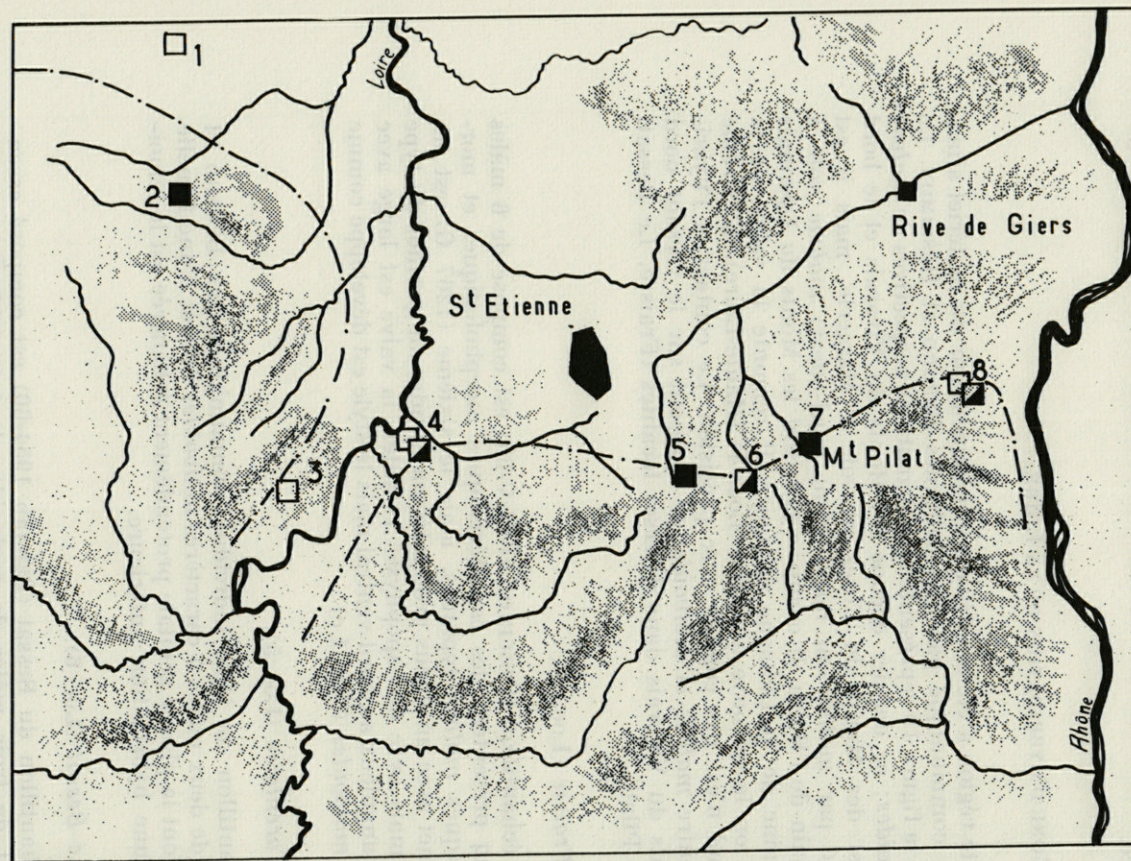


FIG. 19. — Carte de la zone de contact de la région de St-Etienne (Loire).
 La ligne de points-tirets figure la limite approximative entre *malvae* et *malvoides*.
 Les carrés blancs indiquent la présence de *malvae*. Les carrés noirs celle de *malvoides*. Les carrés blancs et noirs celle d'intermédiaires.

1. Montbrisson
 2. Margerie
 3. Aurec

4. Fraisse
 5. Tarentaise
 6. Le Bessat

7. Mt. Pilat
 8. Pellussin

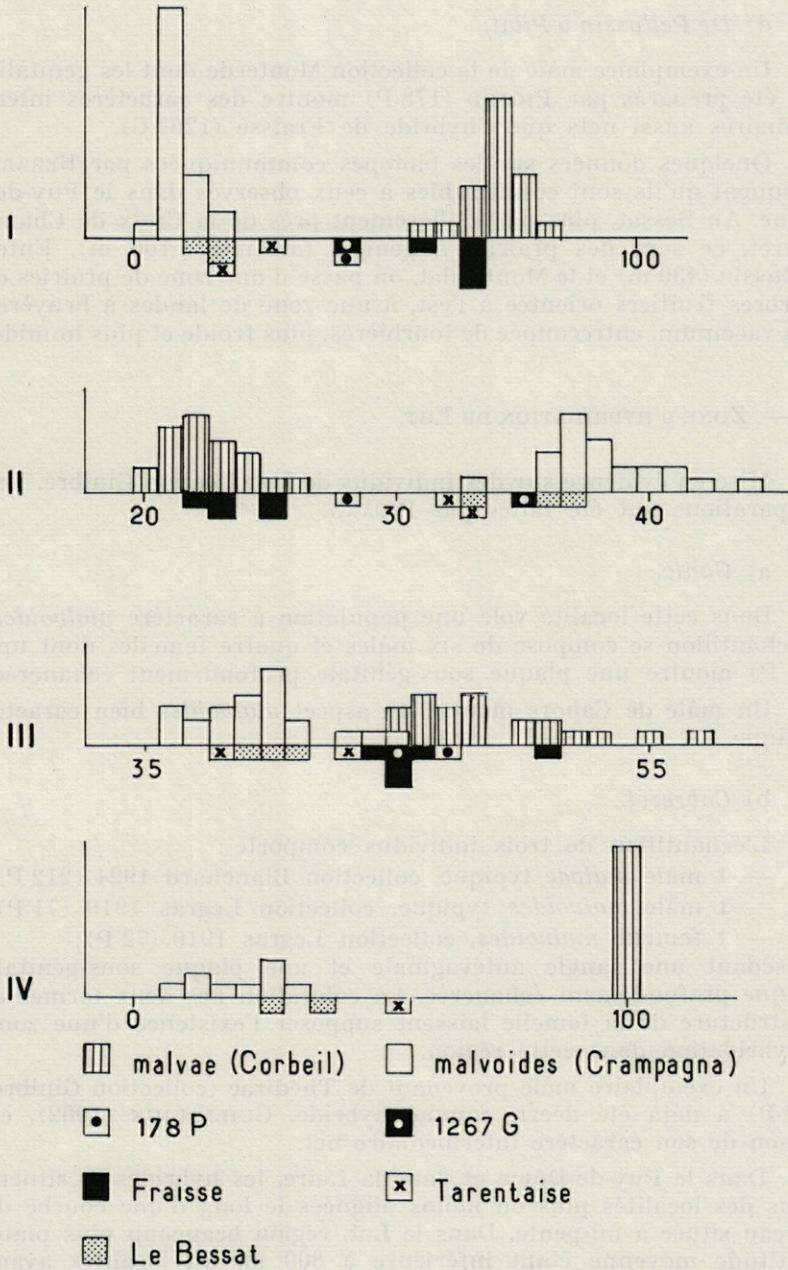


FIG. 20. — Graphique 8. Indices morphométriques des individus de la Loire comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoïdes*. (Conventions comme pour le graphique 2).

d) *De Pellussin à Pilat.*

Un exemplaire mâle de la collection Mouterde dont les genitalia ont été préparés par PICARD (178 P) montre des caractères intermédiaires aussi nets que l'hybride de Fraisse (1267 G).

Quelques données sur les biotopes communiquées par BERARD indiquent qu'ils sont comparables à ceux observés dans le Puy-de-Dôme. Au Bessat, plus particulièrement près de la Croix de Chambouret, ce sont des prairies à genista (altitude 1 100 m). Entre Pellussin (430 m) et le Mont Pilat, on passe d'une zone de prairies et d'arbres fruitiers orientée à l'est, à une zone de landes à bruyères et à vaccinum, entrecoupée de tourbières, plus froide et plus humide.

C. — ZONE D'HYBRIDATION DU LOT.

Mise en évidence sur des individus de la collection Ginibre. Les préparations ont été faites par PICARD.

a) *Ganic.*

Dans cette localité vole une population à caractère *malvoides*. L'échantillon se compose de six mâles et quatre femelles dont une (99 P) montre une plaque sous-génitale profondément échancrée.

Un mâle de Cahors montre un aspect *malvoides* bien caractéristique.

b) *Cabreret.*

L'échantillon de trois individus comporte :

- 1 mâle *malvae* typique, collection Blanchard 1924 (212 P);
- 1 mâle *malvoides* typique, collection Legras 1910 (71 P);
- 1 femelle *malvoides*, collection Legras 1910 (72 P);

possédant une sangle antévaginale et une plaque sous-génitale unique profondément échancrée. La coloration des deux formes et la structure de la femelle laissent supposer l'existence d'une zone d'hybridation dans cette région.

Un exemplaire mâle provenant de Thédillac (collection Ginibre, 229 P) a déjà été décrit comme hybride, GUILLAUMIN (1962), en raison de son caractère intermédiaire net.

Dans le Puy-de-Dôme et dans la Loire, les hybrides se situent dans des localités plus ou moins alignées le long d'une courbe de niveau située à mi-pente. Dans le Lot, région beaucoup plus plate, l'altitude moyenne étant inférieure à 800 m, les localités ayant donné des hybrides sont plus dispersées. L'insuffisance de matériel

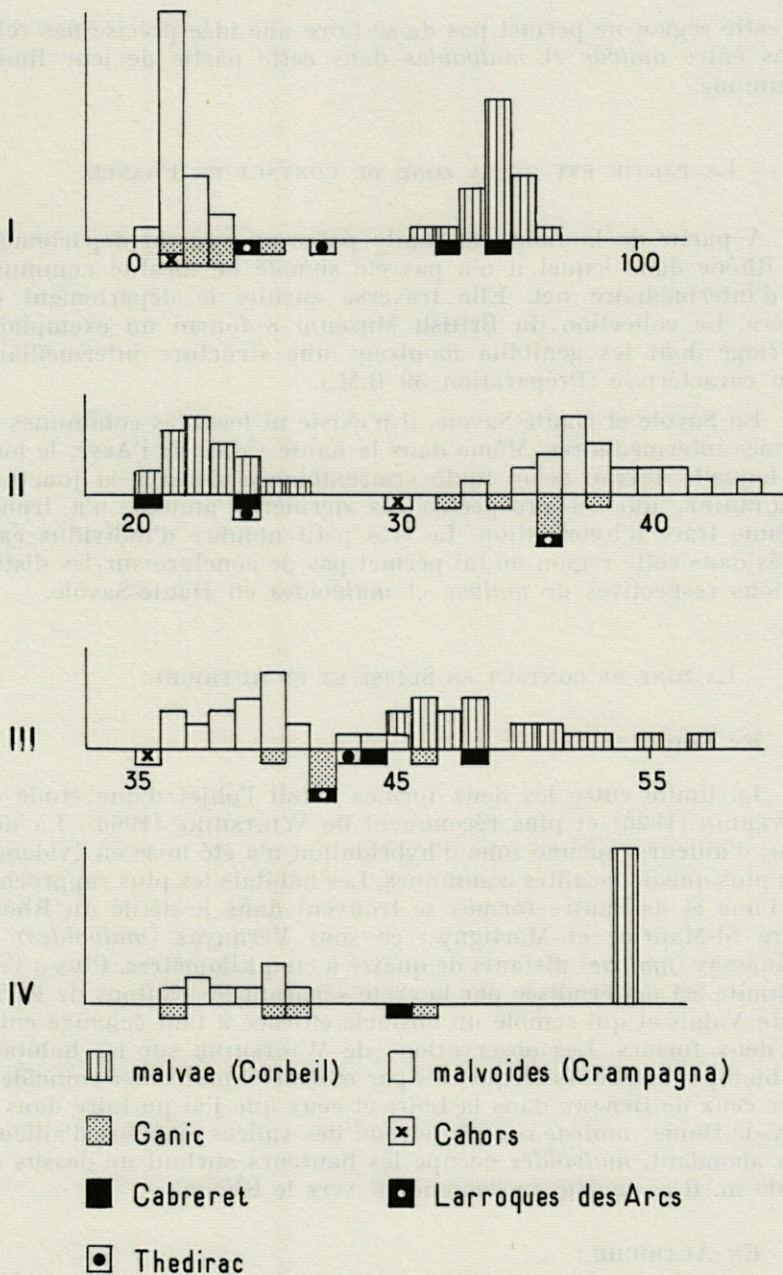


FIG. 21. — Graphique 4. Indices morphométriques des individus du Lot comparés à ceux des populations de référence de *malvae* et de *malvoides*. (Conventions comme pour le graphique 2).

de cette région ne permet pas de se faire une idée précise des relations entre *malvae* et *malvoides* dans cette partie de leur limite commune.

D. — LA PARTIE EST DE LA ZONE DE CONTACT EN FRANCE.

A partir de la Loire, la limite passe au sud du département du Rhône dans lequel il n'a pas été signalé de localité commune ni d'intermédiaire net. Elle traverse ensuite le département de l'Isère. La collection du British Museum a fourni un exemplaire d'Uriage dont les genitalia montrent une structure intermédiaire bien caractérisée (Préparation 39 B.M.).

En Savoie et Haute-Savoie, il n'existe ni localités communes ni formes intermédiaires. Même dans la haute vallée de l'Arve, le long de laquelle devrait selon toute vraisemblance s'opérer la jonction, WILTSHIRE, qui l'a prospectée ces dernières années, n'a trouvé aucune trace d'hybridation. Le très petit nombre d'individus capturés dans cette région ne lui permet pas de conclure sur les distributions respectives de *malvae* et *malvoides* en Haute-Savoie.

E. — LA ZONE DE CONTACT EN SUISSE ET EN AUTRICHE.

EN SUISSE :

La limite entre les deux formes a fait l'objet d'une étude de REVERDIN (1926) et plus récemment de WILTSHIRE (1966). Là non plus, d'ailleurs, aucune zone d'hybridation n'a été mise en évidence, pas plus que de localités communes. Les habitats les plus rapprochés de l'une et de l'autre formes se trouvent dans le défilé du Rhône entre St-Maurice et Martigny : ce sont Vernayaz (*malvoides*) et Epinassay (*malvae*) distants de quatre à cinq kilomètres. Plus à l'est la limite est matérialisée par la crête séparant les cantons de Berne et du Valais et qui semble un obstacle efficace à tout échange entre les deux formes. Les observations de WILTSHIRE sur les habitats, les biotopes respectifs fréquentés par *malvae* et *malvoides* coïncident avec ceux de BERARD dans la Loire et ceux que j'ai pu faire dans le Puy-de-Dôme; *malvae* occupe le fond des vallées où il est d'ailleurs peu abondant, *malvoides* occupe les hauteurs surtout au-dessus de 1 500 m. Il se raréfie en descendant vers le Rhône.

EN AUTRICHE :

KAUFFMANN (1955) a analysé une zone d'hybridation dans la

région d'Innsbrück. La répartition de l'échantillon étudié est la suivante :

Innsbrück	9 <i>malvoides</i>	—	4 <i>malvae</i>	—	1 hybride mâle
Kranebitten ..	2 <i>malvoides</i>	—	3 <i>malvae</i>		
Mulhäü (Innsbrück)	1 <i>malvoides</i>	—	2 <i>malvae</i>		
Hotteingen Alp.	4 <i>malvoides</i>	—		—	1 hybride mâle
Otztal	5 <i>malvoides</i>	—	2 <i>malvae</i>		

Les genitalia hybrides se rapprochent beaucoup du type *malvoides* et ne correspondent vraisemblablement pas à des hybrides de première génération. Par leurs caractères externes ces hybrides seraient plutôt, d'après KAUFFMANN, du type *malvae*. Une femelle de Zirl, dont l'armure est représentée, semble, autant que l'on puisse en juger sur la photographie, correspondre à une structure hybride se rapprochant plus de *malvae* que de *malvoides*.

Enfin ALBERTI (1956) a décrit trois hybrides mâles provenant de Trieste. Par leur uncus profondément fendu, la structure du gnathos et des valves ces individus présentent également des caractères intermédiaires qui en font des hybrides nets.

DISCUSSION

Particularités des formes intermédiaires considérées comme des hybrides.

Un fait assez remarquable et sur lequel il faut insister, est qu'en aucun cas les hybrides ne présentent des caractéristiques uniformément intermédiaires pour tous les éléments de l'armure génitale. Ils se présentent au contraire comme une mosaïque d'éléments de l'une et de l'autre forme et aussi d'éléments dont les caractéristiques sont intermédiaires entre celles des deux parents. L'exemple le plus frappant est celui de l'hybride 1531 de Ternant déjà cité, qui possède le gnathos de *malvae*, les valves de *malvoides*, et un uncus intermédiaire. Il n'est pas douteux qu'une analyse génétique basée sur des hybridations expérimentales donnerait une explication de ces faits et montrerait que certains caractères sont à déterminisme monofactoriel ou du moins sous la dépendance de systèmes comportant un petit nombre de gènes majeurs dominants dans l'une des formes (la forme des valves par exemple), alors que d'autres caractères sont déterminés par un système polygénique banal (comme la bifurcation de l'uncus par exemple). Ces faits ne sont pas isolés,

on les retrouve chez les hybrides de *Carlinae cirsii*; là, le puzzle s'étend aux caractères externes très différents chez les formes parentes. Cette structure en mosaïque des hybrides naturels se rencontre également dans d'autres groupes comme les Diptères (Drosophilides) BOCQUET (communication personnelle).

LE TAUX D'HYBRIDATION.

Le tableau ci-dessous donne la répartition des hybrides observés en France et en Autriche.

Localités	N	<i>malvae</i>		Intermédiaires		<i>malvoïdes</i>		%
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	
Lot								
Cabreret	2	1					1	
Ganic	11	1			1		6	4
Thédirac	1			1				
Puy-de-Dôme								
Environ de Clermont-Fd	22	Clermont-Fd			1			
		Ceyrat	1	3	2	1	4	
		Royat			1		2	
		Berzet			2			
Chatel- Guyon	5	Ch. Plateaux		1		2		
		Ch. Descimon		17	1	3		
Ternant	54	2		35	6	6	5	75 %
Loire	15							
Fraisse		3		3				
Le Bessat				1		4	3	26 %
Mont Pilat				1				
Autriche								
Innsbrück	47	12		2		33		4 %

Les pourcentages indiqués ne reflètent pas la proportion réelle des hybrides, sauf dans le cas de Ternant qui est un échantillon représentatif d'une population locale. Les autres échantillons sont de composition très hétérogène et la précision sur les localités est souvent très insuffisante; les pourcentages indiqués à leur sujet ne donnent qu'une indication approximative, qu'il convient de maintenir à sa juste valeur.

Dans l'ensemble la proportion d'hybrides est nettement plus élevée en France qu'en Autriche. Il est possible que KAUFFMANN n'ait considéré comme hybrides que les intermédiaires les plus caractérisés et qu'il ait rangé dans l'une ou l'autre des deux espèces les hybrides résultant des croisements en retour, avec les formes parentales.

La composition de la population de Ternant est assez singulière, elle ne correspond certainement pas à un brassage intense des deux formes, mais évoque plutôt une contamination d'une population *malvoides* par quelques individus *malvae* (vraisemblablement par des mâles d'ailleurs). Il serait intéressant de préciser les modalités d'immigration de *malvae* dans cette population. Est-elle constante, si oui quel en est le taux ? Dans ce cas, peut-on expliquer la composition actuelle de la population ? Est-elle en équilibre stable ? Sinon dans quel sens évolue-t-elle ? En supposant une immigration régulière, unidirectionnelle, même faible, on doit aboutir au remplacement progressif de *malvoides* par *malvae*. La comparaison des échantillons de Châtelguyon évoque un phénomène de ce genre. Bien qu'il faille se garder de tirer des conclusions hâtives d'aussi petits effectifs, on doit se rendre à l'évidence que *malvoides* rencontré deux fois sur cinq en 1948, n'est plus représenté dans un échantillon de 23 individus capturés en 1965. L'hypothèse du recul de *malvoides* devant *malvae* serait à vérifier; entreprise délicate, voire impossible, compte-tenu de la distribution extrêmement dispersée, même sporadique des individus. Dans bien des cas, il est difficile d'assimiler un tel peuplement à une population, au sens « d'unité panmictique de reproduction ».

STATUT TAXONOMIQUE DE *malvae* ET *malvoides*.

La difficulté reste grande lorsqu'il s'agit de définir les rapports taxonomiques exacts entre *malvae* et *malvoides*.

Nous avons vu qu'elles diffèrent par :

- des caractères morphologiques;
- leurs exigences écologiques;
- leurs caractéristiques biologiques (nombre de générations).

Chacun de ces points peut être un facteur d'isolement efficace. Les différences morphologiques, bien que très importantes, ne sont pas suffisantes pour entraîner une incompatibilité parentale. Cependant selon LORKOVIC (communication personnelle) les croisements ne seraient possibles que dans un seul sens. Les tentatives d'accouplement forcé qu'il a faites ont réussi entre individus appartenant à la même catégorie taxonomique, mais ont été sans succès entre femelles *malvoides* et mâles *malvae*. Le croisement réciproque n'a

pas été tenté, mais serait, d'après lui, réalisable. Les essais de croisement que j'ai faits, dans des conditions semi-naturelles, entre femelles *malvoides* et mâles *malvae* ont été positifs, au moins dans un cas, car une femelle a montré, à la dissection, un spermatophore dans la bourse copulatrice; elle n'a malheureusement pas pondu. Il est fort probable que les croisements naturels à Ternant se font également dans ce sens. Les immigrants *malvae* sont des mâles que l'on retrouve dans la population alors que toutes les femelles sont *malvoides* ou hybrides.

Les différences écologiques sont assez sensibles et constituent peut-être le facteur d'isolement le plus efficace dans les régions qui n'ont pas été trop perturbées par l'action humaine. Le déboisement, le développement des cultures, le reboisement en résineux, l'extension des zones urbaines, ont profondément perturbé les conditions naturelles et sont à l'origine de biotopes nouveaux, comme certaines friches, qui peuvent convenir aussi bien à *malvae* qu'à *malvoides*. Dans ces habitats, où la densité de population est souvent extrêmement faible, le comportement respectif des deux espèces est perturbé. C'est dans de tels biotopes, comme ceux entourant la ville de Clermont-Ferrand, que l'on rencontre les petits échantillons très hétérogènes. Une autre conséquence de la raréfaction, en Limagne, des « niches écologiques » de *malvae* est que ce dernier a tendance à se réfugier dans les hauteurs, ce qui explique ainsi la contamination des populations de *malvoides* en altitude.

Les différences biologiques, relatives au nombre de générations, sont, comme nous l'avons vu, efficaces, bien qu'incomplètement, en plaine, mais n'existent plus dans les régions montagneuses où *malvoides* est monovoltine.

La situation relative de *malvae* et *malvoides* est différente de ce qui a pu être observé chez d'autres espèces de Lépidoptères d'Europe occidentale par BOURGOGNE (1953) chez *Melitaea*, et par PETERSEN (1955) chez *Pieris*.

Dans le cas du couple *Melitaea-athalia* et *M. helvetica*, étudié par BOURGOGNE, les deux formes se comportent comme des sous-espèces « indépendantes » au sens d'HUXLEY, qui s'hybrident très largement le long de la zone de contact, donnant naissance à des populations hybrides à caractéristiques entièrement intermédiaires entre les formes pures. La zone de contact est très large; entre les sous-espèces pures s'étend une zone formée d'une bande médiane, à hybridation forte, dont la largeur varie de 20 à 130 km, bordée de chaque côté par une zone de faible hybridation; c'est un cas classique d'intergradation secondaire (MAYR, 1942).

Chez *malvae*, par contre, la zone d'hybridation est très étroite et ne dépasse pas au maximum une dizaine de kilomètres en largeur,

elle ne montre d'ailleurs jamais de zone médiane à forte hybridation. Les formes hybrides se rencontrent toujours soit à l'état sporadique soit dans une population dont les caractéristiques générales se rapprochent de l'une ou l'autre forme. Je n'ai jamais observé d'échantillons de population réellement mixtes. La zone de contact se présente comme une intrication des deux formes avec « contamination » de populations de l'une par quelques individus de l'autre ? On serait donc en présence d'une zone « d'introgression secondaire » (ANDERSON, 1949).

PETERSEN (1955) a analysé un cas un peu particulier de spéciation entre *Pieris (napi) bryoniae* et *Pieris (napi) napi*; ces deux entités se comportent comme deux sous espèces parfaitement interfertiles dans une partie de leur zone de contact donnant naissance à des populations hybrides; mais se comportent comme deux espèces distinctes dans une autre partie (Alpes) où elles sont interstériles. PETERSEN a montré que cette interstérilité était due à la mortalité des chenilles hybrides à un stade jeune, les conditions locales dans les Alpes ne leur convenant pas. Les éléments d'isolement ne proviennent pas d'incompatibilités parentales, mais de la mortalité des hybrides.

En résumé, *malvae* et *malvoides* peuvent être considérés comme des espèces distinctes qui normalement sont séparées par des barrières à la reproduction d'ordre écologique et parfois biologique, mais entre lesquelles il n'existe pas d'incompatibilités morphologique et génétique. Elles peuvent, dans des conditions particulières, bien qu'assez fréquentes le long de leur ligne de contact, donner naissance à des hybrides naturels, eux-mêmes féconds. Cette situation se rapproche de celle observée chez de petits Crustacés marins littoraux, les *Jaera*, BOCQUET (1953) dont plusieurs espèces vivent côte-à-côte le long des rivages bretons et ne se croisent jamais dans la nature, sauf deux d'entre elles qui présentent une population hybride exceptionnelle à Luc-sur-Mer. Toutes les tentatives de croisement expérimental ont été efficaces avec un rendement plus ou moins grand, suivant les couples d'espèces utilisés. Cet ensemble d'espèces est regroupé dans la super-espèce *Jeara albifrons* Leach (*marina*). Ici la notion de super-espèce est celle de MAYR (1931) c'est-à-dire un groupe monophylétique d'espèces vicariantes.

Déjà SICHEL (1962), après avoir conclu au statut spécifique des quatre formes du groupe *malvae*, les réunissait en une super-espèce. En ne prenant en considération que les deux formes d'Europe occidentale, on peut adopter la même position en faisant remarquer toutefois que les points d'introgression sont relativement nombreux et que l'on n'est pas là en présence d'un cas vraiment typique. Il est prudent de ne pas prendre une position catégorique quant au statut

des formes orientales : *melotis*, *ponticus* et *asiaeclara*. Cette dernière peut être considérée comme une troisième espèce de la super-espèce, dans la mesure où l'on admet actuellement que les formes extrêmes d'un cline géographique très étendu, entre lesquelles tout échange génétique est nul, sont en fait de « bonnes espèces ». Nos connaissances des caractéristiques écologiques et biologiques de *melotis* et *ponticus*, de leurs rapports mutuels et avec *malvae* sont encore insuffisantes; les populations des zones de contact sont totalement inconnues. Nous ne pouvons donc pas actuellement décider de leur place exacte dans la super-espèce *Pyrgus malvae* L.

RÉSUMÉ

Ce travail a été entrepris dans le but de préciser les rapports taxonomiques entre *Pyrgus malvae* et *P. malvoides*. La comparaison des populations de la zone de contact avec les populations pures nous a conduit à préciser les différences morphologiques, biométriques et biologiques, à analyser les rapports biogéographiques, à rechercher les facteurs d'isolement entre les deux formes.

Les différences morphologiques portent essentiellement sur les génitalia, les deux espèces étant indistingables d'après les seuls caractères externes. Trois indices morphométriques relatifs aux genitalia mâles permettent une très bonne discrimination des formes pures et la mise en évidence dans les populations de la zone de contact de formes intermédiaires considérées comme des hybrides. Ces derniers montrent une structure en mosaïque, formée de la juxtaposition de caractères propres à chacune des formes parentes et de caractères intermédiaires. La définition et la description des formes hybrides femelles a nécessité une analyse plus détaillée de la plaque sous-génitale.

Les rapports biogéographiques entre *malvae* et *malvoides* montrent une situation particulière. Dans l'ensemble de l'aire de répartition, la séparation se fait en fonction de la latitude : *malvae* occupe la partie nord, plus froide, et n'a qu'une seule génération par an; *malvoides* occupe la partie sud, plus chaude, et possède deux générations par an. Mais, sur une bonne partie de sa longueur, la ligne de contact traverse des zones montagneuses dans lesquelles la séparation se fait en fonction de l'altitude; *malvoides* occupe dans ce cas les sommets, plus froids, et n'a plus qu'une génération annuelle.

Les facteurs d'isolement entre les deux espèces ne sont pas dus à des incompatibilités morphologiques ou génétiques puisqu'il

existe des hybrides naturels féconds mais sont surtout d'ordre écologique. *P. malvae* et *malvoides* ne fréquentent pas les mêmes biotopes; de plus en plaine, le décalage entre la génération de *malvae* et les deux générations de *malvoides* est un autre facteur d'isolement qui n'existe pas en montagne.

La perturbation des conditions naturelles par l'action humaine contribue à faire tomber, en partie, les barrières écologiques, favorisant en de nombreux points l'introgession de *malvae* dans des populations de *malvoides*. Au nord du Massif Central, la proportion d'hybrides varie, suivant les localités de 10 à 75 %.

Les différences morphologiques biologiques, écologiques, sont assez importantes, malgré des zones d'introgession réduites et localisées, pour considérer *malvae* et *malvoides* comme deux espèces distinctes, monophylétiques et vicariantes, ce qui permet de les réunir en une « super species », au sens de MAYR (1931).

SUMMARY

The purpose of this work is to define more accurately the taxonomic relations between *Pyrgus malvae* and *P. malvoides*.

Comparing the populations of the contact zone with the typical populations, we have been lead to define the morphological, biometrical, biological differences, to analyze the biogeographic relations, to look for the isolating factors between the two species.

Morphological differences affect essentially the genitalia, the two species having the same external characters. Three morphometric indexes for male genitalia provide a good discrimination from typical populations and give evidence of intermediate forms, in the contact zone, which are probably hybrids. These forms show a mosaic structure with parental characters and intermediate characters. A detailed analysis of the genital plate is necessary for the definition and description of hybrid females.

Biogeographical relations between *malvae* and *malvoides* are a special case. In the general area of occurrence, the segregation depends on the latitude : *malvae* is found in the north (colder part) and breeds once a year. *Malvoides* is found in the south (warmer part) and breeds twice a year. But an important section of the contact line passes through mountains where the segregation depends on the altitude : *malvoides* is then found near the summits, which are colder and breeds only once a year. The occurrence of natural and fecond hybrids demonstrate that the isolation of the

two species is not due to morphologic or genetical incompatibility, but is of ecological order. *P. malvae* and *malvoides* do not occur in the same biotopes; moreover, in flat country, the shift between the single generation of *malvae* and the two generations of *malvoides* is another factor of isolation which does not appear on the mountain.

Disturbance of natural conditions by man leads to some deletion of the ecological barriers making easier the infiltration of *malvae* into the *malvoides* populations. In the north of the Massif Central, the hybrid proportion varies from 10 to 75 % among different spots.

Morphological, biological and ecological differences are important enough, in spite of some reduced and well localized introgressive zones to allow us to consider *malvae* and *malvoides* as two distinct species monophyletic and vicariant and to join them together in a « super species » according to MAYR's definition.

ZUSAMMENFASSUNG

Die taxonomische Verwandtschaft zwischen *Pyrgus malvae* und *P. malvoides* wird in dieser Arbeit durch Vergleich von reinen und marginalen Populationen untersucht.

Die Unterschiede in der Morphologie, in der Ökologie und in der Biologie beider Formen rechtfertigen ihre artliche Trennung und ihren Zusammenschluss in einer « Superspecies » im Sinne MAYRS (1931).

Beide Arten sind morphologisch nur durch ihre Genitalien zu unterscheiden. Drei morphometrische Richtpunkte der männlichen Geschlechtsorgane gestatten ein genaues Auseinanderhalten der reinen Formen und haben das Vorhandensein von Hybriden in den Kontaktzonen zwischen den Populationen bewiesen.

Die Isolierungsfaktoren liegen, da sich beide Arten kreuzen, nicht auf genetischer, sondern auf oekologischer Ebene. *P. malvae* bewohnt die kälteren Zonen und hat nur eine Generation im Jahr, *P. malvoides* bewohnt die wärmeren Zonen und hat zwei jährliche Generationen. Ein weiterer Trennungsfaktor liegt darin, dass in der Ebene die einzige Generation von *P. malvae* mit den zwei Generation von *P. malvoides* zeitlich nicht zusammenfällt.

Diese Arbeit wurde mit dem Ziel unternommen, die genaue Beziehung der Gesetzes-Einteilung zwischen *Pyrgus malvae* und *P. malvoides* zu präzisieren. Der Vergleich der Bevölkerung der Kontakt-Zonen mit der reinen Bevölkerung hat uns gelehrt um die

morphologischen, biometrischen und biologischen Verschiedenheiten zu präzisieren.

Die morphologischen Verschiedenheiten sind hauptsächlich an den Genitalien erkennbar. Die zwei Gattungen sind nicht nach den äusserlichen Kennzeichen unterscheidbar. Drei morphologische Merkmale bezüglich der männlichen Genitalien erlauben eine gute Unterscheidung der reinen Formen, und bei genauer Betrachtung der Bevölkerung der Kontakt-Zone, zwischenliegende Formen, welche als Hybride bezeichnet werden. Die Letzteren zeigen eine Mosaik-Struktur, von einer Nebeneinanderstellung der eigenen Charaktere geformt, von der jede eine ähnliche Form und zwischenliegende Charaktere hat. Die Erklärung und Beschreibung der weiblichen Hybriden - Formen benötigen eine genauere Analyse der unteren Genital-Platte.

Die Biographischen Beziehungen zwischen *malvae* und *malvoides* zeigen eine besondere Stellung. Die gesamte Fläche wird aufgeteilt und die Trennung erfolgt nach Breiten: *malvae* besetzt die kältere nördliche Hälfte und hat nur eine Zeugung im Jahr. *Malvoides* nimmt die wärmere südliche Hälfte und kennt zwei Zeugungen im Jahr. Während einer langen Strecke durchquert die Berührungslinie Gebirge, in welchen die Trennung nach Höhe erfolgt; In diesem Falle besetzt *malvoides* die kälteren Gipfel und hat nur eine jährliche Zeugung.

Die Abgeschiedenheits-Faktoren zwischen den beiden Gattungen rühren nicht von den morphologischen oder genetischen Unverträglichkeiten her, da natürliche fruchtbare Hybride existieren, welche aber hauptsächlich ökologisch sind. *P. malvae* und *malvoides* besuchen nicht dieselben Biotopen; mehr noch in der Ebene ist die Verschiebung zwischen der Zeugung des *malvae* und den beiden Zeugungen des *malvoides* ein anderer Faktor der Abgeschiedenheit, welcher in den Bergen nicht existiert.

Die Störung der natürlichen Eigenschaften durch menschliches Eingreifen trägt dazu bei, die ökologischen Barrieren fallen zu lassen und begünstigt in mehreren Punkten die Hybridation, in verkleinerten gemeinschaftlichen Zonen des *malvae* in der Bevölkerung der *malvoides*.

Im Norden des Massif Central verändert sich das Verhalten der Hybriden nach Ortlichkeiten von 10 bis 75 %.

Die morphologischen, biologischen und ökologischen Verschiedenheiten sind wichtig, trotz der verkleinerten und lokalisierten gemeinschaftlichen Zonen, um *malvae* und *malvoides* als zwei unterschiedliche Gattungen des gleichen Geschlechtes und zweier geographisch nebeneinanderliegende Zonen, zu betrachten, welches erlaubt, sie in einen « Super Specie » zu vereinigen, im Sinne von MAYR (1931).

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERTI, B.W., 1952. Wie Zeit. geht *Pyrgus malvoides*. Elw. Edw. im inntal abwärts. *Ent. Z. Stuttgart* : 61.
- ALBERTI, B.W., 1956. Zur Frage Bastard Beldung zwischen *Pyrgus malvae* und *malvoides* Elw. Edw. *Zeit. Weiner Eert. ges.*, 41.
- BERNARDI, G., 1957. Contribution à l'étude des catégories taxonomiques. II. Les règles internationales de la nomenclature zoologique et la notation des catégories taxonomiques. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 62 : 224-249.
- BERNARDI, G., 1957. Catégories ou concepts taxonomiques exprimant des cas remarquables de spéciation. *Cah. Syst. théorique*, 1.
- BOCQUET, C., 1953. Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. *Arch. Zool. exp. gén.*, 90 (4) : 187-450.
- BOURGOGNE, J., 1953. *Melitaea athalia athalia* Rott. et *Melitaea helvetica* Ruhl (*pseudoathalia* Rev.) en France. Etude biogéographique. *Annls Soc. ent. Fr.*, 72 : 131-176.
- EVANS, Brigadier W.H., 1949. A catalogue of the Hesperiidæ from Europe, Asia and Australia in the British Museum. London.
- GUILLAUMIN, M., 1962. Etude des formes intermédiaires entre *Pyrgus malvae* L. et *P. malvoides* Elw. Edw. (Lep. Hesperiidæ). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 67 : 166-173.
- GUILLAUMIN, M., 1963. Les hybrides naturels de *Pyrgus carlinae* Rbr. et *P. cirsii* Rbr. (Lep. Hesperiidæ). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 88 (5-6) : 600-603.
- GUILLAUMIN, M., 1964. Les espèces françaises du genre *Pyrgus* Hubner avec clé de détermination d'après l'armure génitale des mâles. *Alexanor*, III.
- GUILLAUMIN, M., 1966. Détermination des femelles du genre *Pyrgus* (espèces françaises) d'après les caractéristiques de leurs genitalia. *Alexanor*, 4 : 293-302.
- KAUFFMANN, G., 1954. Beobachtung über die ersten Stände einiger alpiner Pyrginae. *Zeit. Wiener Ent. Gesel.*, 39 : 23-28.
- KAUFFMANN, G., 1954-1955. Nochmals über *Pyrgus malvae* und *malvoides* Elw. und Edw. in Nordtirol (Lep. Hesp.), genital anatomische Beiträge. *Mitt. münch ent. Ges.*, 44-45 : 479-485.
- LAMOTTE, M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, supplément 35 : 1-239.
- PETERSEN, B., 1955. Geographische Variation von *Pieris (napi) bryoniae* durch Bastardierung mit *Pieris napi*. *Zool. Bidr, Ups.*
- PICARD, J., 1948. *Pyrgus (pyrgus) malvae* L. *Revue fr. Lépidopt.*, 11 : 272-283.

- PICARD, J., 1950. Nouvelles notes sur *Pyrgus malvae* L. *Revue fr. Lépidopt.* 12 : 241-245.
- PRÖSE, H., 1955. Ein Betrachtung zum *Pyrgus malvae malvoides* Problem. abs. Beispiel taxonomischer Grenzfälle. *Lep. Hesp. Dt. ent. Z. NF*, 2 : 185-190.
- REVERDIN, J.L., 1926. *Hesperia malvae* L. ou *Hesperia malvoides* Elw. Edw. dans le canton des Grisons. *Schweiz. Ent. Anz.*, 5 Jahrg.
- SAUTER, 1964. Tabellen zur Bestimmung schweizerischer Hesperiid. *Mitt. ent. Ges. Basel*, 14 : 139-151.
- SICHEL, G., 1961. Sottospecie di *Pyrgus malvoides* Elw. Edw. (Lep. HesperIIDae) in Italia. *Boll. Zool.*, 28 (1) : 39-45.
- SICHEL, G., 1962. Contributo alla conoscenza del genere *Pyrgus* « La specie del gruppo *malvae* », con particolare riguardo alla loro origine e evoluzione. *Ann. Inst. Mus. Zool. Napoli*, (3).
- SICHEL, G., 1962. Il differenziamento subspecifico di *Pyrgus malvoides* Elw. Edw. nel suo areale. *Boll. Soc. ent. Ital.*, 92.
- VERITY, R., 1951. Les variations géographiques et saisonnières des papillons diurnes de France. *Revue fr. Lépidopt.* I : 1-200.
- WARREN, B.C.S., 1926. Monography of the tribe HesperIIDi (European species). (Lep. Hesp.). *Trans. R. ent. Soc. London* : 74, 1-170.
- WARREN, B.C.S., 1957. Hitherto overlooked anatomical data concerning the genital structure in the Rhopalocera. *Trans. R. ent. Soc. London*, 109 (12) : 361-377.
- WARREN, B.C.S., 1966. *Pyrgus malvae asiaeclara*, Verity. *Entomol. Rec.*, 78 : 173-174.
- WILTSHIRE, E.P. et E. de Bros, 1966. *Pyrgus malvae* L. et *malvoides* Elw. Edw. *Mitt. ent. Ges. Basel*, 16 (4-6) : 110-120.

Reçu le 3 février 1970.

UNE SOUS-FAMILLE NOUVELLE DE POISSONS CHARACOÏDES SUD-AMÉRICAINS : LES GEISLERIINAE

par J. GÉRY (1)

C.N.R.S., Station biologique, 24 - Les Eyzies

INTRODUCTION

On sait que le sous-ordre des Characoidei (Pisces, Cypriniformes) est remarquable par la diversité morphologique de ses lignées : elles ont acquis, au cours d'une évolution probablement longue et par moments explosive, la presque totalité des types adaptatifs observables chez les autres Téléostéens actinoptérygiens. Il n'est pas exceptionnel de rencontrer, par exemple, des genres comme *Grundulus* ou *Poecilocharax* qui convergent si bien vers les Cyprinodontes qu'ils ont perdu, entre autres, la nageoire adipeuse qui est un des bons critères characoïdes.

Le Poisson dont la description fait l'objet de cette note est peut-être l'exemple le plus impressionnant d'une telle convergence, et sa morphologie paraît si profondément poecilioïde qu'il est difficile, même après un examen approfondi, de se convaincre qu'il s'agit d'un Ostariophysaire. Seule l'étude radiologique permet de découvrir sa véritable filiation, masquée par des structures externes totalement aberrantes dans le groupe.

(1) Contribution N° 57 à l'étude des Poissons characoïdes.

Geisleria gen. nov. (2)
Espèce-type *Geisleria junki* sp. nov.

Aspect cyprinodontoïde, mais la tête non recouverte d'écaillés et la bouche terminale; nageoire dorsale longue, insérée en avant du milieu du corps; pas de nageoire adipeuse; nageoire anale courte et postérieure. Ligne latérale incomplète. Pas de pseudo-tympan.

Tête relativement courte, sans fontanelle ni foramen frontal; narines non tubulaires, un peu écartées l'une de l'autre; série circulo-orbitaire très réduite ou peut-être même totalement absente; dents petites, coniques, bisériées aux deux mâchoires; maxillaire court, probablement denté; membrane branchiostège non adhérente à l'isthme.

Appareil de Weber apparemment typique d'un Ostariophyse (mal visible sur les radiographies); complexe urophore (fig. 3) et formule des rayons de la nageoire caudale, bien typiques d'un Characoïde.

Ce genre présente les plus grandes affinités morphologiques avec *Elachocharax* et peut être classé provisoirement parmi les Characidiidae (voir discussion).

Geisleria junki sp. nov. (3) (fig. 2)

Holotype : 23,5 mm de longueur standard, environ 30 mm de longueur totale, récolté dans le rio Novo, affluent du rio Jamari à environ 45 km à l'est de Porto Velho sur le rio Madeira, Territorio Guaporé, Brésil (fig. 1), par R. GEISLER et W. JUNK, 18.10.1967. *Locus typicus* : 63° 30' long. ouest, 8°46' lat. sud. N° G. 0624.

Description (voir tableau pour le détail des proportions en % de la longueur standard — L.S. — et en % de la longueur de la tête — T —. Les mesures ont été prises au micromètre oculaire, et les proportions contrôlées sur les radiographies).

L'allure générale est celle d'un Cyprinodonte, en raison de la forme du corps, de la nageoire dorsale allongée, de la caudale peu échancrée, de la courte anale et de l'absence d'adipeuse.

Le corps est modérément allongé, la hauteur au niveau de la dorsale comprise 3,6 fois dans la L.S., et modérément comprimé, l'épaisseur environ 1,85 fois dans la hauteur, au même niveau. Le pédicule caudal est court et relativement comprimé, sa hauteur 1,3 dans sa longueur. Le profil dorsal est presque droit, le profil ventral plus convexe, le dos et l'abdomen non anguleux.

(2) En l'honneur du récolteur de cette intéressante forme, mon ami le Dr. Rolf GEISLER, de Freiburg in Brisgau, République fédérale allemande.

(3) Pour le Dr. Wolfgang JUNK, qui a récolté l'espèce avec R. GEISLER.

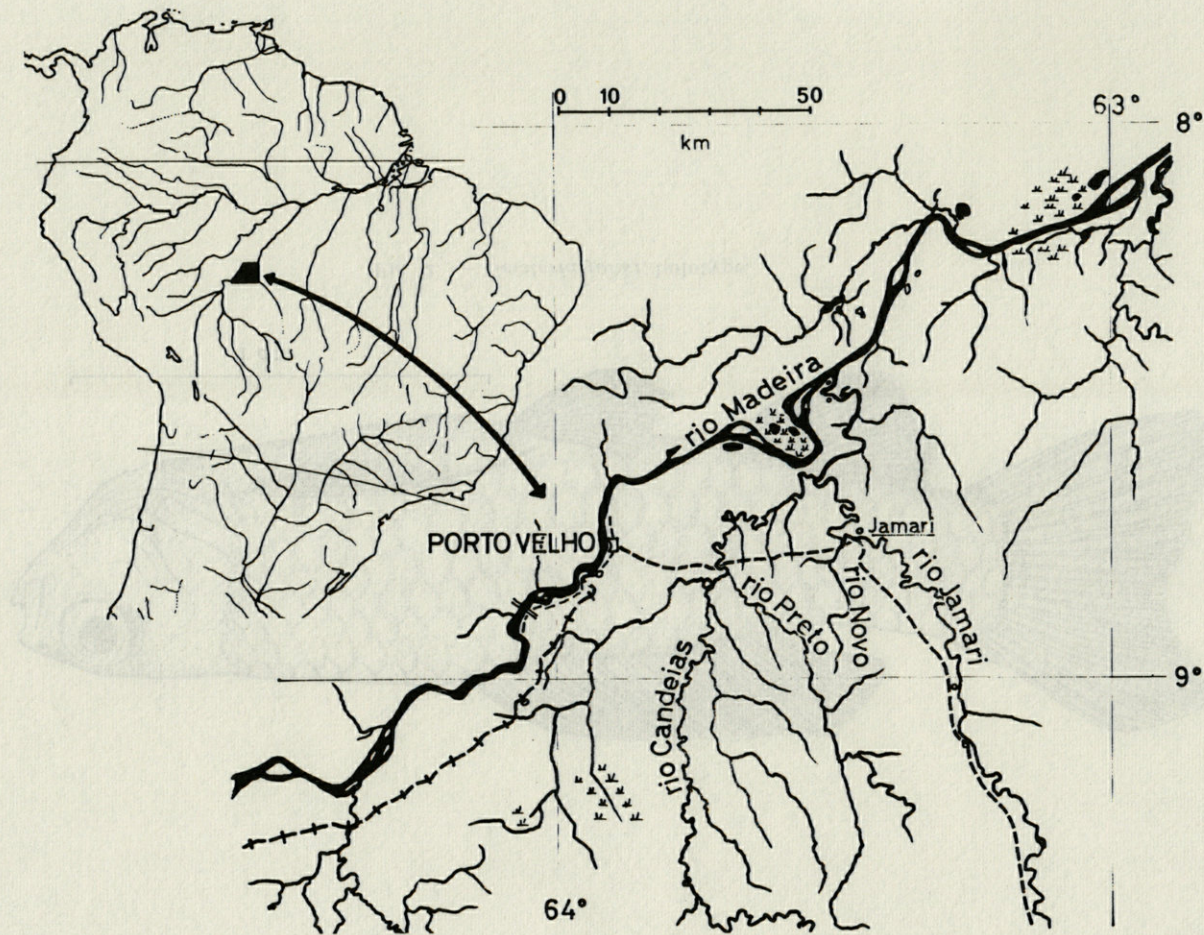


FIG. 1. — Carte demi-schématique de la région de Porto Velho au Brésil (d'après la carte aéronautique de l'Amérique du Sud au millionième).

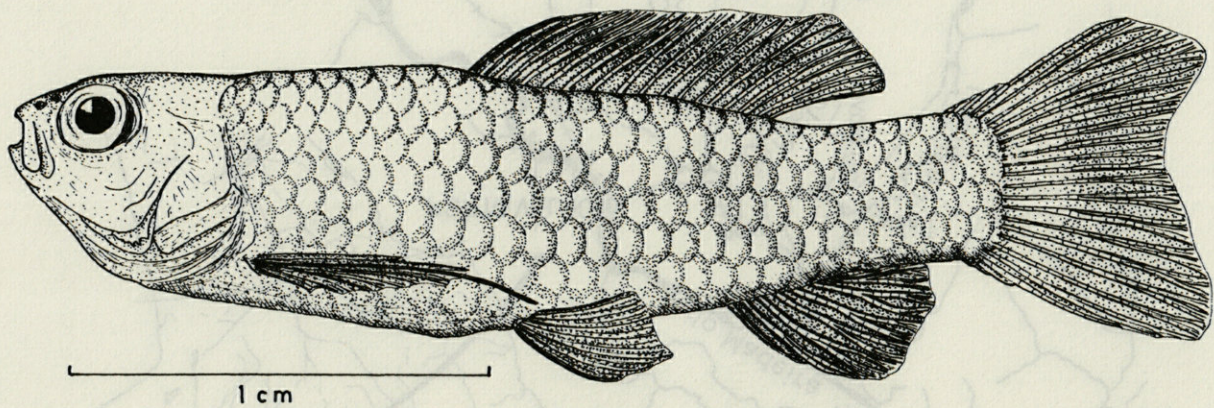


FIG. 2. — *Geisleria junki*, holotype.

Nageoire dorsale longue, sa base 3,2 dans la L.S., insérée en avant du milieu du corps, et la distance museau-dorsale près de 1,15 dans la distance dorsale-caudale; elle est relativement basse, sans lobe antérieur; 3 rayons simples suivis de 16 rayons ramifiés (18 ptérygiophores). *Nageoire adipeuse absente*. Nageoire anale très courte et postérieure, insérée approximativement au-dessous du niveau du 12^e rayon dorsal ramifié, son bord arrondi, sans lobe antérieur marqué; 2 rayons simples (le premier très rudimentaire), suivis de 6 rayons ramifiés, le dernier double jusqu'à sa base (6 ptérygiophores); pas de crochets sexuels visibles sur les rayons. Nageoires pectorales insérées relativement haut, étroites et longues, le troisième rayon simple, filamenteux, dépassant l'origine des ventrales et aussi long que la tête; 3 ou 4 rayons simples, suivis de 2-4 rayons ramifiés, et à nouveau de 1 ou 2 rayons simples (total 8 rayons). Nageoires ventrales insérées bas, au milieu ou légèrement en arrière du milieu du corps, approximativement au-dessous du niveau du 1^{er} ou du 2^e rayon dorsal ramifié, courtes, n'atteignant pas l'origine de l'anale; pas de crochets visibles; 2 rayons simples, suivis de 6 rayons ramifiés, le dernier double jusqu'à sa base (total 8 rayons). Nageoire caudale au bord fortement concave, mais relativement peu fourchue par rapport à la plupart des Characoïdes connus; les deux faibles lobes paraissent sensiblement égaux, encore que le lobe supérieur soit légèrement tronqué chez l'unique exemplaire présent; pas de crochets visibles, ni de glande caudale, ni de lobe supplémentaire; dorsalement 1 rayon simple, marginal, et 9 rayons ramifiés; ventralement 8 rayons ramifiés et un rayon simple marginal; les radiographies (4) permettent de préciser le nombre des rayons accessoires (« procurrents ») : ils sont au nombre de 7 en haut et de 6 en bas; formule de la caudale vii, 1,9/8,1, vi : cette formule est bien caractéristique des Characoïdei; il n'y a pas de « rayons » interhémaux.

Le complexe urophore (fig. 3), bien visible sur les radiographies, semble lui aussi tout-à-fait caractéristique de ce groupe; il est « acentral pleurostylaire » suivant la classification de T. MONOD (1968). Six hypuraux non fusionnés; 2 épuraux, et probablement un urodermal, difficile à distinguer du pleurostyle (« urostyle » auct.). On compte 32 vertèbres, y compris les 3 vertèbres coalescentes du début, et la demi-vertèbre terminale (centrum pré-ural I).

L'écaille est apparemment du type Cheirodontinae. Ligne latérale incomplète; 30 écailles en série longitudinale, dont 7 perforées;

(4) Les Drs. G. KREFFT et W. BORN, radiologues, ont bien voulu procéder, à la demande de R. GEISLER, à la radiographie (délicate chez ce très petit spécimen), et ce de manière indépendante. Qu'ils soient ici l'un et l'autre très vivement remerciés. Comme souvent (cf. KIENER et al., 1970), les clichés peuvent être exploités scientifiquement, mais leur qualité baisserait considérablement à l'impression, qui n'a pas été envisagée ici pour cette raison.

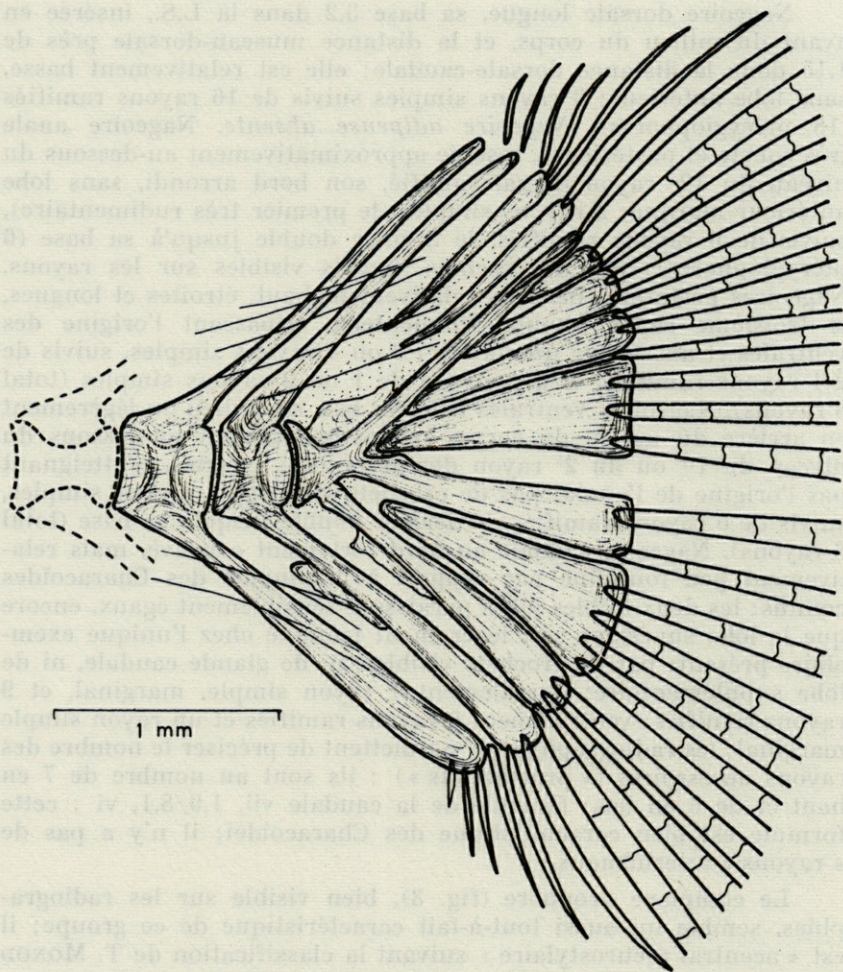


FIG. 3. — Complexe urophore de *Geisleria junki*.

8 1/2 entre dorsale et ventrale; 10 entre occiput et dorsale, la rangée prédorsale régulière et complète; 8 entre dorsale et caudale. L'isthme est nu tout à fait en avant de la poitrine, une écaille médiane faisant défaut; environ 8 écailles entre l'origine des pectorales et celle des ventrales, et 8 écailles entre l'origine des ventrales et l'anale; 14 écailles circumpédiculaires. Bases des nageoires dorsale, anale et caudale non recouvertes d'écailles. Pas de pseudotympan (hiatus huméral) visible.

La tête est courte, environ 3,45 dans la L.S. (membrane branchiostège non comprise), environ 1 fois $1/3$ plus longue que large à la hauteur des opercules, et à peine plus haute que large; le profil dorsal céphalique est presque droit, un peu déprimé en avant des yeux, le processus occipital court, Il n'y a apparemment pas de fontanelle, ni de foramen frontal pair (comme chez les Crenuchidae). L'espace interorbitaire est étroit, compris environ 4,75 fois dans la longueur de la tête. Les narines sont écartées, séparées par un petit pont cutané, non tubulaires. Le museau et le maxillaire sont courts, compris (en projection) environ 5 fois $1/2$ dans la longueur de la tête et le maxillaire, bouche fermée, n'atteint pas le niveau de la pupille. La bouche est sensiblement terminale. L'œil, dépourvu de paupière adipeuse, est grand, son diamètre compris environ 3,7 fois dans la longueur de la tête. Aucun circumorbitaire n'est visible.

Autant qu'on puisse en juger à l'examen direct, sans préparation qui risquerait d'endommager le spécimen, les dents sont toutes coniques aiguës, et bisériées à la mâchoire supérieure comme à la mâchoire inférieure. Au prémaxillaire, apparemment 13 dents externes et 9 ou 10 dents internes (qui ne paraissent pas être des dents de remplacement), de chaque côté. Le maxillaire est probablement denté et, d'un côté au moins, on croit pouvoir distinguer, au fort grossissement, 3 dents minuscules près de la jonction maxillaire-prémaxillaire. Le dentaire est armé d'une quinzaine de dents externes, et d'une rangée au moins aussi importante par le nombre (17 ?) de dents internes. La structure de la mandibule, observable sur les radiographies, est assez comparable à celle de *Elachocharax* (cf. GÉRY, 1965, fig. 8), avec un angulaire relativement long; il n'y a pas de grand foramen antérieur comme chez *Spintherobolus* (voir discussion). Des dents ptérygoïdiennes n'ont pas été observées. Probablement 4 rayons branchiostèges. La membrane branchiostège n'est pas adhérente à l'isthme. 12 petites branchiospines sur le premier arc, non rudimentaires, dont 5 ou 6 en haut et 6 ou 7 en bas.

La coloration de l'espèce n'est pas connue *in vivo*. Après fixation en eau formolée à 10 %, puis conservation en alcool éthylique à 70°, la livrée est comme suit : corps jaune pâle; toutes les nageoires très foncées, brun-foncé ou noir, les membranes interradiaires étant fortement pigmentées. Il n'y a apparemment aucune marque sur le corps (humérale, caudale, longitudinale, etc.), ni aucun dessin sur les nageoires. Sous la loupe binoculaire, toutes les écailles sont bordées de chromatophores.

Milieu :

Le récolteur, R. GEISLER, a rassemblé les éléments suivants sur le biotope de *Geisleria junki* nov. gen. sp.

Le rio Novo est un ruisseau situé entre les rios Candeias et Jamari, sur la route qui mène à Jamari-Ariquemés, à 45 km environ à l'est de Porto Velho/Rondonia.

En plein dans la saison dite sèche, qui va de mai à novembre, le débit était d'environ 100 l/sec. Le ruisseau est large de 3 à 5 m et son lit est formé de sable fin. L'unique exemplaire de *Geisleria* a été capturé près de la rive entre des branches mortes, là où s'est formée une accumulation de bois morts en raison du rétrécissement dû au pont, d'où une multitude de petites cascades et de zones stagnantes. Il vivait en compagnie de nombreux jeunes de *Farlowella* sp. (Fam. Loricariidae). Peu d'espèces characoïdes associées ont été remarquées : des *Nannostomus* et de nombreux *Leporinus* (non récoltés) dans le lit du ruisseau. En revanche, la faune de Siluroïdes semble riche, notamment dans les genres *Ancistrus* et *Otocinclus*.

Au point de vue limnochimique, la région de Porto Velho est très spéciale, car elle est une zone de transition entre les terrains tertiaires du Bassin amazonien central, et les terrains archaïques du bouclier brésilien. D'après les analyses des eaux, cette séparation doit se situer un peu à l'ouest du rio Candeias. Une telle particularité géologique, qui a des conséquences limnochimiques, conditionne qualitativement et quantitativement la composition de l'ichtyofaune. Les Poissons sont beaucoup plus nombreux, et plus riches en espèces, dans les terrains précambriens, par rapport aux ruisseaux voisins des terrains tertiaires, probablement parce que ces derniers terrains renferment une teneur en fer nuisible à la faune.

L'analyse faite de l'échantillon d'eau récolté le 18.10.1967 dans le rio Novo, montre des particularités chimiques caractéristiques des granites précambriens :

Température (°C)	24,2
Conductivité (μS)	9,4 (24,2 °C)
Couleur	0,027 (Zeiss E 5/450, filtrée)
= mg/l Pt	20,2
Turbidité	0,024 (Zeiss E 10/420)
pH (électrométrique)	5,12
Alcalinité (mval)	0,03
Dureté totale	0,013 (titre allemand)
Azote total (γ/l)	180
Phosphore total (id.)	8,9
Fer total (id.)	211 (non filtrée)
Matières organiques (mg/l KMnO ₄)	15,4 (consommation KMnO ₄ , méthode acide, non filtrée)

Cette analyse révèle une extrême pauvreté en sels minéraux (conductivité 9,5 μ S), avec une réaction nettement acide et une dureté minimale. Le rapport entre l'alcalinité et la dureté totale montre, comme c'est presque toujours le cas dans ce type de cours d'eau, que des matières organiques (15,4 mg/l de KMnO_4) ont été incluses dans la mesure de l'alcalinité, lors de la détermination de cette alcalinité (laquelle exprime les liaisons acides).

En termes de productivité biologique, l'apport d'azote peut être considéré comme excellent. Là comme ailleurs, le facteur limitatif est probablement l'offre et les échanges de phosphate.

On notera que le fer est relativement abondant (211 γ /l) : mais cette quantité n'est encore que le dixième de celle des cours d'eau voisins en terrain tertiaire, particulièrement pauvres en Poissons. Le rôle du fer dans la biologie et la physiologie des Poissons est encore mal connu, et des études sont en cours (R. GEISLER & W. JUNK, en préparation).

Discussion et position phylogénétique de Geisleria nov. gen. sp.

(1) Deux espèces classées par EIGENMANN (1917) parmi les Cheirodontinae, et qui présentent de nombreux caractères en voie de régression, doivent tout d'abord être comparées à *Geisleria*, en raison de certaines structures communes :

(a) *Grundulus bogotensis* (Humboldt) (plaines de Bogota, Colombie) est aussi caractérisé par l'anale courte, l'absence d'adipeuse, la ligne latérale incomplète, la région préventrale nue, les dents coniques et les postorbitaires absents. Il s'agit vraisemblablement de régressions parallèles, car les dents sont nombreuses sur le maxillaire et unisériées aux deux mâchoires, les sousorbitaires couvrent la moitié de la joue, la dorsale est courte et insérée en arrière du milieu du corps, les fontanelles sont grandes, la région prédorsale est nue et la taille maximale (80 mm environ) paraît très supérieure à celle de *Geisleria*.

(b) *Spintherobolus papilliferus* Eigenmann (bassin du haut rio Tiété, Brésil), petite espèce probablement voisine phylogénétiquement de *Grundulus*, a lui aussi l'anale courte, l'adipeuse absente, la ligne latérale incomplète et des circumorbitaires très réduits. Mais les dents, unisériées, sont tricuspides à la mâchoire inférieure, et il possède un grand foramen mandibulaire; la dorsale est courte, le pédicule caudal est deux fois plus long que haut, les branchiospines sont très rudimentaires, et il existe un réseau de pit-lines cervicales. Tous ces caractères font qu'il est très difficile de rapprocher *Geisleria* de l'une ou l'autre espèce, ni d'en faire le chaînon manquant entre ces deux formes si curieusement voisines, bien que situées presque de part et d'autre du continent sud-américain.

(2) La formule ptérygienne de *Geisleria*, très particulière, pourrait permettre, mieux que l'étude des structures dentaires, d'avoir une idée de ses affinités phylogénétiques. La longue dorsale à plus de 2 rayons simples et plus de 11 rayons ramifiés, associée à une anale courte à moins de 3 rayons simples suivis de moins de 7 rayons ramifiés est en effet exceptionnelle (cf. GÉRY, 1969) : ces caractères ne se rencontrent que dans le genre *Elachocharax* des Characidiidae, et chez les Crenuchidae. Ces groupes sont aussi les seuls à avoir des nageoires paires à plus d'un rayon simple au début, et l'association de ces caractéristiques permet de penser qu'il ne s'agit pas, comme pour les caractères dentaires et les caractères régressifs envisagés plus haut, de convergences évolutives. D'autant plus que des Characidiidae et des Crenuchidae ont aussi, non exceptionnellement, une ligne latérale incomplète, des fontanelles absentes, une nageoire adipeuse manquante (chez *Poecilocharax*, Crenuchidae, et chez un genre proche de *Elachocharax* non encore décrit) et une double rangée de dents mandibulaires.

Les principaux caractères des trois groupes dont il vient d'être question sont comparés dans le tableau suivant :

	Characidiidae Elachocharacinae	Crenuchidae	<i>Geisleria</i> gen. nov.
Dorsale	ii - iii, 15-18	ii - iv, 12-16	iii, 16
Anale	ii, 6	ii, 9	ii, 6
Pectorales	iii, 3 + i - ii, plutôt longues	i - ii, 11 (env.), courtes	iii, 4 + i, courtes
Ligne latérale	(7-8)	(0-8)	(7)
Dents (forme)	Tricuspidées	tricuspidées	coniques
Dents pmx	12-15	9-18	13/9-10
Dents mx	0 ?	0-1 ?	0-3 ?
Dents mand.	15-17/20-25	14-24/6-9	15/17 ?
Dents ptéryg.	+	0 ?	0 ?
Narines	Ecartées	écartées ou rapprochées	écartées
Fontanelles	Une petite fontanelle postérieure	absentes	absentes
Sousorbitaires	très réduits	réduits	absents
Organe frontal	Absent	présent	absent

Si l'on met à part les Crenuchidae, caractérisés par la possession d'un organe frontal pair très probablement sensoriel et apparemment unique chez les Téléostéens, on voit que *Elachocharax* et *Geisleria* sont phénotypiquement et écologiquement assez proches. Aucun argument ne s'oppose, dans l'état actuel de la connaissance du groupe, à ce qu'il en soit de même phylogénétiquement. *Geisleria* diffère de *Elachocharax* essentiellement par les structures dentaires, et notamment par la double rangée prémaxillaire, accessoirement par l'habitus et la livrée. Par rapport aux autres familles actuellement reconnues (GREENWOOD et al., 1966, GÉRY, 1969) ces différences paraissent de niveau sub-familial, d'où la reconnaissance de la sous-famille nouvelle des Geisleriinae, fondée sur *Geisleria* gen. nov., qui s'inclut comme suit dans le système :

Anale courte; nageoire dorsale à 10-19 rayons; pectorales et ventrales généralement basses et horizontales, généralement à plus de 1 rayon simple au début; la poitrine et l'abdomen souvent aplatis, parfois en partie nus; nageoire adipeuse et ligne latérale en voie de régression chez les plus petites espèces; sous- et postorbitaires réduits; un supraorbitaire; fontanelle antérieure toujours absente; narines souvent écartées; une large fenêtre entre le carré et le métaptérygoïde; membrane branchostège généralement non adhérente à l'isthme. Ecaille du type *Hemigrammus-Cheirodon*, les circuli parallèles à l'axe du corps ou même divergents. Bouche petite, terminale ou infère, le maxillaire réduit, peu ou non denté; dents coniques ou tricuspides, généralement nombreuses aux deux mâchoires souvent bisériées à la mandibule, parfois à la mâchoire supérieure; ptérygoïdes généralement dentés: famille des Characidiidae, groupe assez étroitement spécialisé, dont la position taxonomique et phylogénétique est actuellement incertaine.

a) Espèces de petite taille, nombreuses (probablement plus de 50), généralement inféodées à la vie dans les torrents, et comme telles possédant les adaptations caractéristiques: poitrine aplatie, pectorales étalées en palette, bouche souvent infère, yeux parfois supères, etc.; dorsale courte, 10-13 rayons au total (parfois 14 chez *Jobertina rachovi*); ligne latérale complète ou incomplète Characidiinae.

aa) Espèces de très petite taille, peu nombreuses (probablement pas plus d'une demi-douzaine, sauf découverte), inféodées à un mode de vie sédentaire très spécialisé dans les racines flottantes et les feuilles ou bois pourris du bord des ruisseaux, sans adaptations à la vie torrenticole; dorsale longue, au moins 17 rayons au total; pectorales peu développées.

b) Dents tricuspides, unisériées au prémaxillaire; dents ptérygoïdiennes présentes; dents maxillaires apparemment absentes; sousorbitaires réduits; une petite fontanelle postérieure Elachocharacinae.

bb) Dents coniques, bisériées au prémaxillaire; dents ptérygoïdiennes apparemment absentes; dents maxillaires apparemment présentes; sousorbitaires absents; pas de fontanelles Geisleriinae nov.

RÉSUMÉ

Description d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce de Poissons characoides sud-américains, *Geisleria junki*, dont la convergence morphologique avec les Cyprinodontidés est remarquable. Un certain nombre de données écologiques et hydrologiques permettent de définir le lieu de prélèvement, le rio Novo, bassin du rio Madeira (Brésil). Une étude des affinités morphologiques de cette nouvelle forme montre que *Geisleria junki* est probablement le plus proche de *Elachocharax*, Characidiidé nain hautement spécialisé. Les deux genres diffèrent au niveau de la sous-famille selon les critères actuels, et un nom nouveau est proposé : les Geisleriinae.

SUMMARY

A new genus and species of South American characoid fishes, *Geisleria junki*, strikingly convergent towards the Cyprinodonts, is described. Ecological and limnological data are provided from its type locality, the rio Novo, Madeira basin in Brazil. A study of the morphological affinities of the new form shows it to be probably nearer *Elachocharax*, a dwarf, highly specialized Characidiid. Both genera differ at the subfamilial level by actual standards, and a new name is proposed : the Geisleriinae.

ZUSAMMENFASSUNG

Geisleria, eine neue, mit den Cyprinodonten auf verblüffende Weise konvergierende Salmerngattung, mit der Art *junki*, wird beschrieben. Oekologisch-limnologische Angaben über die *Terra typica* : Rio Novo (Madeira Becken, Brasilien) werden gegeben. Die morphologischen Verwandtschaften der neuen Gattung ergeben, dass *Geisleria* wahrscheinlich in der Nähe von *Elachocharax*, einem hochspezialisierten Zwergsalmler, steht. Beide Gattungen sind, in der Höhe der Subfamilie im heutigen Sinne, verschieden; der Name Geisleriinae wird vorgeschlagen.

TABLEAU I
Proportions de Geisleria junki,
en pourcentage de la longueur standard et de la tête.

	% DE LA LONGUEUR STANDARD
Longueur totale (30 mm)	128
Longueur standard (23,5 mm)	100
Hauteur	28 (3,6 dans la L.S.)
Museau-dorsale	46,5
Base dorsale	31 (3,2 dans la L.S.)
Dorsale-caudale	53 (mus.-dors. 1,15 dans dors.-caud.)
Fin de la dorsale-caudale	22,5
Base anale	9
Longueur pédicule caudal	19,5
Hauteur pédicule caudal	15 (longueur/hauteur du pédicule 1,3)
Plus long rayon dorsal	17,5 ?
— anal	16
— pectoral	29
— ventral	18
— caudal	28
Longueur de la tête (sans membrane)	29 (3,45 dans la L.S.)
	% DE LA TÊTE
Œil	27 (3,7 dans la tête)
Museau	18 (env. 5,5 dans la tête)
Maxillaire	18 (id.)
Interorbitaire	21 (4,75 dans la tête)

BIBLIOGRAPHIE

- EIGENMANN, C.H., 1915. The Cheirodontinae, a subfamily of minute characid fishes of South America. *Mem. Carneg. Mus.*, 7 (1) : 1-99.
- GÉRY, J., 1965. Poissons characoïdes du Senckenberg Museum. II. Characidae et Crenuchidae de l'Igarapé Prêto (Haute Amazonie). *Senckenberg. biol.*, 46 (1) : 11-45, et 46 (3) : 195-218.
- GÉRY, J., 1969. Les Serrasalminae des Guyanes. Essai sur la morphologie adaptative, l'écologie et la systématique d'une lignée de Poissons characoïdes. *Thèse, Fac. Sci. Paris*, non publiée.

GREENWOOD, P.H., D.E. ROSEN, S.H. WEITZMAN & G.S. MYERS, 1966. Phy-
 letic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of
 living forms. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **131** (4) : 339-456.

KIENER, A., P. BRIOLLE & H. ALLÈGRE, 1970. Exploitation photographique
 de radiographies de Poissons. *Sci. Nat. Paris*, **98** : 25-35.

MONOD, Th., 1968. Le complexe urophore des Poissons téléostéens. *Mem.*
Inst. fond. Afr. noire, **81** : 1-705.

Reçu le 27 juillet 1970.

100
95
90
85
80
75
70
65
60
55
50
45
40
35
30
25
20
15
10
5
0

BIBLIOGRAPHIE

GREENWOOD, P.H., D.E. ROSEN, S.H. WEITZMAN & G.S. MYERS, 1966. Phy-
 letic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of
 living forms. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **131** (4) : 339-456.

KIENER, A., P. BRIOLLE & H. ALLÈGRE, 1970. Exploitation photographique
 de radiographies de Poissons. *Sci. Nat. Paris*, **98** : 25-35.

MONOD, Th., 1968. Le complexe urophore des Poissons téléostéens. *Mem.*
Inst. fond. Afr. noire, **81** : 1-705.

LA TRANSITION CLIMATIQUE DANS LE MASSIF DE L'AGOÛT

par Bernard THIÉBAUT
*Université de Montpellier,
Laboratoire de Systématique et Géobotanique Méditerranéennes,
34-Montpellier*

SOMMAIRE

A la limite de deux régions climatiques on observe généralement une modification progressive des climats et des végétations, dans une zone dite de « transition ». En fait cette modification n'est progressive que dans la plaine, alors qu'en montagne, sous l'effet du relief, la transition revêt toujours un caractère heurté et complexe. Les flores présentent alors une répartition plus tranchée, liée à des oppositions climatiques.

Ainsi, dans une étude écologique du massif de l'Agoût, la connaissance de la transition climatique s'est révélée indispensable pour comprendre la répartition des espèces végétales. C'est cette étude climatique que je me propose d'exposer ici. Après une description rapide du massif de l'Agoût et du réseau météorologique, l'analyse climatique a été réalisée en deux étapes : d'abord j'ai essayé de situer le climat du massif par rapport aux climats voisins, mieux connus, puis j'ai étudié la transition à l'intérieur du massif.

I. — PRÉSENTATION DU MASSIF DE L'AGOÛT ET DU RÉSEAU MÉTÉOROLOGIQUE

Aux confins aquitains et méditerranéens (voir fig. 1), à 300 km de l'Atlantique et à 50 km de la Méditerranée, le massif de l'Agoût est un lieu de transition entre les climats atlantiques et méditerranéens.

Ce massif est un vaste bombement elliptique dont le grand axe, orienté WSW-ENE, mesure 60 km environ (voir fig. 2). C'est un plateau au relief mou, atteignant une altitude moyenne de 600 à 1 000 m. Soulevé sur sa bordure méridionale qui culmine à 1 000 m dans le Saumail, l'Espinouze et le Caroux, le massif est dans son ensemble incliné vers l'ouest. A partir des sommets méridionaux, la surface topographique s'abaisse progressivement vers l'Atlantique, sauf sur la bordure septentrionale qui se plisse pour former les monts du sud de Lacauze (1 260 m au pic de Montalet). Le massif a donc un relief dissymétrique avec un versant méditerranéen réduit à un escarpement.

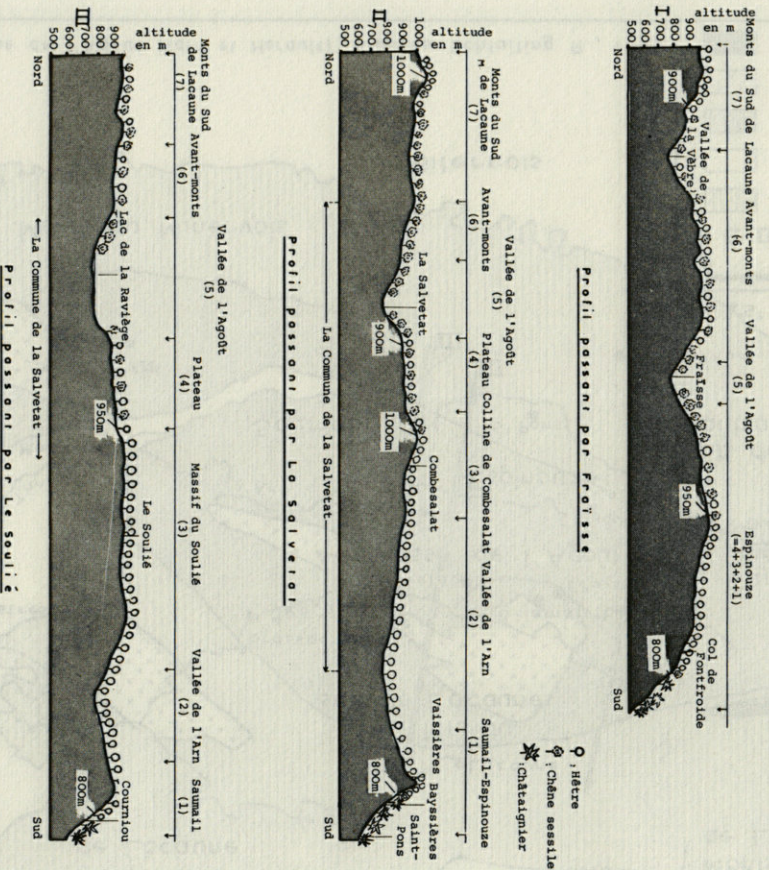


Fig. 3. — Profils topographiques du Massif de l'Agout et étages de végétation.

Des rivières orientées d'est en ouest viennent briser la monotonie de ce relief. Sur les profils de la figure 3, sept unités topographiques se dégagent, mieux développées à l'ouest qu'à l'est où

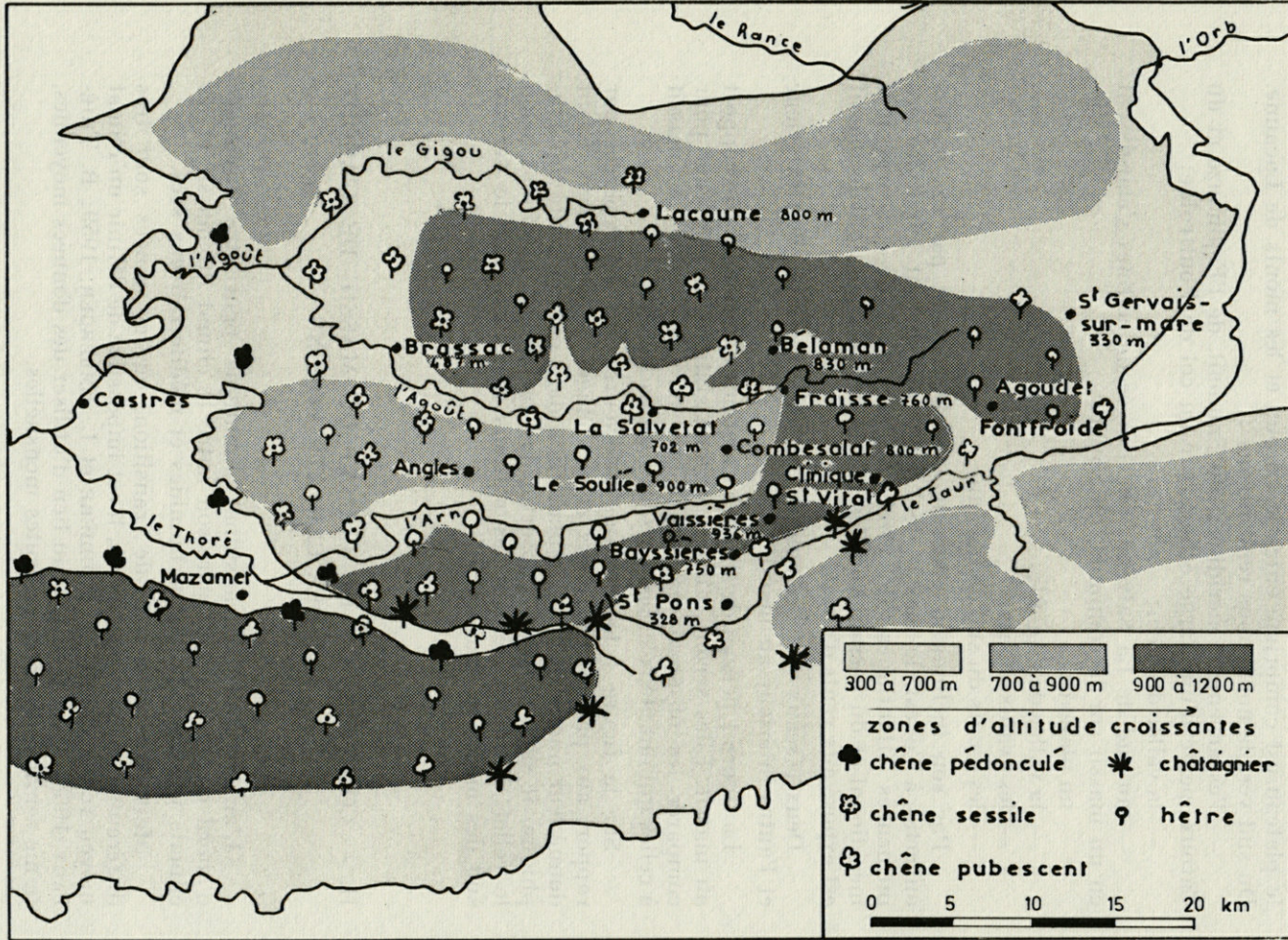


FIG. 4. — Réseau météorologique dans le massif de l'Agout.

le plateau est comprimé entre le Caroux et les monts de Lacaune. Du sud vers le nord, nous rencontrons :

- l'escarpement méridional du Saumail, de l'Espinouze et du Caroux, percé d'une large échancrure au col de Fontfroide;
- la vallée de l'Arn;
- au sud de La Salvetat, une rangée de collines s'élargissent en un massif sur la commune du Soulié;
- un plateau;
- la vallée de l'Agoût;
- les avants-monts;
- les monts du sud de Lacaune.

Par son inclinaison générale vers l'Océan et par ses vallées ouvertes à l'ouest, le massif de l'Agoût est surtout tributaire des influences atlantiques. En effet, à l'exception de l'escarpement méridional et du versant sud des monts de Lacaune, tout le massif est exposé aux vents d'ouest.

Deux réseaux météorologiques seront utilisés ici, l'un extérieur et l'autre intérieur au massif.

La figure 1 permet de situer les stations extérieures par rapport au massif. Elles seront utilisées comme stations de référence pour comparer les observations climatiques effectuées dans le massif à celles qui ont été relevées dans les régions voisines.

Sur la figure 4 les stations intérieures ont été repérées par rapport aux principaux reliefs et aux étages de végétations. Etant donné leur nombre et leur implantation dans chaque unité topographique, il sera possible d'observer les variations du climat selon le relief. Malheureusement les stations manquent sur le versant sud des monts de Lacaune.

II. — COMPARAISON DU CLIMAT DU MASSIF DE L'AGOÛT ET DES CLIMATS VOISINS

L'analyse de la transition climatique peut être envisagée d'abord comme une comparaison entre le climat du massif et les climats voisins, atlantiques humides et méditerranéens secs.

Mais dans une zone de transition, où les années sont très différentes les unes des autres, il est impossible de définir un climat moyen représentatif (A. BAUDIÈRE et L. EMBERGER, 1959; B. THIÉBAUT, 1968). C'est pourquoi au lieu d'utiliser des données moyennes, je me servirai de données brutes mensuelles.

A la différence des moyennes qui mettent en évidence les fluctuations caractéristiques d'un climat, les données brutes ne rendent compte que de l'état de l'atmosphère au cours de la période considérée, c'est-à-dire du *temps* (O.N.M., 1960; B. THIÉBAUT, 1968). Ainsi les données mensuelles brutes permettent de décrire les *temps annuels* se succédant dans une station.

Ces temps annuels peuvent être caractérisés comme les climats à l'aide de la courbe pluviométrique annuelle et selon la présence ou non d'une sécheresse.

J'ai réuni les observations pluviométriques et thermiques faites à Albi, dans le domaine atlantique et à Montpellier, dans le domaine méditerranéen, pour la période de 30 ans allant de 1882 à 1911. Mais dans le massif de l'Agouët, à La Salvetat, seules les précipitations ont été relevées durant la même période alors que les températures disponibles ne l'ont été qu'entre 1950 et 1956.

A. ETUDE DES COURBES PLUVIOMÉTRIQUES ANNUELLES.

Les définitions adoptées sont tirées des travaux d'A. ANGOT (1895) et de Ch. P. PÉGUY (1961) qui ont décrit les principaux régimes français, ainsi que des ouvrages de E. BÉNÉVENT (1926) et de L. EMBERGER (1959) concernant respectivement la transition entre le climat méditerranéen et continental et la transition entre le climat méditerranéen et atlantique.

Dans ces définitions la position de la saison moins humide joue un rôle fondamental; mais si cette saison coïncide avec l'été pour des régimes moyens méditerranéens et atlantiques, elle présente par contre une mobilité beaucoup plus grande au niveau des distributions annuelles, mobilité accentuée encore dans les régions de transition (B. THIÉBAUT, 1968). C'est pourquoi j'ai dû adapter ces définitions à une étude annuelle (voir fig. 5) :

— Une *distribution méditerranéenne littorale* correspond à une courbe ayant, par définition, un minimum principal en été (1), un minimum secondaire au printemps, un maximum en automne et en hiver. Pour tenir compte de tous les types de distributions, j'ai également rangé dans cette catégorie les courbes dont le creux principal se situe au moins sur deux mois d'été.

— Une *distribution méditerranéenne sublittorale* a, par définition, un minimum principal en été et, à la suite du rabattement du sommet hivernal, un minimum secondaire en hiver; le printemps

(1) Les saisons ont été définies de la manière suivante : l'hiver comprend les trois mois les plus froids de l'année, décembre, janvier et février; l'été les trois mois les plus chauds, juin, juillet et août; le printemps et l'automne groupant respectivement mars, avril, mai et septembre, octobre, novembre.

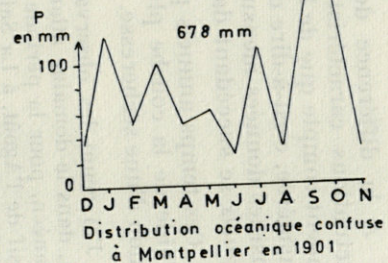
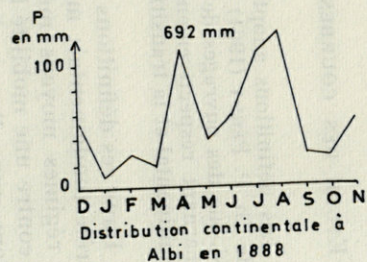
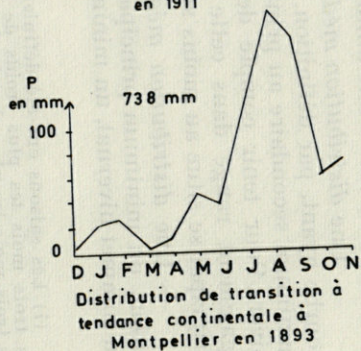
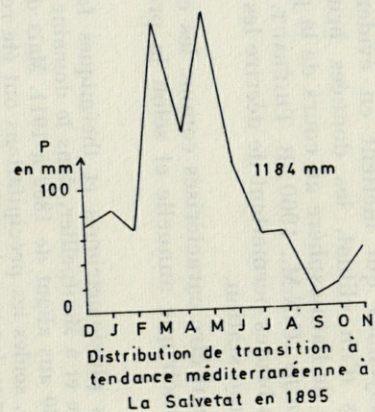
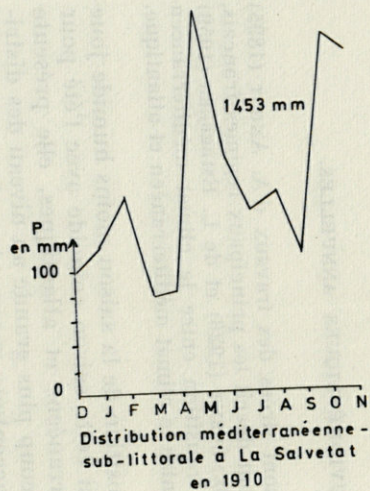
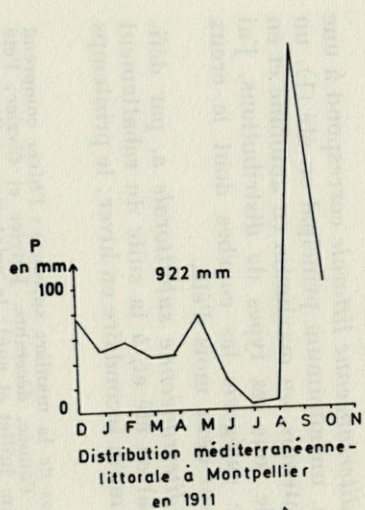


FIG. 5.

et l'automne demeurant pluvieux. Par extension j'ai considéré que lorsque les deux minimums concernent au moins deux mois d'été et deux mois d'hiver, la distribution pouvait être classée dans cette catégorie.

— Une *distribution de transition à tendance méditerranéenne* peut apparaître dans deux cas, soit après rabattement du maximum hivernal, le minimum principal se déplace alors vers l'hiver et se situe entre l'hiver et le printemps, le minimum secondaire se maintenant en été ou sur deux mois de l'été; soit après rabattement du maximum automnal, l'été et l'automne étant les saisons les moins humides de l'année.

— Une *distribution de transition à tendance continentale* où l'hiver et le début du printemps sont moins pluvieux, l'été étant arrosé et l'automne très humide.

— Une *distribution continentale* où les pluies tombent surtout en été, l'hiver et l'automne présentant des précipitations plus faibles.

— Une *distribution océanique confuse* dont la courbe offre trois ou plus de trois maximums et minimums, sans saison pluviale nettement caractérisée.

B. DÉTERMINATION DE LA SÉCHERESSE.

Le diagramme ombrothermique (F. BAGNOULS et H. GAUSSEN, 1953) et le rapport pluviothermique estival (L. EMBERGER, 1942 et 1955), permettent de déceler, chaque année, l'existence ou non d'une sécheresse. Mais si le diagramme ombrothermique permet de définir une période sèche à n'importe quel moment de l'année, il n'en est pas de même du rapport Pe/M' qui, établi seulement pour définir un été sec, ne peut rendre compte de la mobilité de la saison moins humide. Ainsi lorsque le creux pluviométrique est décalé avant ou après l'été, il arrive fréquemment que le rapport Pe/M' soit supérieur à 7 en été, alors qu'il devient inférieur à 7 si l'on considère les trois mois consécutifs (compris entre début mai et fin septembre) les moins arrosés. Afin que ces sécheresses « parastivales » n'échappent pas à l'analyse, le rapport a été calculé non plus pour les seuls mois d'été, mais pour les trois mois consécutifs les moins arrosés (1).

Mais pour utiliser ces deux méthodes, il fallait disposer, pour les trois stations étudiées, des données pluviométriques et thermiques recouvrant les mêmes années; ce qui n'est pas le cas pour La Salvetat. Etant donné que par rapport au facteur pluviométrique, le facteur thermique

(1) Dans la suite de cet exposé, le rapport d'Emberger ainsi modifié sera représenté par « P_m/M_m ».

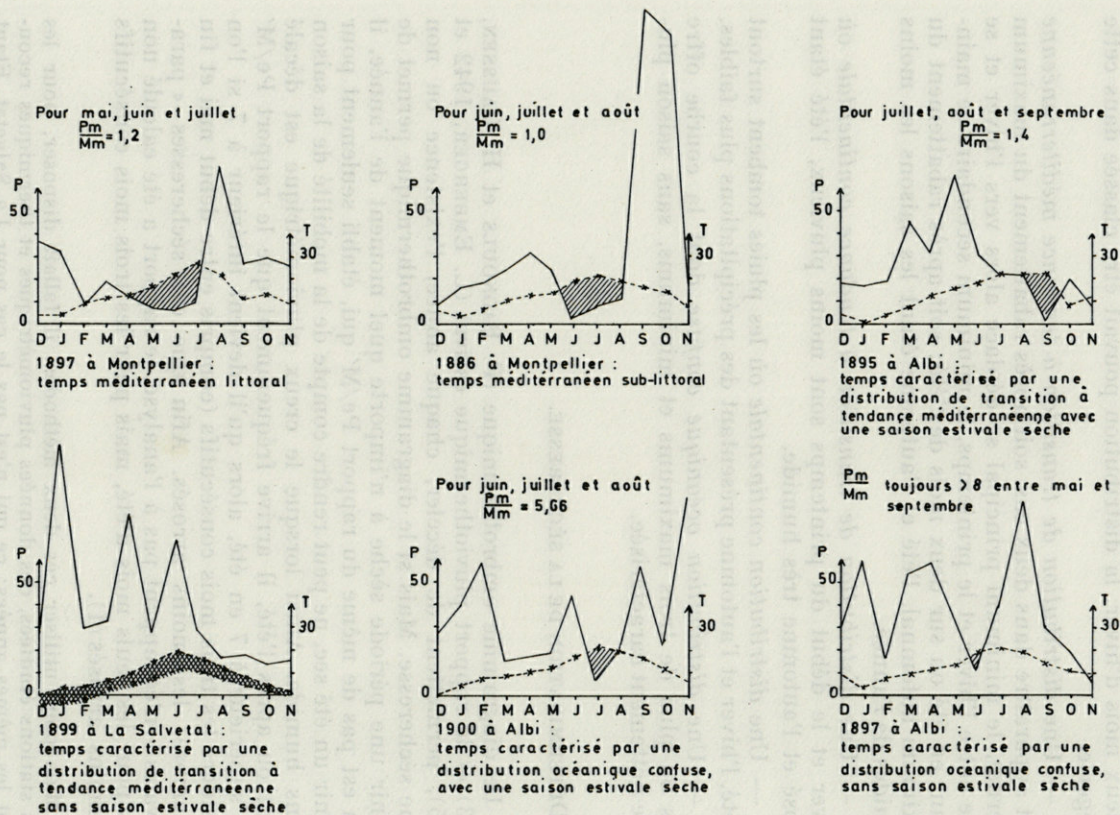


Fig. 6 a.

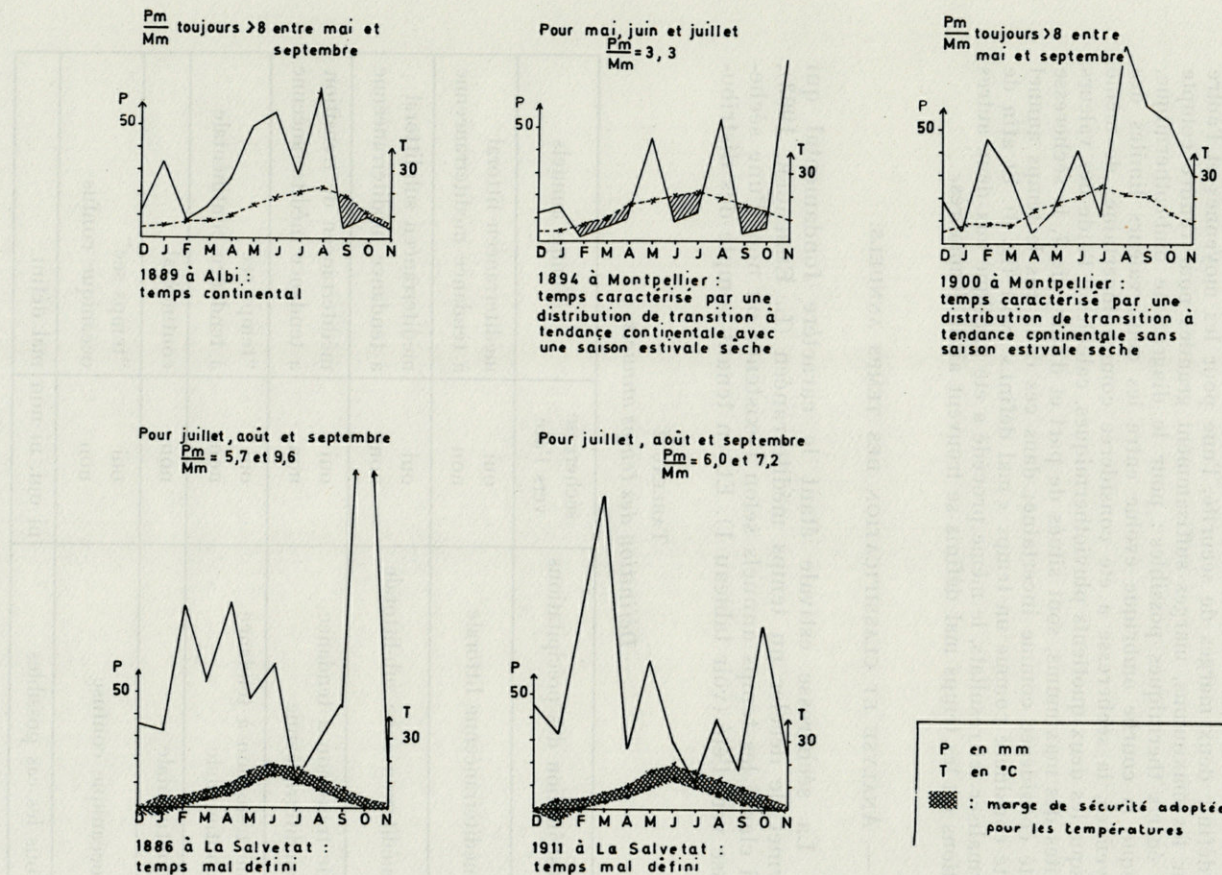


Fig. 6 b.

est relativement régulier d'une année à l'autre (B. THIÉBAUT, 1968), en prenant certaines précautions, il m'a semblé intéressant de poursuivre cette étude en utilisant pour La Salvetat des moyennes thermiques calculées sur les 7 années observées. Après une étude statistique j'ai pu définir deux marges de sécurité, l'une pour les moyennes et l'autre pour les maximums, marges suffisamment grandes pour rendre compte des écarts thermiques possibles : pour le diagramme ombrothermique, lorsque la courbe ombrique évolue entre les deux valeurs limites des moyennes, la sécheresse a été considérée comme incertaine; de même lorsque les deux quotients pluviothermiques, calculés à l'aide des valeurs limites des maximums, sont situés de part et d'autre de 7, la sécheresse a été considérée comme incertaine; dans ces deux cas le temps annuel a été considéré comme un temps « mal défini » (voir fig. 6). Et afin de normaliser les résultats, le même procédé a été appliqué aux deux autres stations où les temps mal définis se trouvent ainsi dénombrés.

C. — ANALYSE ET CLASSIFICATION DES TEMPS ANNUELS.

La sécheresse estivale étant le caractère fondamental qui permet de déceler un temps méditerranéen (L. EMBERGER, 1963), j'ai classé les temps annuels selon l'existence ou non d'une sécheresse vers l'été (voir tableau 1). Et, en tenant compte des distribu-

TABLEAU I
Définition des temps annuels

Distribution des précipitations	sécheresse vers l'été	Temps annuels
méditerranéenne littorale	oui non	méditerranéen littoral à tendance méditerranéenne
méditerranéenne sub-littorale	oui non	méditerranéen sub-littoral à tendance méditerranéenne
de transition à tendance méditerranéenne	oui non	méditerranéen de transition à tendance méditerranéenne
de transition à tendance continentale	oui non	"temps sec" à tendance continentale
continentale	non	continental
océanique confuse	oui non	"temps sec" océanique confus
tous les cas possibles	ni oui, ni non	mal défini

tions pluviométriques, j'ai distingué ensuite, d'une part les temps où l'estimation de la sécheresse est conforme aux caractères de la distribution : la sécheresse est alors due à l'apparition d'un creux pluviométrique accusé et son absence coïncide avec la disparition de ce creux (A. BAUDIÈRE et L. EMBERGER, 1969); et d'autre part les temps où l'estimation de la sécheresse n'est plus conforme aux caractères de la distribution : l'apparition de la sécheresse n'est plus liée à une forte diminution des pluies ou bien elle n'apparaît pas malgré un creux pluviométrique accusé (B. THIÉBAUT, 1968).

Quand une année présente une distribution méditerranéenne ou une distribution de transition à tendance méditerranéenne, seule la saison sèche permet de définir un temps méditerranéen, au sens biologique. Le temps sera *méditerranéen littoral* ou *sublittoral* et *méditerranéen de transition*, selon la distribution qui indique une incidence plus ou moins forte des influences méditerranéennes. Pour rappeler le caractère de leur distribution, j'ai nommé *temps à tendance méditerranéenne*, des temps humides qui ne sont plus méditerranéens mais qui présentent une distribution pluviométrique

TABLEAU II
Rapports entre les temps annuels observés

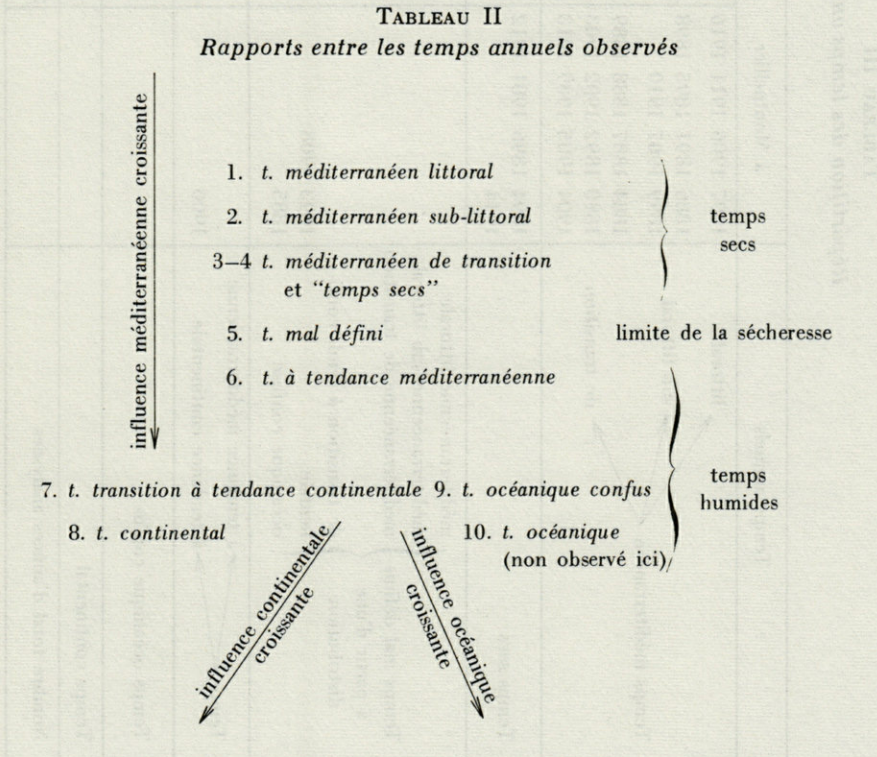


TABLEAU III
Répartition des temps annuels

Temps annuels	à Montpellier		à Albi		à La Salvetat		
Temps méditerranéen	littoral	1897 1906 1911 1916	4	1912	1	1889 1897 1904 1912 1915 1916	6
	sub littoral	1886 1891 1895 1898 1899 1907 1910	7				
	de transition	1884 1887 1888 1889 1890 1892 1902 1903 1904 1905 1909 1913	12	1886 1889 1890 1894 1895 1898 1904	7		
Temps secs	1894 1896 1901 1912 1914	5	1887 1900 1901 1911	4	1915	1	
Temps mal définis à partir d'une distribution	méditerranéenne littorale méditerranéenne sub littorale méditerranéenne de transition de transition à tend. conti- nentale océanique confuse	1893 1908 1885	3	1915 1884 1891 1885 1892 1893	6	1891 1886 1907 1910 1894 1895 1898 1901 1906 1911 1902	11
Temps	à tendance méditerranéenne		1			1890 1892 1899 1908	4
	à tendance continentale	1900		1896 1905 1914	3	1887 1905 1914	3
Temps océanique confus				1897 1908 1909 1910 1913 1916	6	1884 1885 1888 1893 1896 1900 1909	7
Temps continental				1888 1899 1903	3		
Nombre total d'années analysées			32		30		32

méditerranéenne littorale, sublittorale ou de transition. Quand la distribution est de transition à tendance continentale ou océanique confuse, l'existence d'une saison sèche crée des conditions de vie méditerranéenne, ces temps ont été distingués comme *temps secs*.

Le tableau 2 montre comment nous pouvons ordonner les uns par rapport aux autres et selon l'influence climatique prédominante, les temps annuels ainsi définis.

D. COMPARAISON DES TEMPS ANNUELS ENTRE LES TROIS STATIONS (voir tableau 3).

La répartition des temps annuels est conforme aux positions géographiques des trois stations. Montpellier détient le plus grand nombre de temps méditerranéens et toutes les distributions à caractères méditerranéens s'accompagnent effectivement d'une sécheresse estivale. A Albi, trois tendances se dessinent avec des temps méditerranéens de transition et quelques temps secs, des temps continentaux et des temps océaniques confus. A La Salvetat les temps annuels sont très divers; tous les temps méditerranéens sont, ici aussi, des temps de transition. Dans cette dernière station le nombre élevé de temps mal définis malgré leurs distributions franchement méditerranéennes et le nombre élevé de temps à tendance méditerranéenne et continentale, révèlent, dans cette région de transition, une non-conformité entre l'allure des distributions pluviométriques et la nature des temps. Notamment les distributions méditerranéennes ne s'accompagnent plus d'une sécheresse, elles résultent souvent d'un apport d'eau excessif en automne et au printemps.

La sécheresse n'est pas aussi fréquente dans chacune des trois stations. Montpellier totalise le plus grand nombre d'années sèches avec 28 années sur 32; ensuite vient Albi avec 12 années sur 30 et enfin La Salvetat avec seulement 7 années sur 32. Sur la figure 7, la répartition

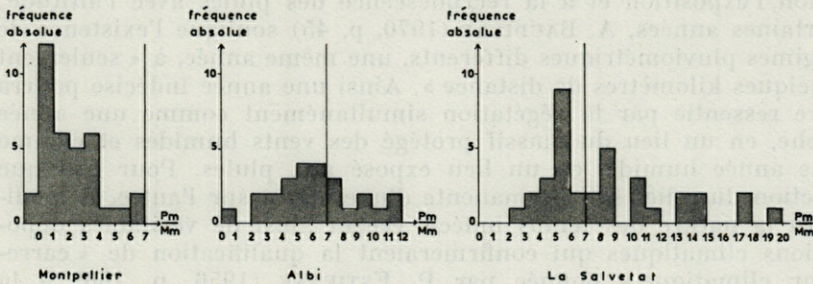


FIG. 7. — Répartition des rapports P_m/M_m estivaux et para-estivaux.

des rapports P_m/M_m montre que la sécheresse n'est pas aussi intense d'une station à l'autre : à Montpellier les valeurs faibles sont prépondérantes, quand il y a sécheresse, celle-ci est accusée; à Albi les valeurs faibles et les valeurs fortes s'équilibrent à peu près et à La Salvetat les valeurs fortes comprises entre 5 et 6 l'emportent, montrant que la sécheresse y est souvent atténuée.

Comme l'indique A. BAUDIÈRE (1970, p. 85) dans son étude sur l'Espinouze : « *l'imbrication d'années pluviothermiques nettement méditerranéennes et nettement non méditerranéennes, caractérise biologiquement un climat de transition* » ; c'est là le trait fondamental qui se dégage de notre analyse. Remarquons cependant qu'à La Salvetat, les temps mal définis sont particulièrement nombreux, or la signification de ces années est importante. Classées à part parce qu'il fallait prendre certaines précautions pour utiliser des températures moyennes, les années mal définies représentent en fait des années proches de la limite de sécheresse (voir tableau 2) et, étant donné la marge de sécurité adoptée, elles s'avèrent insuffisamment humides ou insuffisamment sèches pour déceler avec certitude l'existence ou non d'une sécheresse.

Ainsi la zone de transition est aussi caractérisée par un grand nombre d'années au *temps indécis* : entre les années certainement sèches et les années certainement humides, les temps mal définis et les temps à sécheresse et à humidité atténuées, constituent un lot d'années fluctuantes, véritable « no man's land » (L. EMBERGER, 1942, p. 124) à la limite de la sécheresse et de l'humidité. En sorte qu'à La Salvetat on peut dire également que la transition s'effectue par *contamination et atténuation progressives des différents traits climatiques qui caractérisent les climats voisins*.

Mais La Salvetat est une station abritée au fond de la vallée de l'Agoût et de ce fait elle ne peut rendre compte du climat qui règne sur les sommets et les versants voisins, car la topographie doit exercer une influence déterminante, particulièrement sur les années indécises. Pensons par exemple aux variations des précipitations selon l'exposition et à la recrudescence des pluies avec l'altitude; certaines années, A. BAUDIÈRE (1970, p. 45) souligne l'existence de régimes pluviométriques différents, une même année, à « seulement quelques kilomètres de distance ». Ainsi une année indécise pourra être ressentie par la végétation simultanément comme une année sèche, en un lieu du massif protégé des vents humides et comme une année humide, en un lieu exposé aux pluies. Pour peu que l'action du relief soit permanente d'une année sur l'autre, il modifiera la nature des temps indécis créant ainsi de véritables oppositions climatiques qui confirmeraient la qualification de « carrefour climatique » donnée par P. ESTIENNE (1956, p. 160) à la bordure sud-ouest du Massif Central.

*

**

Du fait de l'extrême variabilité des temps, le climat semble pouvoir varier à l'infini dans le temps et dans l'espace, à l'intérieur du massif. Cependant ces fluctuations n'excluent pas l'existence de certaines constantes climatiques car les modifications apportées par le relief obéissent à des mécanismes physiques précis et puisque la répartition des étages de végétation n'est pas désordonnée dans le massif. Ce sont ces constantes du climat qu'il nous faut dégager à présent.

Pour faire apparaître les variations du temps selon le relief, il est difficile de se limiter à une analyse climatique descriptive. En effet, limitée à l'exploitation des observations stationnelles, l'analyse descriptive demeure liée à des postes météorologiques dispersés et ponctuels. Or, quand les phénomènes se compliquent, il est impossible d'étendre au paysage alentour les observations faites dans un poste si les causes des modifications climatiques nous échappent. De ce fait l'analyse descriptive n'est pas sans danger et ne permet pas de préciser sur le terrain, des limites climatiques susceptibles d'expliquer la répartition des végétaux. C'est pourquoi il m'a semblé indispensable de poursuivre cette étude en procédant à l'analyse dynamique de la transition.

III. — ÉTUDE DYNAMIQUE DE LA TRANSITION DANS LE MASSIF DE L'AGOÛT

Le principe de cette étude est simple, il s'agit d'établir la relation qui existe entre les causes et les effets climatiques, en examinant comment le temps se modifie sous l'influence de la même masse d'air, d'un lieu à un autre. L'objet étudié n'est plus chaque facteur climatique isolé artificiellement (pluies, températures...), mais la masse d'air dont les qualités hygrométriques, thermiques... caractérisent le temps sur son passage. La masse d'air est considérée ici « comme un milieu géographique » (Ch. P. PÉGU, 1961, p. 23) avec une organisation interne des différents facteurs climatiques, pluies, brouillards, températures...

L'origine de l'air est importante à connaître, car elle conditionne son état initial; les indications recueillies ensuite au cours de son déplacement permettent de suivre les modifications progressives de l'air qui donnent des temps différents selon le lieu.

A. MÉTHODE.

Toute masse d'air se constitue et se déplace au sein d'un champ de pression matérialisé par une situation générale (Notice des Bulletins quotidiens de la Météorologie nationale — B.Q.M.). A une position des centres d'actions correspond un déplacement d'air déterminé qui commande un temps précis. Donc, selon la position des centres d'actions, les situations générales peuvent être regroupées en *types de temps* et les effets climatiques observés au sol peuvent être comparés pour chaque type de temps.

Deux fois par jours, les B.Q.M. donnent la situation générale sur l'Europe occidentale. Chaque situation est étudiée sur cartes synoptiques avant d'être classée par type de temps, les effets climatiques sont examinés pour chaque situation.

Afin de faire apparaître les modifications dues à la topographie, les stations météorologiques utilisées ont été échelonnées sur trois transects allant de l'Atlantique à la Méditerranée. Les deux premiers traversent le massif de l'Agoût d'ouest en est et du nord au sud, le troisième passe au pied du massif par le seuil de Naurouze (voir figures 1 et 4 et le tableau 4).

Pour faire apparaître le jeu des différentes influences météorologiques sur le massif, il était important de suivre le comportement des masses d'air au cours d'une année où toutes les influences étaient entrées en action. Pour cette raison l'année 1965 a été

TABLEAU IV
Transects climatiques pris en considération

Domaine climatique	Premier transect	Deuxième transect		Troisième transect
atlantique	Bordeaux Agen	Bordeaux Agen		Cognac Cazaux Bordeaux Agen
de transition : Massif de l'Agoût ou Seuil de Naurouze	Brassac La Salvetat Fraïsse — Bélaman Agoudet St Gervais-sur-Mare	Lacaune La Salvetat Combesalat Vaissières Bayssières Saint-Pons	Lacaune Belaman Fraïsse Clinique Saint-Vital Olargues	Toulouse Carcassonne
méditerranéen	Montpellier Nîmes	Saint-Chinian Béziers		Perpignan

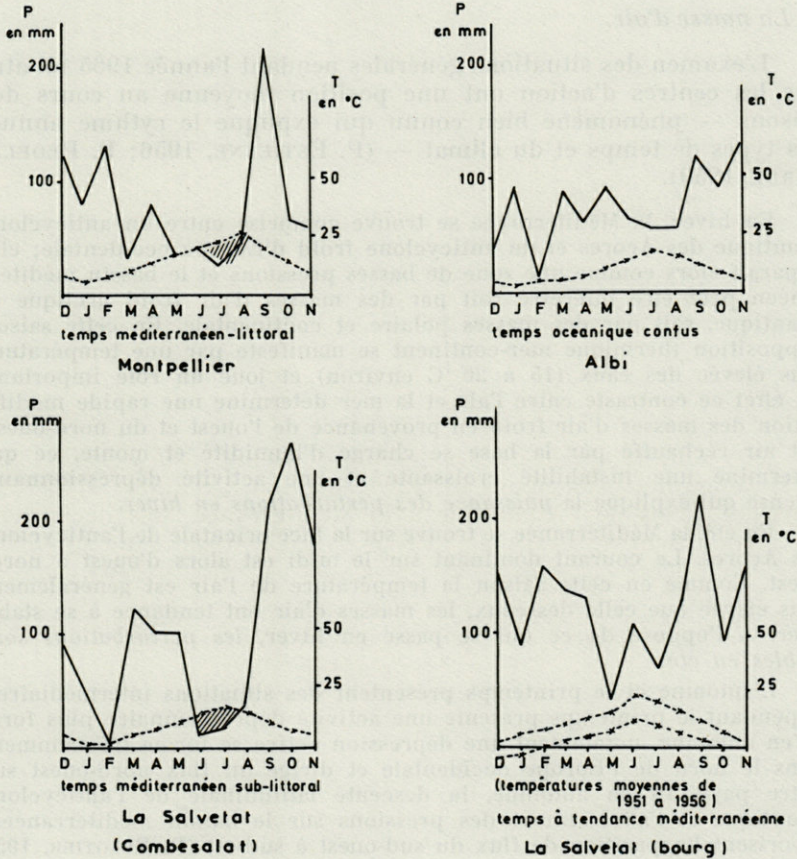


FIG. 8. — Les temps de l'année 1965 (décembre 64 à novembre 65).

choisie (déc. 64 à nov. 65) parce que le climat a été très différent dans les domaines méditerranéen et atlantique, ainsi qu'à l'intérieur du massif (voir fig. 8); à Montpellier le temps est méditerranéen littoral, à Combesalat méditerranéen sub-littoral, à La Salvetat il est à tendance méditerranéenne et à Albi il est océanique confus.

B. ÉTUDE.

Il nous faut prendre en considération les trois éléments fondamentaux d'un climat : la masse d'air, la topographie et les effets au sol.

1. *La masse d'air.*

L'examen des situations générales pendant l'année 1965 montre que les centres d'action ont une position moyenne au cours des saisons — phénomène bien connu qui explique le rythme annuel des types de temps et du climat — (P. ESTIENNE, 1956; P. PEDELABORDE, 1959).

En hiver, la Méditerranée se trouve comprise entre un anticyclone atlantique des Açores et un anticyclone froid d'Europe occidentale; elle apparaît alors comme une zone de basses pressions et le bassin méditerranéen peut être intéressé soit par des masses d'air froid arctique et atlantique, soit par des masses polaire et continentale. En cette saison l'opposition thermique mer-continent se manifeste par une température plus élevée des eaux (15 à 20 °C environ) et joue un rôle important. En effet ce contraste entre l'air et la mer détermine une rapide modification des masses d'air froid en provenance de l'ouest et du nord-ouest. Cet air réchauffé par la base se charge d'humidité et monte, ce qui détermine une instabilité croissante et une activité dépressionnaire intense qui explique la *puissance des perturbations en hiver*.

En été, la Méditerranée se trouve sur la face orientale de l'anticyclone des Açores. Le courant dominant sur le midi est alors d'ouest à nord-ouest. Comme en cette saison la température de l'air est généralement plus élevée que celle des eaux, les masses d'air ont tendance à se stabiliser. A l'opposé de ce qui se passe en hiver, *les perturbations sont faibles en été*.

L'automne et le printemps présentent des situations intermédiaires. Cependant le printemps présente une activité dépressionnaire plus forte qu'en automne, notamment une dépression active se forme fréquemment dans le nord de l'Europe occidentale et dirige un flux nord-ouest sur notre pays. Et en automne, la descente latitudinale de l'anticyclone atlantique et l'affaissement des pressions sur le bassin méditerranéen, favorisent l'apparition de flux du sud-ouest à sud-est (R. REBOTIER, 1957 et G. CASANOVE, 1965).

Selon la position des centres d'action, j'ai classé toutes les situations générales en huit types de temps. Dans une situation dépressionnaire j'ai choisi de caractériser le temps par le flux dominant et dans une situation anticyclonique par l'origine des masses de hautes pressions (notice B.Q.M.) :

a) *les temps dépressionnaires.*

1 et 2 — *Flux d'ouest et flux d'ouest compliqué d'un anticyclone.* Le flux est commandé par un anticyclone atlantique alors que de basses pressions stagnent sur la France. Selon la position des hautes pressions, le courant perturbé circule à des latitudes différentes, tantôt la France est au cœur du courant, tantôt elle est en marge du flux; d'où la distinction entre flux d'ouest et flux d'ouest compliqué d'un anticyclone.

3 — *Flux de nord-ouest*. Il tire son origine de la remontée de l'anticyclone atlantique à des latitudes septentrionales. La circulation d'ouest est rejetée vers le nord. L'air se rafraîchit et après avoir contourné l'anticyclone, il est à nouveau dirigé sur notre pays.

4 — *Flux de sud-ouest à sud-est*. Il provient de la descente latitudinale des hautes pressions atlantiques et de l'affaissement des pressions sur l'Europe. Une dépression active centrée sur la péninsule ibérique dirige un flux d'air chaud et humide sur la France.

5 et 6 — *Flux du nord et de nord-est à est*. Le flux est dirigé par un anticyclone continental centré sur l'Europe centrale. Les hautes pressions du proche atlantique barrent la route aux perturbations océaniques et une dépression au nord ou à l'est de la France commande sur notre pays un flux d'air continental, froid et sec.

b) *les temps anticycloniques*.

L'Europe peut être intéressée soit par l'anticyclone des Açores, soit par l'anticyclone continental européen.

7 — *Temps anticycloniques d'origine atlantique*. Fréquemment en été, l'anticyclone des Açores pousse une dorsale vers l'Europe occidentale.

8 — *Temps anticycloniques d'origine continentale*. Fréquemment en hiver, l'anticyclone continental déborde sur l'Europe occidentale.

Dans les deux cas les hautes pressions détournent les perturbations au nord et au sud de l'Europe.

2. *La topographie*.

La circulation de l'air est modifiée par les montagnes. L'influence de la montagne est d'autant plus importante que le relief est plus accusé par rapport aux régions voisines (P. ESTIENNE, 1956), ce qui est le cas pour le versant méditerranéen du massif de l'Agout. D'autre part l'influence du relief dépend de la force du flux : quand un flux est faible, il est peu pénétrant et ses effets sont très contrastés selon les versants, au contraire quand un flux est puissant, il est très pénétrant et ses effets sont souvent moins contrastés, ils se font sentir en profondeur à l'intérieur du massif et même au-delà.

Les effets de l'air varient également selon l'exposition au flux. Sur le versant exposé au vent, l'air s'élève, sa température baisse et son humidité se condense : les relevés indiquent une diminution des températures, un degré hygrométrique élevé et l'apparition de brouillards. Sur ce versant, la pente freine la progression du front dès qu'elle est

TABLEAU V
Les observations à Combesalat durant l'année 1965

Saisons	types de temps	Nbre de situations	Pluies en mm	M °C (moy.)	m °C (moy.)
Hiver	Temps anticycloniques	21	0	+ 16	- 2
	Flux d'ouest + anticyclone	18	6	+ 9	- 3,5
	Flux d'ouest	28	121	+ 9,6	- 2
	Flux de nord-ouest	31	110	+ 7	- 5
	Origine atlantique	77	237		
	Flux de sud-ouest à sud-est Origine méditerranéenne	41	170	+ 11	- 3,5
	Flux de nord à nord-est	22	0	+ 15	- 11
	Totaux saisonniers	161	407		
Été	Temps anticycloniques	41	0	+ 18	+ 9,5
	Flux d'ouest + anticyclone	30	1	+ 18	+ 10
	Flux d'ouest	80	95	+ 18	+ 8
	Flux de nord-ouest	23	16	+ 16	+ 8,4
	Origine atlantique	133	112		
	Flux de sud-ouest à sud-est Origine méditerranéenne	7	7	+ 15,5	+ 10
	Totaux saisonniers	181	120		
Automne	Temps anticycloniques	32	4	+ 14	+ 7
	Flux d'ouest + anticyclone	17	10	+ 12,5	+ 4,5
	Flux d'ouest	52	183	+ 11	+ 2
	Flux de nord-ouest	5	24	+ 13	+ 6
	Origine atlantique	74	217		
	Flux de sud-ouest à sud-est Origine méditerranéenne	57	576	+ 13	+ 8
	Flux de nord à nord-est	3	34	+ 5	- 1
	Totaux saisonniers	166	765		
Printemps	Temps anticycloniques	55	1	+ 14	0
	Flux d'ouest + anticyclone	16	13	+ 14	+ 3
	Flux d'ouest	59	47	+ 12	+ 5
	Flux de nord-ouest	25	121	+ 11	+ 0,4
	Origine atlantique	100	181		
	Flux de sud-ouest à sud-est Origine méditerranéenne	9	18	+ 11	- 0,3
	Flux de nord à nord-est	2	10	+ 12	- 3
	Totaux saisonniers	166	210		

supérieure à celle de la discontinuité thermique et elle prolonge les effets de l'air. Les phénomènes sont plus compliqués sur le versant situé sous le vent où les effets peuvent être très différents selon la vigueur du flux (P. CASPAR, 1949 et H. FLOHN, 1968). Si le flux est faible, la déviation verticale s'amortit très vite en altitude, l'air ayant franchi les crêtes s'écoule lentement en s'échauffant et en s'asséchant, l'effet de föhn est net. Par contre si le flux est puissant, la déformation verticale est beaucoup plus grande et une fois les sommets franchis, l'air poursuit son chemin à une certaine altitude et ses effets peuvent se prolonger au-delà des sommets (B. THIÉBAUT, 1968).

Dans le massif de l'Agoût, les modifications apportées à la circulation atlantique et à la circulation méditerranéenne ne sont pas les mêmes. L'air en provenance de l'Atlantique aborde le massif par le rebord septentrional élevé ou par le versant océanique incliné en pente douce; après avoir gagné l'ensemble du massif, il franchit les crêtes méridionales et débouche sur le Languedoc au sommet d'un escarpement particulièrement favorable à l'apparition d'un effet de föhn. Par contre l'air méditerranéen aborde le massif par son abrupt méridional qui freine la progression des perturbations, puis au-delà des sommets il s'écoule lentement vers l'Atlantique sans subir d'effet de föhn bien caractérisé; ou, si le flux est puissant, l'air méditerranéen peut s'élever à nouveau pour franchir les monts de Lacaune.

3. *Les effets observés au sol.*

Les observations ont été résumées par type de temps, pour chaque saison. Et bien que la masse d'air soit considérée comme un « milieu géographique » aux caractères interdépendants, les nécessités de l'exposé m'obligent à considérer successivement chaque facteur ayant fait l'objet d'observations : les précipitations, les brouillards et les températures.

a) *résumé des observations faites en hiver.*

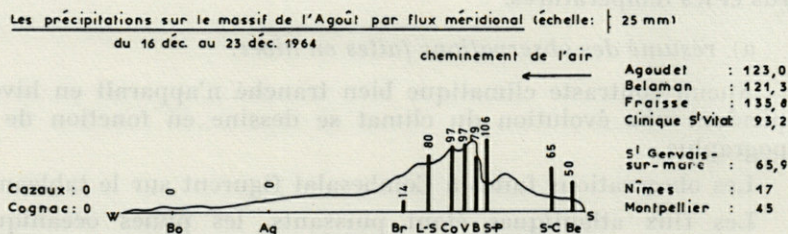
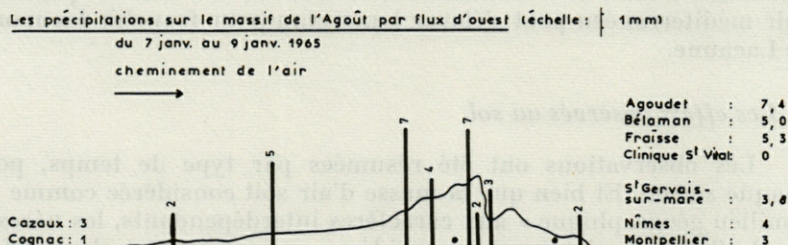
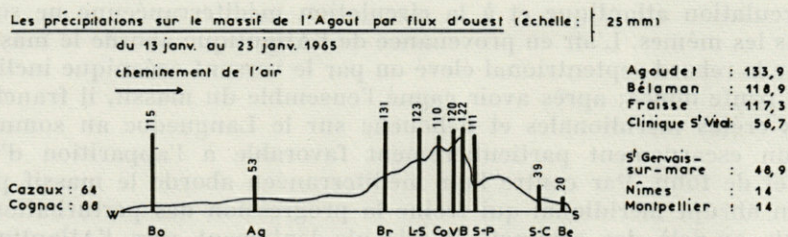
Aucun contraste climatique bien tranché n'apparaît en hiver; cependant une évolution du climat se dessine en fonction de la topographie.

Les observations faites à Combesalat figurent sur le tableau 5.

Les flux atlantiques étant puissants, les pluies océaniques gagnent tout le massif où elles sont plus fortes que dans la plaine aquitaine, et souvent elles débordent sur le Languedoc, mais à des taux beaucoup plus faibles (voir fig. 9). A l'intérieur du massif les précipitations augmentent avec l'altitude sur les versants exposés aux vents : un premier maximum apparaît sur le rebord septentrional et occidental à Anglès, Brassac et Lacaune; un second

maximum plus important que le précédent se dessine sur le Caroux et la haute vallée de l'Agoût mais il est irrégulier sur l'Espinouze et le Saumail. Et en général, les pluies diminuent d'intensité dans la vallée de l'Agoût, entre Brassac et La Salvetat.

Les flux méditerranéens sont peu puissants et leurs effets s'amortissent rapidement une fois les sommets méridionaux franchis; les précipitations n'atteignent que les régions situées au sud de l'Agoût et à l'est de La Salvetat (voir fig. 9). Sur l'escarpement méridional, les pluies augmentent avec l'altitude puis elles dimi-



Profils topographiques :

Les précipitations sont indiquées en mm et représentent les totaux relevés au cours de la période considérée

• Traces de pluie

FIG. 9 — Observations relevées sur le premier et le second transect en hiver (les précipitations).

nuent au nord des crêtes, sur le versant atlantique. Dans la vallée de l'Agoût elles diminuent d'est en ouest — du col de Fontfroide à La Salvetat —.

Comme le montrent les observations faites à Combesalat, les pluies océaniques sont plus fréquentes et plus abondantes, mais les apports méridionaux demeurent suffisants pour jouer un rôle déterminant dans les variations de la pluviosité :

1. — Une zone particulièrement pluvieuse se distingue dans la haute vallée de l'Agoût et le Caroux (versant atlantique). Elle reçoit à la fois les pluies d'origine océanique et méditerranéenne, souvent à des taux plus élevés que dans les plaines voisines. En 1965, c'est la région la plus arrosée du massif avec 565 mm à Agoudet, 545 mm à Fraïsse et 509 mm à Bélaman.

2. — Dans le reste du massif les contrastes sont très atténués bien que les précipitations soient d'origine diverse, les flux océaniques demeurent prépondérants et ont des effets plus accusés que dans les plaines voisines.

Le rebord septentrional est essentiellement arrosé par des pluies océaniques dont la recrudescence comble l'absence des pluies d'origine méridionale, Lacaune a reçu 444 mm.

Sur les sommets de l'Espinouze et du Saumail (versant atlantique), la recrudescence des pluies océaniques est irrégulière mais les pluies méridionales viennent combler une partie de ce déficit : Vaissières a reçu 428 mm.

La bordure océanique et la basse vallée de l'Agoût reçoivent le premier maximum des pluies atlantiques qui diminuent ensuite vers l'est, et de rares précipitations méditerranéennes. On a relevé 412 mm à Brassac, 406 mm à Anglès et 409 mm à La Salvetat.

3. — Sur les monts et les plateaux situés au pied des sommets méridionaux et au sud de la vallée de l'Agoût, les précipitations océaniques ne redoublent pas encore d'intensité et les précipitations méditerranéennes sont en diminution. C'est une région défavorisée où l'on relève 394 mm à Combesalat et 380 mm au Soulié.

Il est difficile d'apprécier la part revenant aux différents flux sur l'escarpement méridional. Les pluies méditerranéennes y sont particulièrement abondantes et les pluies océaniques irrégulières. La pluviosité varie entre 429 mm à Saint-Pons, 409 mm à Bayssières et 366 mm à la clinique Saint-Vital. Le gradient altitudinal est perturbé, certainement à cause de la turbulence de l'air favorisée par la puissance des flux et la topographie encaissée dans le sillon Jaur-Thoré; la pluviosité diminue vers l'est ce qui montre la prédominance des influences océaniques en cette saison.

4. — Situé sous les vents atlantiques et éloigné des crêtes méridionales, le versant sud des monts de Lacaune représente certainement la région la moins arrosée avec une pluviosité inférieure à celle de La Salvetat (409 mm).

Mais il nous faut tenir compte des brouillards susceptibles d'apporter une humidité complémentaire, c'est-à-dire des brouillards qui se forment quand une masse d'air humide se déplace et s'élève pour franchir un relief.

Sur les 161 situations générales examinées en hiver, près de 100 situations se révèlent favorables à l'apparition de brouillards, ce qui représente (à raison de deux situations par jour) plus d'un mois et demi de brouillards; malheureusement aucune mesure précise n'a été faite. Cependant nous pouvons distinguer des zones plus ou moins exposées aux brouillards : le Caroux, l'Espinouze et le Saumail représentent la région la plus brumeuse à cause de leur altitude et de leur situation privilégiée qui les expose à la fois aux brouillards en provenance de la Méditerranée et de l'Atlantique. En contre-bas, le Soulié et Combesalat sont déjà moins exposés. Les monts du sud de Lacaune sont essentiellement soumis aux brouillards atlantiques et l'humidité apportée est encore moins grande. Enfin la vallée de l'Agoût et les avants-monts sont moins brumeux, étant protégés par les hauteurs environnantes.

Etant donné leur fréquence et leur répartition, les brouillards peuvent modifier le bilan pluviométrique. L'humidité supplémentaire ainsi apportée pourrait bien compenser la diminution des pluies observée d'une part sur l'Espinouze et le Saumail et d'autre part sur les monts de Lacaune. L'absence de données ne permet pas de trancher malgré de nombreuses observations sur le terrain, seule une étude de la végétation pourrait confirmer le rôle correcteur des brouillards.

D'une manière générale les températures sont fraîches en cette saison à cause de la fréquence des flux d'ouest à nord-ouest.

Par temps dépressionnaire, la répartition des températures est liée au passage successif des perturbations qui rafraîchissent l'atmosphère. Aucune opposition n'apparaît dans le massif.

Au contraire, par temps clair (anticyclonique et continental), le versant atlantique est caractérisé par des minimums plus frais et des maximums plus élevés en altitude (voir fig. 10). Le relief paraît insuffisant pour abaisser sensiblement les maximums et ceux-ci ont tendance à augmenter sous l'effet du rayonnement solaire plus intense à moyenne altitude. En sorte que l'amplitude thermique est plus grande pour les stations élevées du massif.

b) *résumé des observations en été.*

L'opposition climatique est nette entre les deux versants du massif parce que les flux sont faibles et peu pénétrants.

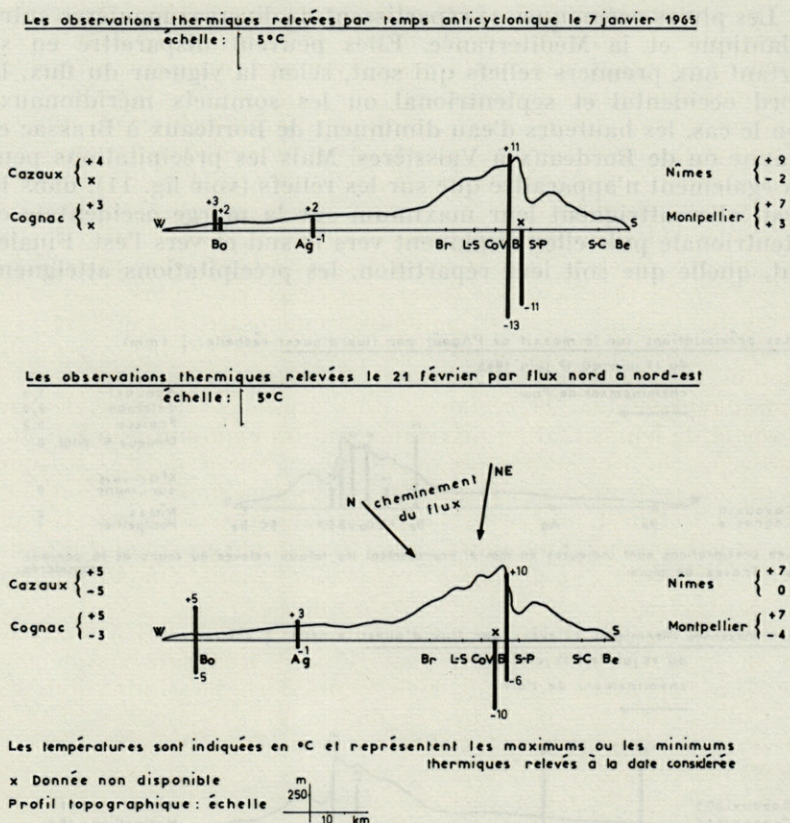


FIG 10 — Observations relevées sur le premier et le second transect en hiver (les températures).

Habituellement on attribue un rôle important aux flux d'ouest compliqués d'un anticyclone pour expliquer l'existence du creux estival dans les régions méditerranéennes. L'anticyclone proche méditerranéen détournerait les perturbations et protégerait le midi. Or en 1965, année typiquement méditerranéenne, ce type de temps ne semble pas jouer un rôle aussi important parce qu'il est peu fréquent et ensuite, parce que la limite septentrionale des hautes pressions ne coïncide pas forcément avec celle du bassin méditerranéen, elle oscille de la vallée de la Loire au littoral méditerranéen. Par contre, les flux océaniques semblent jouer un rôle déterminant dans l'opposition entre les deux versants, tant par leur fréquence que par la répartition de leurs effets.

Les pluies océaniques se répartissent de diverses manières entre l'Atlantique et la Méditerranée. Elles peuvent disparaître en se heurtant aux premiers reliefs qui sont, selon la vigueur du flux, le rebord occidental et septentrional ou les sommets méridionaux; selon le cas, les hauteurs d'eau diminuent de Bordeaux à Brassac et Lacaune ou de Bordeaux à Vaissières. Mais les précipitations peuvent également n'apparaître que sur les reliefs (voir fig. 11), dans le massif elles atteignent leur maximum sur la marge occidentale et septentrionale puis elles diminuent vers le sud et vers l'est. Finalement, quelle que soit leur répartition, les précipitations atteignent

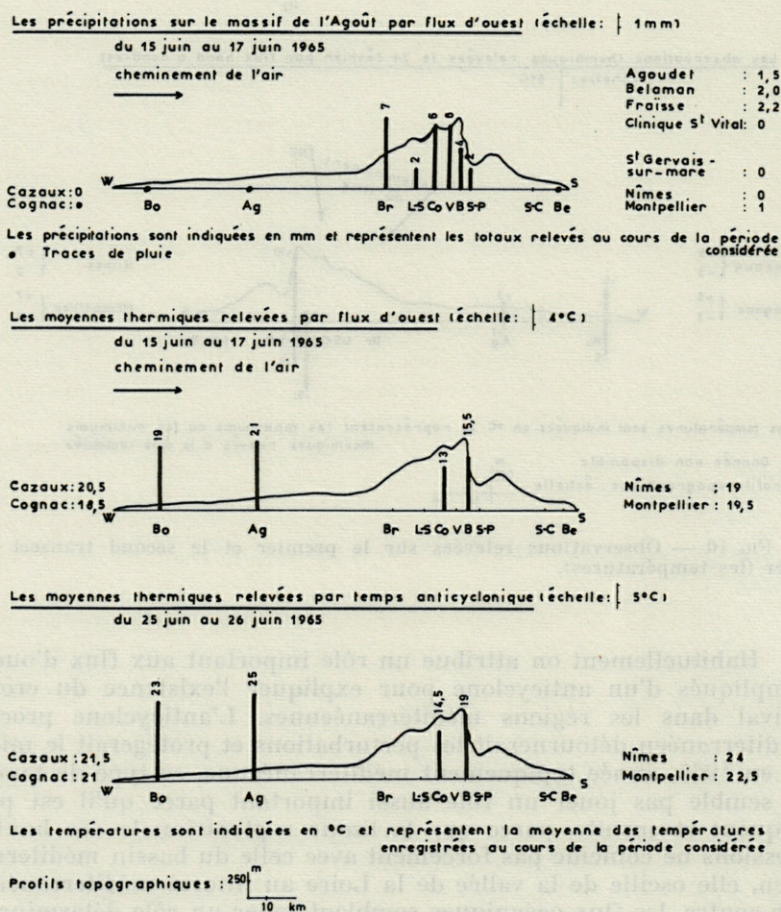


FIG. 11. — Observations relevées sur le premier et le second transect en été.

essentiellement le rebord océanique et septentrional du massif, puis elles diminuent vers l'est et le sud. En cette saison la montagne s'oppose à la propagation des pluies vers le midi et deux phénomènes contribuent à vaporiser l'humidité de l'air atlantique au-dessus de l'escarpement méridional : un effet de föhn et les températures élevées observées sur le versant méditerranéen. Cependant une activité orageuse peut se développer au contact de l'air méditerranéen et de l'air atlantique au-dessus du Languedoc, mais les précipitations demeurent sporadiques et localisées.

Les pluies méditerranéennes jouent un rôle négligeable lié à la faiblesse des flux et à leur rareté. La répartition des pluies est aléatoire, elle est subordonnée à la localisation latitudinale de la zone d'affrontement des masses d'air chaud et humide en provenance du sud avec les masses d'air plus frais qui stagnent sur le pays.

Etant donné leur importance dans la saison, la répartition des pluies océaniques commande les variations de la pluviosité et à part une région bien arrosée, le reste du massif connaît une certaine sécheresse :

1. — Une zone très pluvieuse se distingue nettement sur le rebord occidental et septentrional du massif. Directement exposée aux averses atlantiques, c'est la région la plus arrosée avec 188 mm à Brassac et 195 mm à Lacaune.

2. — Sur l'ensemble du versant atlantique du massif la pluviosité est beaucoup moins forte et reste du même ordre de grandeur. Cependant un gradient apparaît avec des précipitations moins abondantes vers l'est malgré l'élévation du relief. La basse vallée de l'Agoût, les sommets de l'Espinouze et du Saumail sont davantage exposés aux pluies atlantiques. Vaissières enregistre 144 mm, Combesalat 138 mm et La Salvetat 123 mm; alors que dans la haute vallée de l'Agoût et le Caroux, Bélaman n'a reçu que 111 mm, Fraïsse 112 mm et Agoudet 108 mm.

3. — Pour les mêmes raisons qu'en hiver, le versant sud des monts de Lacaune doit être nettement défavorisé en cette saison où les flux sont faibles. La pluviosité est certainement inférieure à celle de La Salvetat (123 mm).

4. — L'escarpement méridional est peu touché par les pluies venant du nord et sa pluviosité tombe à 91 mm pour Bayssières, 72 mm pour Saint-Pons et 91 mm pour la clinique Saint-Vital (1).

En cette saison critique et au cours de cette année particulièrement sèche, 103 situations générales favorables à l'apparition des brouillards ont pu être dénombrées, ce qui représente au maxi-

(1) Pendant la même période, Montpellier totalisait 47 mm à Fréjorgues et 49 mm à Bel-Air.

mum un apport d'humidité non négligeable étalé sur une cinquantaine de jours.

Bien que l'activité dépressionnaire soit ralentie, les observations montrent que les flux océaniques engendrent des brouillards sur les sommets méridionaux plus élevés. Le Saumail, l'Espinouze, le Caroux et les monts de Lacaune représentent la zone la plus brumeuse du massif. Puis viennent, avec une nébulosité décroissante, le massif du Soulié, les collines de Combesalat et la vallée de l'Agoût.

Ainsi les sommets méridionaux, peu arrosés par les pluies océaniques, peuvent bénéficier au maximum d'un mois à un mois et demi de brouillard.

En cette saison les températures sont douces à cause de la prédominance des temps anticycloniques qui élèvent les maximums et à cause du manque d'activité des flux rafraîchissants. L'opposition entre les deux versants est nette, les maximums et les minimums sont plus élevés sur l'escarpement sud et contribuent à dissiper les pluies et les brouillards en provenance du nord (voir fig. 11).

En somme deux régions sont davantage exposées à la sécheresse : d'une part l'escarpement méridional où se superposent une diminution de l'humidité et une élévation des températures, et d'autre part la haute vallée de l'Agoût et le versant sud des monts de Lacaune qui présentent une forte diminution des précipitations sans compensation apportée par les brouillards.

c) résumé des observations en automne.

Les deux versants du massif présentent de grandes différences en ce qui concerne les précipitations, mais il n'y a plus d'opposition thermique comme en été.

Malgré une fréquence plus faible, les flux méridionaux ont une grande importance (voir tableau 5). En cette saison, les perturbations méditerranéennes sont très actives et leurs effets se font sentir sur l'ensemble du massif, jusqu'aux monts de Lacaune et en Aquitaine. Les pluies ne sont pas toujours plus élevées sur les reliefs, se développant au contact de l'air méridional et de l'air continental ou océanique qui stagne sur la France, leur répartition dépend avant tout de la localisation latitudinale de cette zone d'affrontement. Les précipitations peuvent doubler d'intensité avec l'altitude ou bien diminuer progressivement du littoral méditerranéen au massif (voir fig. 12). Dans les deux cas les sommets méridionaux sont très arrosés et les pluies diminuent au-delà des crêtes sur le versant atlantique.

Par temps océanique les hauteurs d'eau augmentent avec l'altitude. Un premier maximum apparaît sur le rebord occidental et septentrional et un second maximum, plus élevé, sur les sommets

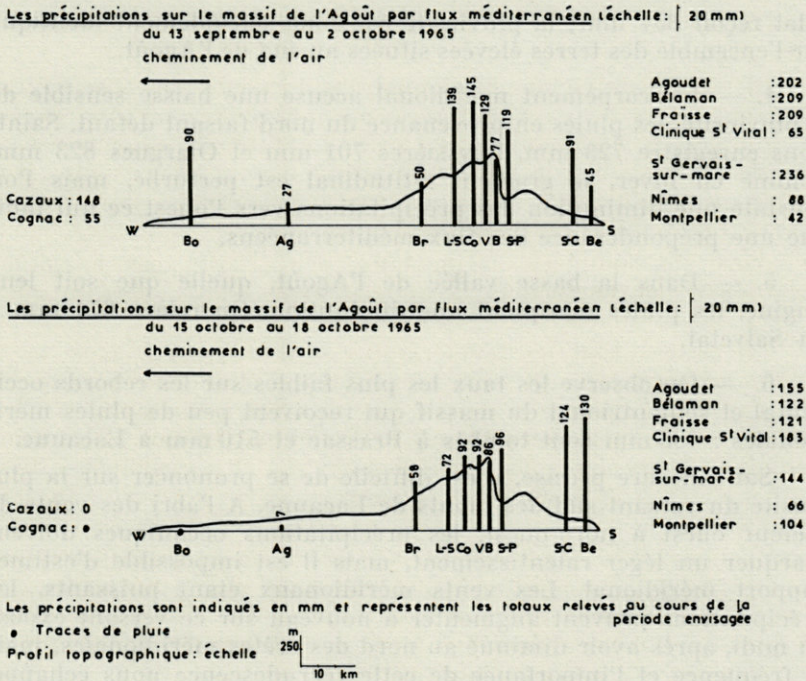


FIG. 12. — Observations relevées sur le premier et le second transect en automne.

méridionaux. Les précipitations diminuent vers l'est dans la vallée de l'Agouët et au-delà du massif sur le Languedoc.

En automne les variations de la pluviosité dépendent surtout de la répartition des pluies méditerranéennes, mais les régions les plus arrosées demeurent celles qui reçoivent à la fois les pluies méditerranéennes et atlantiques.

1. — Le Caroux, directement exposé aux flux atlantique et méditerranéen, présente une forte pluviosité. La station d'Agouët enregistre 1 159 mm de pluies.

2. — D'altitude moins élevée, mais également exposée aux pluies venant de l'ouest et du sud (col de Fontfroide), la haute vallée de l'Agouët demeure abondamment arrosée : 1 036 mm à Fraïsse et 1 009 mm à Béleman.

3. — L'Espinouze et le Saumail n'enregistrent que 860 mm à Vaissières et 841 mm à la clinique Saint-Vital; plus au nord Combe-

salat reçoit 854 mm; la pluviosité est donc sensiblement identique sur l'ensemble des terres élevées situées au sud de l'Agoût.

4. — L'escarpement méridional accuse une baisse sensible de la pluviosité, les pluies en provenance du nord faisant défaut, Saint-Pons enregistre 723 mm, Bayssières 701 mm et Olargues 823 mm. Comme en hiver, le gradient altitudinal est perturbé, mais l'on constate une diminution des précipitations vers l'ouest ce qui indique une prépondérance des flux méditerranéens.

5. — Dans la basse vallée de l'Agoût, quelle que soit leur origine, les pluies marquent une diminution. On relève 674 mm à La Salvetat.

6. — On observe les taux les plus faibles sur les rebords occidental et septentrional du massif qui reçoivent peu de pluies méridionales : 488 mm sont tombés à Brassac et 510 mm à Lacaune.

Sans mesure précise, il est difficile de se prononcer sur la pluviosité du versant sud des monts de Lacaune. A l'abri des vents de secteur ouest à nord-ouest, les précipitations océaniques doivent marquer un léger ralentissement, mais il est impossible d'estimer l'apport méridional. Les vents méridionaux étant puissants, les précipitations peuvent augmenter à nouveau sur ce versant exposé au midi, après avoir diminué au nord des crêtes méridionales, mais la fréquence et l'importance de cette recrudescence nous échappe.

Les flux générateurs de brouillards sont au nombre de 124, ce qui représente au maximum deux mois de brouillard. Etant donné la puissance des flux méditerranéens et atlantiques, les brouillards atteignent également les sommets méridionaux et septentrionaux. Ils compensent la diminution des pluies sur les monts du sud de Lacaune et ils accentuent l'humidité sur les terres élevées.

Comme en été, le manque d'activité des flux rafraîchissants, l'importance des flux méridionaux et la fréquence des temps anticycloniques contribuent à maintenir des températures douces. Aucun contraste thermique n'apparaît entre les deux versants.

d) *Résumé des observations au printemps.*

Aucune différence climatique bien nette n'apparaît dans le massif où les flux atlantiques, très pénétrants, ont des effets qui varient de façon continue avec l'altitude; les flux méditerranéens jouent un rôle négligeable comme le montrent les observations recueillies à Combesalat (voir tableau 5).

Malgré leur faible fréquence, les flux nord-ouest caractérisent le climat de cette saison : ils apportent la plus grande partie des pluies et ils rafraîchissent les températures. Les précipitations océa-

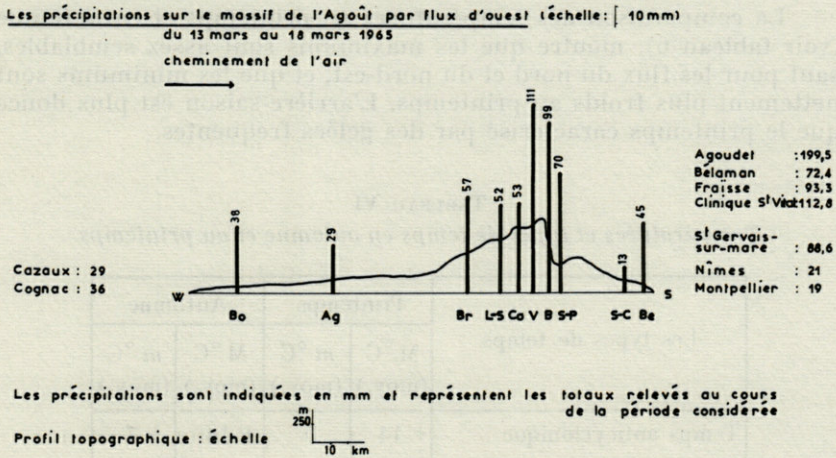


FIG. 13. — Observations relevées sur le premier et le second transect au printemps.

riques augmentent avec l'altitude sur les versants exposés au vent (voir fig. 13), elles diminuent très faiblement dans la vallée de l'Agoût et ne perdent leur intensité qu'au-delà des crêtes méridionales.

Par temps méditerranéen, les perturbations sont souvent déviées par une dépression en marge du Portugal, en sorte que les perturbations abordent la France par le sud-ouest. Ne rencontrant aucun relief important, les pluies gagnent alors l'ensemble du massif.

Ainsi la pluviosité varie peu et il est difficile de distinguer des zones bien délimitées. Voici les différents taux observés en cette saison : Agoudet 565 mm, Fraïsse 546 mm, Béleman 509 mm, Saint-Pons 429 mm, Vaissières 428 mm, Brassac 412 mm, La Salvetat 409 mm, Lacaune 395 mm, Combesalat 394 mm, Clinique Saint-Vital 366 mm.

Les influences atlantiques dominant puisque la pluviosité augmente avec l'altitude sur les versants exposés à l'ouest et qu'elle diminue vers l'est dans la vallée de l'Agoût et le sillon Thoré-Jaur.

93 situations générales sont favorables à l'apparition des brouillards. Les flux atlantiques étant puissants et les flux méditerranéens étant souvent déviés vers l'ouest, la nébulosité est peu différente entre les sommets méridionaux et septentrionaux. Les brouillards contribuent à rendre l'humidité uniforme sur les terres élevées.

L'importance et la vigueur des flux froids ainsi que la fréquence des temps anticycloniques expliquent le rafraîchissement des températures.

La comparaison des températures au printemps et en automne (voir tableau 6), montre que les maximums sont assez semblables, sauf pour les flux du nord et du nord-est, et que les minimums sont nettement plus froids au printemps. L'arrière-saison est plus douce que le printemps caractérisé par des gelées fréquentes.

TABLEAU VI

Températures et types de temps en automne et au printemps

Les types de temps	Printemps		Automne	
	M °C (moy.)	m °C (moy.)	M °C (moy.)	m °C (moy.)
Temps anticyclonique	+ 14	0	+ 14	+ 7
Flux d'ouest + anticyclone	+ 14	+ 3	+ 12	+ 4,5
Flux d'ouest	+ 12	+ 5	+ 11	+ 2
Flux de nord-ouest	+ 11	+ 0,4	+ 13	+ 6
Flux de sud-ouest à sud-est	+ 11	- 0,3	+ 13	+ 8
Flux de nord à nord-est	+ 12	- 3	+ 5	- 1
Moyennes totales	+ 12,3	0,83	+ 11,4	+ 4,3

L'étude dynamique permet de préciser à quoi est due l'instabilité du climat de transition. En un lieu le climat résulte d'un concours de circonstances dont certaines sont permanentes alors que d'autres varient chaque année : la position géographique, la topographie, les types de temps et même leur rythme saisonnier sont permanents, seule varie la *fréquence des types de temps* chaque année. Les circonstances permanentes peuvent expliquer la stabilité relative des climats, et cette étude montre que si dans une région au climat bien défini la fréquence des types de temps n'est guère importante, elle joue un rôle essentiel dans les régions de transition. Car dans une région au climat régulier, les effets d'un flux dominant nettement tout au long de l'année comme c'est le cas des flux atlantiques en Aquitaine (Bordeaux, Cazaux, Cognac, Agen), ou bien à un degré plus complexe, plusieurs flux peuvent alternativement être prépondérants au cours des saisons comme c'est le cas des flux atlantiques et méditerranéens dans le midi (Perpignan, Montpellier, Nîmes). De toute manière, le ou les flux dominants sont suffisamment prépondérants pour caractériser invariablement le climat à quelques exceptions près. Alors que dans une région de transition, les flux entrent en compétition serrée sans qu'aucun ne domine

nettement, en sorte que la fréquence annuelle des flux est essentielle et déterminera un temps sec, humide ou indécis selon l'année.

Mais le rôle de la topographie n'est pas moins important puisqu'en redistribuant les effets des flux, elle peut renforcer une influence au détriment des autres et faire apparaître des contrastes climatiques. Nous avons vu que pour un même type de temps et selon la saison, les pluies, les températures et les brouillards se répartissent dans les mêmes rapports d'une région à l'autre; ce qui permet de distinguer à l'intérieur du massif de l'Agoût sept « paliers » de transition ayant chacun un climat aux caractères atlantiques et méditerranéens parfois très accusés :

1. — Le rebord occidental et septentrional.

Cette région est toujours tributaire des influences atlantiques par les précipitations, les brouillards et les températures. Les influences méridionales sont faibles.

2. — La basse vallée de l'Agoût à l'ouest de Fraïsse et les avants-monts.

Les effets océaniques sont déjà plus faibles que précédemment et cette régression est particulièrement nette en été. Les influences méridionales se font surtout sentir en automne et en hiver. Dans la basse vallée de l'Agoût le climat reste avant tout tributaire des influences atlantiques, mais, sans caractères bien nets, il résulte d'une compétition serrée entre les deux influences.

3. — La haute vallée de l'Agoût à l'est de Fraïsse.

Les influences atlantiques sont prépondérantes en toute saison sauf en été. Par contre les influences méridionales sont fortes, notamment en automne et en hiver. Les étés secs sont plus fréquents, le climat résulte d'une compétition très tranchée entre les deux influences.

4. — Au sud de l'Agoût, le plateau, les collines de Combesalat et le massif du Soulié.

Sur ces terres un peu plus élevées, les influences atlantiques reprennent de la vigueur, sauf en été. En automne et en hiver, la région reçoit des pluies méditerranéennes. Le nombre d'étés secs s'accroît car ces terres peu élevées offrent peu de prise aux brouillards océaniques.

5. — Les sommets méridionaux (versant atlantique).

En hiver et au printemps, les effets atlantiques dominant en rafraîchissant l'air et en apportant une humidité plus abondante que sur le rebord occidental. En été les influences océaniques sont

faibles, mais elles se maintiennent en entretenant des brouillards et des températures fraîches. En automne les incidences méridionales sont plus fortes, les pluies sont violentes et les brouillards fréquents. En sorte que cette zone demeure très humide et présente moins d'étés secs.

6. — Les monts du sud de Lacaune.

Situés sous les vents atlantiques, ils sont peu arrosés par les précipitations d'origine atlantique et éloignés des crêtes méridionales, ils ne sont guère atteints par les flux méridionaux, sauf en automne. C'est une région certainement moins humide que la basse vallée de l'Agoût mais caractérisée par des températures plus fraîches.

7. — L'escarpement méridional.

En hiver les effets atlantiques et méditerranéens s'additionnent, les pluies sont abondantes et les températures douces. Au printemps les effets atlantiques dominent apportant des pluies et des températures fraîches. En été les influences océaniques régressent au profit des influences méditerranéennes qui entretiennent des températures élevées. En automne les influences méditerranéennes dominent et les influences atlantiques ajoutent leurs effets aux précédentes, les pluies sont abondantes et les températures douces. En somme ce n'est qu'en été que les deux influences entrent en compétition avec des effets contraires.

Dans le massif de l'Agoût, la transition climatique présente un aspect heurté et ne se réalise pas d'une manière continue uniquement par contamination progressive : elle s'effectue par une série de sept paliers où dominent alternativement selon la topographie et les saisons, les effets d'une influence climatique.

*

**

L'originalité climatique du massif de l'Agoût ne doit pas être recherchée dans la définition d'un climat nouveau, elle réside plutôt dans la diversité de ses climats.

Au cours de cette étude dynamique nous n'avons pas observé de circulation particulière au-dessus du massif, tout au plus avons-nous observé des modifications de la circulation générale. En conséquence il ne saurait y avoir un climat particulier puisque seule une modification appréciable de la circulation générale serait susceptible d'introduire l'originalité nécessaire à l'apparition d'un climat nouveau (P. ESTIENNE, 1956). D'ailleurs au cours de notre analyse,

aucun temps nouveau n'est apparu, tous les temps examinés ont pu être assimilés aux temps méditerranéens, océaniques et continentaux voisins, à quelques exceptions près.

La diversité climatique, dans le massif de l'Agoût, ne résulte pas uniquement d'une atténuation des caractères en marge des régions climatiques contiguës. S'il existe un grand nombre d'années indécises à La Salvetat où les influences entrent le plus en compétition, sur les versants et les sommets voisins nous avons pu voir que les effets climatiques étaient souvent accentués et brutalement opposés selon l'exposition. Ici, *le trait saillant de la transition n'est pas tant l'existence d'un grand nombre d'années indécises que l'opposition de temps différents sur une surface restreinte.*

La comparaison des temps annuels entre Albi, La Salvetat et Montpellier situe la diversité du climat de transition sur deux plans : elle s'inscrit d'abord dans la durée une année après l'autre, et ensuite dans l'espace d'un lieu à un autre du massif. L'étude dynamique montre que la diversité dans le temps est essentiellement due à la fréquence relative des types de temps au cours de l'année, celle-ci étant imprévisible, les temps annuels se succèdent d'une manière aléatoire ; par contre, la diversité dans l'espace est régie par des mécanismes précis dont la permanence reste à confirmer en examinant l'évolution des temps au cours d'années où le temps moyen aura été différent de celui de 1965.

Cependant une confirmation pourrait être apportée par une étude de la végétation. La végétation intègre tous les facteurs écologiques et notamment le facteur climatique. Pour faire face à cette double diversité du climat dans le massif de l'Agoût, elle devra présenter en un lieu, une composition floristique et des exigences écologiques suffisamment souples pour s'adapter aux variations annuelles des temps, d'autre part elle devra présenter une répartition générale calquée sur l'existence des sept paliers de transition pour s'adapter aux différents climats qui s'opposent selon les versants.

RÉSUMÉ

Après une étude descriptive du climat du massif de l'Agoût où l'auteur compare les temps annuels qui se succèdent pendant une période de trente ans (1882 à 1911) à La Salvetat-sur-Agoût, à Montpellier (domaine méditerranéen) et à Albi (domaine atlantique), la transition climatique sur le massif est analysée d'un point de vue dynamique en examinant comment le temps se modifie d'un lieu à un autre, sous l'influence d'une même masse d'air, durant l'année 1965 (déc. 64 à nov. 65).

Dans ces régions, l'instabilité du climat et l'atténuation des caractères propres aux climats voisins, semblent dues à la fréquence des types de temps qui varie chaque année, sans qu'aucun flux ne domine nettement. Mais la topographie joue un rôle important, en redistribuant les effets des flux elle peut renforcer une influence au détriment des autres, déterminant ainsi des oppositions climatiques.

SUMMARY

After a descriptive study of the climate of the mountain Agoût, where the author compares the annual climates which are succeeding over a period of thirty years (1882 to 1911) at La Salvetat-sur-Agoût, at Montpellier (mediterranean domain) and at Albi (Atlantic domain), the climatic transition on this mountain is analyzed from a dynamic point of view, examining how the weather is modified from one place to another, under the influence of the same mass of air, during the year 1965 (December 64 to November 65).

In these regions the instability of the climate and the attenuation of the characters proper to the neighbouring climates, seem to be due to the frequency of the types of weather which vary each year, without the clear dominance of any particular flux. But the topography plays an important role, redistributing the effects of the fluxes, it may re-inforce an influence at the detriment of others, determining climatic oppositions.

ZUSAMMENFASSUNG

Nach einer deskriptiven Untersuchung des Klimas des Agoût-Massifs (Départements Tarn und Hérault, Frankreich), in der der Autor die jährlichen Wetterlagen der Stationen La Salvetat-sur-Agoût, Montpellier (mediterranes Klimagebiet) und Albi (atlantisches Klimagebiet) vergleicht, wird die Klimatransition über diesem Massif von einem dynamischen Gesichtspunkt aus analysiert: Es wird für ein Jahr (1. Dez. 1964 bis 30. Nov. 1965) untersucht, wie sich unter dem Einfluss der selben Luftmasse das Wetter von einem Ort zum nächsten verändert.

Die Instabilität des Klimas in diesem Gebiet und die Reduktion der Wesenszüge, die den Nachbarklimaten eigen sind, scheint verursacht durch die Tatsache, dass die Frequenz der Wittertypen von

einem Jahr zum anderen variiert, ohne dass irgendein Einfluss deutlich dominiert. Aber die Topographie spielt eine wichtige Rolle. Indem sie die Effekte der Luftmassen neu verteilt, kann sie einen Einfluss zum Nachteil der anderen verstärken und so klimatische Gegensätze schaffen.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGOT, A., 1895. Régime des pluies de l'Europe occidentale. *Annls Bur. centr. mét. Fr.*, 1 : 155-192.
- ANGOT, A., 1911. Le régime des pluies en France. *Annls Bur. centr. mét. Fr.*, 1 : 109-237.
- BAGNOULS, F. et H. GAUSSEN, 1953. Saison sèche et indice xéothermique. Doc. cartes de productions végétales. Sér. Généralités. Cartographie des limites écologiques, 8.
- BAGNOULS, F. et H. GAUSSEN, 1957. Les climats biologiques et leur classification. *Annls Géogr.*, 355 : 193-220.
- BALSEINTE, R., 1966. Climats montagnards et stations climatiques en France. *Thèse doctorat ès-lettres*, Ministère Education Nationale et C.N.R.S.
- BAUDIÈRE, A., 1970. Recherches phytogéographiques sur la bordure méridionale du Massif Central français (les monts de l'Espinouze). *Thèse Doctorat d'Etat, Fac. Sci., Montpellier*, 567 p. ronéo.
- BAUDIÈRE, A., et L. EMBERGER, 1959. Sur la notion de climat de transition en particulier dans le domaine du climat méditerranéen. *Bull. Serv. Carte phytogéogr.*, Sér. B, carte Group. vég., 4 (2) : 95-117.
- BÉNÉVENT, E., 1926. Le climat des Alpes françaises. *Méml. Off. natn. mét. Fr.*, 14 : 1-435, 8 pl.
- CASANOBE, G., 1965. Les pluies d'octobre 1965. *Annls climat. Perpignan* : 161-224.
- CASPAR, P., 1949. Le climat de Dijon. *Etud. rhodan.*, 24 : 201-226.
- EMBERGER, L., 1942. Un projet de classification des climats du point de vue phytogéographique. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 77 (2) : 97-124.
- EMBERGER, L., 1955. Une classification biogéographique des climats. *Recl. Trav. Labs Bot. Géol. Zool. Univ. Montpellier*, Sér. Bot., 7 : 3-43.
- EMBERGER, L., 1963. Comment comprendre le territoire phytogéographique méditerranéen français et la position « systématique » de celui-ci. *Naturalia monspel.*, Sér., bot., 14 : 47-54.
- ESTIENNE, P., 1956. Recherches sur le climat du Massif central. *Méml. Off. natn. mét. Fr.*, 43 : 1-242.
- FLOHN, H., 1968. Le temps et le climat. Paris, Hachette, collection « L'univers des connaissances », 253 p.
- GARENC, P., 1957. Contribution à l'étude du climat d'entre Loire-inférieure et Gironde d'après des archives climatologiques inédites. *Mém. météorologie nationale*, 44 : 1-197.

- ORGANISATION MÉTÉOROLOGIQUE MONDIALE (O.M.M.), 1960. Guide des pratiques climatologiques, n° 100 - TP 44 - Secrétariat de l'Organisation météorologique mondiale, Genève.
- OFFICE NATIONAL DE LA MÉTÉOROLOGIE (O.N.M.). Notice des bulletins quotidiens de la météorologie nationale.
- OFFICE NATIONAL DE LA MÉTÉOROLOGIE (O.N.M.). Bulletins quotidiens de la météorologie nationale (B.Q.M.), déc. 1964 à nov. 1965.
- PEDELABORDE, P., 1959. Circulation atmosphérique sur les Pyrénées françaises (texte et atlas). C.D.U., 57 p.
- PEDELABORDE, P., 1962. Introduction à l'étude scientifique du climat. Tome I : Notions élémentaires de climatologie dynamique. C.D.U., 150 p.
- PÉGUY, Ch. P., 1961. Précis de climatologie. Masson et Cie, Paris, 347 p.
- REBOTIER, R., 1957. Le climat pluviométrique des Basses Cévennes. *Monographs Mété. natn.*, 7 : 1-28.
- SCHLUIDING, R., 1960. Le dôme gneissique de l'Agoût (Tarn et Hérault). *Mém. Soc. géol. Fr.*, 91.
- THIÉBAUT, B., 1968. Bioclimatologie et cartographie de la végétation, La Salvétat-sur-Agoût (Hérault). Méthodes et critiques de la photointerprétation. *Thèse, Fac. Sci. Montpellier*, 312 p. ronéo.
- VIALAR, J.-J., 1948. Les vents régionaux et locaux. *Mém. Météorologie nationale*, 31 : 52 p.
- VIDAL, A., 1892. Essai sur le climat, la flore, la faune de l'Espinouze. *Bull. Soc. Etude Sci. nat. Béziers*, 15 : 23-29.

Reçu le 21 juin 1970.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE :

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales, ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (familles, genres et espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Deux résumés, l'un en français, l'autre en anglais, doivent obligatoirement figurer à la fin du texte; ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. and L.-B. HOLTUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163, 1 fig.

PRUVOT, G., 1895a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, (3) 3 : 629-658, 1 pl.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (*World list of scientific periodicals*, 4^e édition).

2) ILLUSTRATIONS :

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART :

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs, qui doivent retourner l'ensemble après correction dans les meilleurs délais.

Cinquante tirés à part sont offerts aux auteurs. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial.

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

SÉRIE C : BIOLOGIE TERRESTRE

VOLUME XXII

YEAR 1971

PART 1-C

CONTENTS

Giorgio MARCUZZI and Anna Maria LORENZONI. Ecological and faunal observations on the animal population of some karstic water near Trieste (I Note)	1
Jean-Paul HENRY. Contribution to the study of the genus <i>Proasellus</i> (Crustacea Isopoda Asellidae): the group <i>cavaticus</i>	33
J. TRAVÉ and F. DURAN. Development and behaviour in the laboratory of <i>Neoribates gracilis</i> (Acari Oribatei)	79
M. GUILLAUMIN. Study of the biometric and morphologic variability of the natural populations of <i>Pyrgus malvae</i> and <i>P. malvoides</i> Elw. and Edw. in their zone of contact (Lep. Hesperiiidae)	91
J. GÉRY. A new subfamily of south american characoids fishes: the Geisleiriinae	153
Bernard THIÉBAUT. The climatic transition of the mountain of Agoût	167

MASSON & Co

120, Bd St-Germain, Paris-VI

Published Bi-monthly